

ISSN 1606-8858

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
РУССКОЕ ЭНТОМОЛОГИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО



Чтения
п а м я т и
Николая Александровича
Х о л о д к о в с к о г о

Вып. 60



Е. А. Беляев

Филогенетические связи семейства пядениц
и его подсемейств
(Lepidoptera: Geometridae)

Санкт-Петербург
2008

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
РУССКОЕ ЭНТОМОЛОГИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

Чтения
памяти
Николая Александровича
Холодковского

Вып. 60

Е.А. Беляев

Филогенетические связи
семейства пядениц и его подсемейств
(Lepidoptera: Geometridae)

Санкт-Петербург
2008

Беляев Е.А. Филогенетические связи семейства пядениц и его подсемейств (Lepidoptera: Geometridae). Чтения памяти Н.А. Холодковского. Вып. 60. СПб., 2008, 238 с.

Beljaev E.A. Phylogenetic relationships of the family Geometridae and its subfamilies (Lepidoptera). Meetings in memory of N.A. Cholodkovsky. Iss. 60. St.Petersburg, 2008. 238 p.

Адрес автора:

Биолого-почвенный институт ДВО РАН, пр. 100 лет Владивостоку, 159, Владивосток, 690022, Россия
Institute of Biology and Soil Science of Far Eastern Branch of Russian Academy of Sciences, pr. 100-letiya 159, Vladivostok, 690022, Russia

Редактор С.Ю. Синёв

По постановлению Президиума Российской академии наук ежегодно в марте-апреле проводятся Чтения памяти выдающегося русского зоолога, почетного члена Русского энтомологического общества, профессора Николая Александровича Холодковского (1858-1921).

Настоящий выпуск содержит расширенное изложение доклада Е.А. Беляева, выступившего на проводившихся 6 апреля 2007 г. 60-х Чтениях с сообщением о результатах исследования филогенетических связей чешуекрылых семейства пядениц и его подсемейств (Lepidoptera, Geometridae).

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке Российским фондом фундаментальных исследований (гранты № 05-04-49900-а и № 07-04-00882-а) и Дальневосточным отделением РАН (гранты № 06-III-A-06-138 и № 06-III-A-06-150).

ISSN 1606-8858

© Е.А. Беляев, 2008
© Русское энтомологическое общество, 2008
© Зоологический институт РАН, 2008

**Филогенетические связи семейства пядениц
и его подсемейств (Lepidoptera: Geometridae)**

Содержание

Введение.....	7	3.2.1. Тиббиальный андрокониальный аппарат самцов.....	93
Материал и методы.....	9	3.2.2. Склериты базальных сегментов брюшка и тимпанальные органы.....	98
Благодарности.....	11	3.2.3. Гениталии самцов.....	102
1. Краткая история систематики семейства Geometridae и задачи исследования.....	13	3.2.3.1. Тегминальный функционально-морфологический комплекс.....	102
1.1. История таксономических исследований.....	13	3.2.3.2. Вальварный функционально-морфологический комплекс.....	107
1.2. История филогенетических исследований.....	18	3.2.3.3. Анеллярный субкомплекс вальварного функционально-морфологического комплекса.....	112
1.3. Задачи макросистематики семейства пядениц и методы их решения.....	21	3.2.3.4. Фаллический функционально-морфологический комплекс.....	119
2. Систематическое положение, родственные связи и монофилия семейства Geometridae.....	28	3.2.4. Гениталии самок.....	120
2.1. Современное состояние проблемы.....	29	3.3. Филогенетические связи подсемейств семейства Geometridae.....	121
2.2. Анализ родственных связей семейств геометроидных чешуекрылых.....	37	3.3.1. Базальная дихотомия в семействе Geometridae.....	121
2.2.1. Сомогенезы кутикулярных структур базального отдела брюшка.....	37	3.3.2. Состав и монофилия подсемейства Archiearinae.....	124
2.2.1.1. Склериты интегумента базальных сегментов брюшка.....	37	3.3.3. Монофилия группы подсемейств Ennominae, Oenochrominae, Desmobaethrinae и Geometrinae.....	127
2.2.1.2. Тимпанальные органы.....	45	3.3.4. Состав и монофилия подсемейства Ennominae.....	128
2.2.1.3. Филогенетические связи семейств и подсемейств геометроидных чешуекрылых по данным сомогенезов структур базального отдела брюшка.....	58	3.3.5. Монофилия группы подсемейств Oenochrominae, Desmobaethrinae и Geometrinae.....	131
2.2.2. Сомогенезы структур копулятивных органов.....	62	3.3.6. Состав и монофилия подсемейства Oenochrominae.....	133
2.2.2.1. Замечания по терминологии частей копулятивных органов самцов.....	62	3.3.7. Состав и монофилия подсемейства Desmobaethrinae.....	135
2.2.2.2. Сомогенетический анализ копулятивных органов самцов и самок.....	68	3.3.8. Состав и монофилия подсемейства Geometrinae.....	143
2.2.2.3. Особенности строения гениталий самцов в семействах геометроидных чешуекрылых.....	78	3.3.9. Филогенетические связи в группе подсемейств Desmobaethrinae, Oenochrominae и Geometrinae.....	150
2.2.2.4. Филогенетические связи семейств и подсемейств геометроидных чешуекрылых по данным сомогенезов копулятивных органов.....	84	3.3.10. Состав и монофилия подсемейства Larentiinae.....	153
2.3. Филогения семейств и подсемейств геометроидных чешуекрылых и монофилия Geometridae.....	87	3.3.11. Состав и монофилия подсемейства Sterrhinae.....	155
3. Характеристика семейства Geometridae, состав и родственные связи подсемейств.....	91	3.4. Сравнительный анализ морфологических и молекулярных филогений семейства Geometridae.....	167
3.1. Диагноз семейства Geometridae.....	91	4. Система подсемейств Geometridae.....	171
3.2. Сомогенетический анализ филогенетически значимых структур имаго.....	93	Заключение.....	174
		Summary.....	177
		Литература.....	185
		Иллюстрации.....	203

**Phylogenetic relationships of the family Geometridae
and its subfamilies (Lepidoptera)**

Contents

Introduction.....	7
Material and methods.....	9
Acknowledgements.....	11
1. Brief history of systematics of the family Geometridae and aims of the present study.....	13
1.1. Historical overview of the taxonomical studies.....	13
1.2. Historical overview of the phylogenetic studies.....	18
1.3. The tasks of macrosystematics of the family and methods of their resolving.....	21
2. Systematic position, relationships, and monophyly of the family Geometridae.....	28
2.1. State of the problem.....	29
2.2. Analysis of the relationships of the geometroid families.....	37
2.2.1. Semogeneses of cuticular structures of the basal part of abdomen.....	37
2.2.1.1. Sclerites of integument of the basal abdominal segments.....	37
2.2.1.2. Tympanic organs.....	45
2.2.1.3. Phylogenetic relationships of the families and subfamilies of geometroid moths basing on the semogeneses of the basal abdominal segments.....	58
2.2.2. Semogeneses of the genitalia structures.....	62
2.2.2.1. Comments on the nomenclature of some male genitalia structures.....	62
2.2.2.2. Semogenetical analysis of male and female genitalia.....	68
2.2.2.3. Peculiarities of the male genitalia in the families of geometroid moths.....	78
2.2.2.4. Phylogenetic relationships of the families and subfamilies of geometroid moths basing on the semogeneses of the genitalia.....	84
2.3. Phylogeny of the families and subfamilies of geometroid moths and monophyly of Geometridae.....	87
3. Characteristics of the family Geometridae, and the composition and relationships of its subfamilies.....	91
3.1. Diagnosis of the family Geometridae.....	91
3.2. Semogenetical analysis of the phylogenetically significant imaginal structures.....	93
3.2.1. Male tibial androconial apparatus.....	93
3.2.2. Sclerites of the basal abdominal segments and tympanic organs.....	98
3.2.3. Male genitalia.....	102
3.2.3.1. Tegminal functional-morphological complex.....	102

3.2.3.2. Valval functional-morphological complex.....	107
3.2.3.3. Anellar subcomplex of the valval functional-morphological complex.....	112
3.2.3.4. Phallic functional-morphological complex.....	119
3.2.4. Female genitalia.....	120
3.3. Phylogenetic relationships between subfamilies of the family Geometridae.....	121
3.3.1. Basal dichotomy in the family Geometridae.....	121
3.3.2. Composition and monophyly of the subfamily Archiearinae.....	124
3.3.3. Monophyly of the group of subfamilies Ennominae, Oenochrominae, Desmobathrinae, and Geometrinae.....	127
3.3.4. Composition and monophyly of the subfamily Ennominae.....	128
3.3.5. Monophyly of the group of subfamilies Oenochrominae, Desmobathrinae, and Geometrinae.....	131
3.3.6. Composition and monophyly of the subfamily Oenochrominae.....	133
3.3.7. Composition and monophyly of the subfamily Desmobathrinae.....	135
3.3.8. Composition and monophyly of the subfamily Geometrinae.....	143
3.3.9. Phylogenetic relationships in the group of subfamilies Desmobathrinae, Oenochrominae, and Geometrinae.....	150
3.3.10. Composition and monophyly of the subfamily Larentiinae.....	153
3.3.11. Composition and monophyly of the subfamily Sterrhinae.....	155
3.4. Comparative analysis of the morphological and molecular phylogenies of the family Geometridae.....	167
4. System of subfamilies of the family Geometridae.....	171
Conclusions.....	174
Summary.....	177
References.....	185
Illustrations.....	203

Введение

Одним из важнейших аспектов фундаментальной проблемы изучения биоразнообразия является упорядочение разнообразия организмов для эффективного оперирования его элементами, как в научных исследованиях, так и в практической деятельности. Решается эта задача в рамках биологической систематики. Систематику организмов можно считать одним из древнейших направлений познания природы человеком, однако в науку она стала превращаться сравнительно недавно, и лишь во второй половине XVIII в. на повестку дня был вынесен вопрос об упорядочении глобального биоразнообразия на основе единых критериев и понятий. Формальное научное рождение биологической систематики восходит к 10-му изданию книги Карла Линнея “Systema Naturae” (Linnaeus, 1758), закрепившему приоритет бинарной номенклатуры, и к другим трудам этого великого естествоиспытателя. Пережив во второй половине XIX в. содержательную трансформацию под влиянием эволюционной теории Чарльза Дарвина, систематика с середины прошлого века вновь вошла в полосу реформ, связанную с развитием филогенетических идей Вилли Геннига (Hennig, 1950, 1966) и расцветом компьютерных и молекулярных технологий.

В систематике чешуекрылых семейства пядениц (Lepidoptera: Geometridae) можно проследить практически весь спектр изменений теоретических и практических подходов к классификации. Характерной чертой их применения было то, что каждый новый метод прилагался к группе в условиях неполной реализации предыдущих подходов, что не позволяло корректно сравнивать результаты, полученные в рамках отдельных методик. Классические таксономические работы зачастую основывались на поверхностном или фрагментарном исследовании морфологии семейства. Странники компьютерного кладизма видели панацею в использовании большого числа некритически подобранных признаков, оставляя в стороне нерешенные проблемы гомологии. Молекулярные генетики вольно интерпретировали успешность своих исследовательских программ, не имея в руках надежно обоснованной морфологической системы семейства. В результате филогенетические связи семейства, объем подсемейств и структура триб пядениц до сих пор являются предметом острых дискуссий, а многие морфологические и таксономические проблемы остаются нерешенными.

Объективной причиной все еще недостаточной изученности пядениц является их огромное таксономическое разнообразие. Уже сейчас в мировой фауне семейство насчитывает более 20 тысяч видов, и известно еще о нескольких тысячах видов, ждущих своего описания. В настоящее время существует более двух с половиной тысяч валидных названий родов пядениц, многие из которых нуждаются в ревизии (Scoble, 1999; Parsons *et al.*, 1999). Вполне естественно, что при таком положении дел усилия большинства исследователей в первую очередь направлялись на простую инвентаризацию представителей семейства.

Основной целью данной работы является разработка морфологической филогении и совершенствование системы пядениц на уровне таксонов группы семейства. Мы попытались вернуться к классическим морфологическим корням систематики, учитывая, однако, современные достижения в области разработки теоретического аппарата филогенетических исследований и его практического применения. Морфология пядениц весьма разнообразна и предоставляет сотни признаков, пригодных для филогенетического и таксономического анализа, поэтому такого рода исследование имеет хорошие перспективы. Разработка морфологической филогении пядениц является не только вполне самостоятельной задачей, но и направлена на создание надежной морфолого-таксономической базы для количественных филогенетических исследований и для тестирования молекулярно-генетических деревьев; без такой базы дальнейшее развитие систематики семейства крайне затруднено. В настоящей работе мы ограничиваемся исследованием филогенетических связей более или менее устоявшихся таксонов – самого семейства пядениц с родственными геометроидными семействами и отдельных его подсемейств. Это позволит заложить основу для перехода к более сложному процессу реформирования системы триб и родов.

В соответствии с описанной проблематикой, нами поставлены следующие конкретные задачи исследования:

- провести обзор предшествующих систем и филогений пядениц и сделать из него методические выводы;
- провести сравнительно-морфологический анализ семейств пяденицеобразных чешуекрылых с целью определения филогенетических связей, установления гомологии морфоструктур, фиксации начальных звеньев морфоклин и определения анцестральных признаков семейства пядениц;
- провести сравнительно-морфологический анализ подсемейств пядениц с целью определения филогенетических связей, установления

гомологии морфоструктур, фиксации начальных звеньев морфоклин и определения анцестральных признаков в пределах семейства;

– ревизовать состав описанных таксонов пядениц группы семейства и усовершенствовать систему подсемейств на основании результатов филогенетического анализа;

– сравнить полученные результаты с данными по молекулярной филогении геометроидных чешуекрылых.

Материал и методы

Материалом для настоящей работы послужили коллекционные фонды, хранящиеся в Зоологическом институте РАН (Санкт-Петербург), Биолого-почвенном институте ДВО РАН (Владивосток), Зоологическом музее Института систематики и экологии животных СО РАН (Новосибирск), Зоологическом музее Московского государственного университета, а также собственные многолетние сборы автора на Дальнем Востоке России (1980-2007 гг.) и в Корее (1995, 1996 гг.). Кроме того, были использованы материалы зарубежных музеев и коллекций: Зоологического музея национального университета им. Т.Шевченко (Киев, Украина); Zoological Museum of Helsinki University (Finland); Museum Alexander Koenig (Bonn, Germany); Zoologische Staatssammlung (München, Germany); Museum für Naturkunde der Humboldt-Universität (Berlin, Germany); Center for Insects Systematics (Chuncheon, Korea); National Institute of Agricultural Science and Technology (Suwon, Korea). Некоторые материалы и были получены из Британского Музея естественной истории (The Natural History Museum, London, UK).

Для изучения скелета копулятивных аппаратов чешуекрылых использовалась традиционная методика, применяемая в лепидоптерологических исследованиях. Мацерация мягких тканей проводилась путем вываривания или вымачивания брюшка бабочек в 10% растворе гидроксида калия (KOH) с последующим кипячением в воде. Препараты гениталий для морфологического исследования и временного хранения помещались в глицерин, а для постоянного хранения монтировались на стекло в эупарале. Мускулатура гениталий у экземпляров, фиксированных в 70% этиловом спирте, изучалась согласно методике, разработанной Кузнецовым и Стекольниковым (2001). Исследование мускулатуры гениталий у сухих экземпляров проводилось по слегка модифицированной технологии Пономаренко (2005). У экземпляров бабочек, не имеющих следов вторичного увлажнения или гниения, отламывалось брюшко, которое вымачивалось в 10% раство-

ре молочной кислоты (2-гидроксипропионовая кислота) при температуре 40–50 °С в пластиковых микропробирках в термостате "Термит". Продолжительность вымачивания определялась по состоянию препарата и составляла от 3 до 24 часов в зависимости от размера и давности сбора бабочки. При плохой видимости мускулатуры, вымоченный и очищенный препарат гениталий длительное время (до месяца) выдерживался поочередно в 90% этиловом спирте и глицерине. В результате значительно повышалась контрастность мышечных пучков, и удавалось успешно препарировать даже экземпляры, которые были собраны, по-видимому, еще в середине XIX в. (без дат на этикетках). Анатомирование препаратов гениталий, как спиртового происхождения, так и вымоченного в молочной кислоте, проводилось в глицерине и, при необходимости, сопровождалось окрашиванием мускулатуры в водном растворе эозина.

Изучение скелетно-мышечного аппарата гениталий проводилось с использованием оптического бинокулярного микроскопа Nikon SMZ-10. В ходе расчленения под микроскопом проводилась фиксация положения мышц в гениталиях посредством съемки цифровым фотоаппаратом Nikon Coolpix 8700 или зарисовкой с натуры. Основные контуры препаратов скелета гениталий зарисовывались с помощью рисовального аппарата PA-1 или перерисовывались с распечаток цифровых микрофотографий. После прорисовки деталей скелетных структур, на рисунок наносились изображения мышц.

Филогенетический анализ проводился на основе собственных данных с учетом имеющихся литературных сведений, которые цитируются по ходу изложения материала. Основное внимание было уделено типовым родам таксонов группы семейства, которых в семействе пядениц к настоящему времени описано 186 (не считая 14 наиболее ранних непригодных названий Гюбнера: см. раздел 4 данной работы). Нам осталась неизвестна морфология гениталий типовых родов только 5 таксонов из этого списка: Erateinidae, Eudulinae, Heterusiinae, Lyrceidae и Monotaxiinae. Из них 3 первых представляют собой специализированные трибы неотропических Larentiinae, а 2 последних не рассматриваются в настоящее время в качестве валидных, так что данные по их морфологии вряд ли могут сильно повлиять на результаты анализа филогенетических связей подсемейств пядениц. Кроме того, наши выводы основаны на учете морфологии скелета, и, частично, мускулатуры гениталий для примерно половины валидных родов пядениц, в том числе на личном исследовании морфологии большинства родов фауны Палеарктики.

Признаки гусениц и куколок специально не анализировались, поскольку, по нашему мнению, в силу морфологической простоты и прямого соответствия большинства из них особенностям образа жизни, они склонны к гомоплазии; их филогенетическое значение становится понятным обычно только в связи с уже разработанной филогенией по имагинальной стадии развития. Яйца пядениц не содержат признаков высокого таксономического ранга (Salkeld, 1983; Young, 2006b). Данные по палеонтологии крайне скудны и ничего не дают для прояснения родственных связей семейства и его подсемейств; их обсуждение не входит в задачи данной работы.

Общие морфологические термины используются в соответствии с их традиционным употреблением в русской лепидоптерологической литературе (Кузнецов, 1915; Фалькович, Стекольников, 1978; Кузнецов, Стекольников, 1997, 2001). Обозначение жилок крыльев дано по наиболее современной сводке (Kristensen, 2003), мускулатуры гениталий самцов – по Кузнецову и Стекольникову (2001). Особенности обозначений структур базального отдела брюшка и копулятивного аппарата рассмотрены в соответствующих разделах работы.

Благодарности

Автор выражает глубокую благодарность всем коллегам, оказавшим помощь в получении научного материала и литературы, в проведении полевых работ и в той или иной мере содействовавших осуществлению настоящего исследования: В.И. Кузнецову, С.Ю. Синёву, И.М. Кержнеру, В.Г. Миронову и А.Л. Львовскому (Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург), М.Г. Пономаренко (Биолого-почвенный институт ДВО РАН, Владивосток), В.В. Дубатолову и С.В. Василенко (Зоологический музей Института систематики и экологии животных СО РАН, Новосибирск), А.В. Свиридову (Зоологический музей Московского Государственного университета), а также зарубежным коллегам: Л. Питкин и Дж. Холловэй (Dr. L. Pitkin, Dr. J. Holloway, The Natural History Museum, London, UK), К. Миккола и П. Сихвонену (Prof. K. Mikkola, Dr. P. Sihvonen, Zoological Museum of Helsinki University, Finland), А. Хаусманну (Dr. A. Hausmann, Zoologische Staatssammlung, München, Germany), В. Маю (Dr. W. Mey, Museum für Naturkunde der Humboldt-Universität, Berlin, Germany), К.Т. Паку (Prof. K.T. Park, Center for Insects Systematics, Chuncheon, Korea), Д. Штюнинг (Dr. D. Stüning, Museum Alexander Koenig, Bonn, Germany), Р. Сато (Dr. R. Sato, Niigata, Japan), П.Б. МакКвиллану и К. Юнг (Dr. P.B. McQuillan, Dr. K. Young, School of Geography and Environmental Studies, University of Tasmania,

Hobart, Australia), Я. Вийдалепу (Dr. J. Viidalepp, Institute of Zoology and Botany, Tartu, Estonia), П. Скоу (P. Skou, Stenstrup, Denmark), Дж. Трубриджу (Dr. J. Troubridge, Eastern Cereal and Oilseed Research Centre, Ottawa, Canada), Х. Иное (Prof. H. Inoue, Iruma City, Japan), К. Даёнгу (Prof. X. Dayong, Institute of Zoology, Beijing, China), С. Ерлахеру (S. Erbacher, Museum für Naturkunde, Chemnitz, Germany), И.Ю. Костюку (Зоологический музей национального университета им. Т.Шевченко, Киев, Украина), С.Х. О и С.С. Киму (Dr. S.H. Oh, Mr. S.S. Kim, Seoul, Korea).

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке Российским фондом фундаментальных исследований (гранты № 05-04-49900-а и № 07-04-00882-а) и Дальневосточным отделением РАН (гранты № 06-III-A-06-138 и № 06-III-A-06-150).

1. КРАТКАЯ ИСТОРИЯ СИСТЕМАТИКИ СЕМЕЙСТВА GEOMETRIDAE И ЗАДАЧИ ИСЛЕДОВАНИЯ

1.1. Таксономическая история семейства и подсемейств пядениц

История изучения семейства пядениц восходит к 10-му изданию книги Карла Линнея “Systema Naturae” (Linnaeus, 1758), в которой известные автору пяденицеобразные чешуекрылые были собраны в подроде *Geometra* L. рода *Phalaena* L. Название рода явно было образовано в связи с характерным петлевидным способом движения гусениц, при котором они словно измеряют землю подобно античным землемерам – геометрикам (отсюда и русское название пяденицы – меряющие землю пядями). Однако сам подрод диагностирован иначе, как бабочки, в покое держащие крылья горизонтально: “*Geometrae Alis patentibus horizontalibus quiescentes*” (Linnaeus, 1758: 496). В подроде *Geometra* Линнеем было собрано 75 видов, в числе которых, кроме пядениц в современном смысле, находились также серпокрылки, уранииды и некоторые огневки со способом складывания крыльев, соответствующем диагнозу “*Geometrae*”. В номенклатурно пригодном статусе названия группы семейства линнеевские “*Geometrae*” впервые были опубликованы Личем как семейство (Familia) *Geometrina* (Leach, 1815). Современное написание названию семейства (*Geometridae*) придал Стефенс (Stephens, 1829b), однако ряд авторов долгое время признавали приоритет названия *Phalaenites* Latrielle, 1802, пока решением Международной комиссии по зоологической номенклатуре род *Phalaena* Linnaeus, 1758 не был исключен из числа пригодных названий (ICZN, 1957). Ранняя история изучения семейства пядениц подробно описана Паккардом (Packard, 1876) и Проутом (Prout, 1910a); последний автор привел и обширное цитирование вариантов наименований семейства, предложенных в XVIII – начале XX вв. (Prout, 1912a).

Задача таксономического структурирования пяденицеобразных чешуекрылых была актуальна уже для Линнея, и при описании подрода *Geometra* он разделил все приведенные виды по форме усиков и крыльев на 4 группы: “*Geometrae pectinatae, alis posticis subangularis*”, “*Geometrae pectinicornes, alis rotundalis*”, “*Geometrae seticornes, alis angulatis*” и “*Geometrae seticornes, alis rotundalis*”. Однако только в XIX в. началось интенсивное разделение пяденицеобразных бабочек в объеме линнеевского подрода *Geometra* на более мелкие надвидовые таксономические группы, впоследствии признанные родами (Leach, 1814; Lamarck, 1816; Hübner, 1816-1826; Curtis, 1825-1839; Treitschke, 1825; Stephens, 1829a, 1829-1831; Duponchel, 1829; Boisduval, 1832,

1840; и др.). Это послужило основой для выделения надродовых таксономических групп пяденицеобразных чешуекрылых. Первую серьезную попытку структурировать линнеевских “*Geometrae*” предпринял Гюбнер, который дал достаточно дробную систему пяденицеобразных чешуекрылых, состоящую из серии иерархически соподчиненных рангов – Phalanx, Tribus, Stirpus, Familia и Coitus (Hübner, 1816-1826). Однако почти все предложенные им названия (за исключением ранга Coitus, отвечающего роду в современном понимании), в соответствии с современными требованиями Кодекса зоологической номенклатуры являются непригодными (ICZN, 1999). Позже уже значительно более развернутую систему пяденицеобразных чешуекрылых (“*Tribu Phalenides*”) опубликовал Дюпоншель, который подразделил их на 20 номенклатурно пригодных подтриб (Duponchel, 1845). По составу *Phalenides* Дюпоншеля, кроме пядениц, включали и современное семейство ураниид.

В XIX – начале XX вв., после Дюпоншеля и до последней сводки “догенитальной эпохи”, в систематике пядениц было предложено еще 82 названия (Hampson, 1918), которые обычно вводились без диагноза в ранге семейств и подсемейств (Bruand, 1846; Stephens, 1850; Guenée, 1858; Packard, 1876; Meyrick, 1884-1892; Gumpfenberg, 1887; Moore, 1884-1887; Warren, 1893-1897; Hulst, 1896; Tutt, 1896, и др.). Методически выделение этих таксонов было основано частью на интуитивном восприятии общего сходства, частью на более или менее глубоком исследовании внешних признаков (строения головы, ног, жилкования и рисунка крыльев) и, в общем, сводилось к стремлению обозначить довольно значительное число максимально гомонимных групп родов. Эта линия была заложена в работах Дюпоншеля и Гвинэ, и достигла своего завершения в системе Кирби, в которой “*Geometrae*” (без ранга) были разделены на 28 семейств (Kirby, 1897). Однако некоторые авторы придерживались более умеренного дробления пядениц, выделяя по 8 семейств (Packard, 1876; Tutt, 1896). Общими недостатками всех этих систем были либо слабая морфологическая очерченность многочисленных семейств, что затрудняло их диагностику, либо очевидная неестественность более крупных таксонов, выделяемых по формальным признакам.

С середины XIX в. началась параллельная разработка “крупно-блочной” системы пядениц, базировавшейся почти исключительно на особенностях жилкования задних крыльев. Основы ее были заложены в монографии Геррих-Шаффера, в которой он предложил разделить пядениц (*Geometrites*) на группы *Phytometrites* и *Dendrometrites* по признаку наличия/отсутствия жилки M_2 (по современной номенклату-

ре) или характера связи между жилками *Sc* и *Rs* на задних крыльях (Herrich-Schäffer, 1843-1856). Позже Ледерер (Lederer, 1853) предложил разделить Phytometrites и Dendrometrites на 4 группы, учитывая разные сочетания наличия/отсутствия анастомоза между жилками *Sc* и *Rs*, и наличия/отсутствия жилки *M*₂ на задних крыльях. Группы Ледерера получили формальный таксономический ранг семейств Geometridae, Sterridae, Selidosemidae (=Ennominae) и Hydriomenidae (=Larentiinae) у Мейрика (Meurick, 1892), который дополнительно выделил в составе Geometrinae еще Monocteniidae (=Oenochrominae) и Orthostixiidae (=Desmobathrinae). Первое из двух новых семейств характеризовалось наличием свободной, не сближенной с *Sc* жилки *Rs*, а второе – соединением жилок *Rs* и *Sc* короткой поперечной жилкой (*R*). Предтечей данной работы Мейрика была ревизия Geometrinae новозеландской фауны, где подробно охарактеризовано жилкование в группе и намечены идентификационные признаки будущих семейств (Meurick, 1884).

Хэмпсон адаптировал систему Мейрика для фауны пядениц Британской Индии (Hampson, 1895). Он принял для Geometrinae ранг семейства Geometridae, а для выделенных Мейриком семейств – ранг подсемейств Geometrinae, Acidaliinae, Boarmiinae, Larentiinae, Oenochrominae и Orthostyxiinae, соответственно. Параллельно из пядениц им были вычленены семейства Uraniidae, Eriplemidae, Sematuridae и Erioporeiidae. Наличие вариаций в жилковании крыльев, плохо укладывавшихся в идентификационную систему подсемейств Мейрика–Хэмпсона, побудило Проута укрупнить подсемейство Oenochrominae, включив в него Orthostyxiinae (Prout, 1910a). В новом объеме подсемейство Oenochrominae определялось Проутом по наличию некоторого разнообразия в положении жилок “*C*” (=Sc) и “*SC*” (=Rs) на задних крыльях, тогда как другие подсемейства определялись строгим наличием того или иного признака жилкования (Prout, 1910a: 10). В этой же работе Проут выделил самостоятельное подсемейство Vrephinae (=Archiearinae), ранее включенное Мейриком в подсемейство Monocteniidae (Meurick, 1892). Система пядениц Проута полностью вытеснила дробную систему из мелких семейств и, с небольшими номенклатурными вариациями, сохранялась до недавнего времени (Prout, 1910-1958; McDunnough, 1938; Wehrli, 1939-1954; Forbes, 1948; Bourgogne, 1951; Inoue, 1956, 1977, 1982; Fletcher, 1979; Common, 1990; Heppner, 1998).

Небольшая ревизия системы подсемейств пядениц произошла только в конце XX в. и сводилась, главным образом, к расформированию подсемейства Oenochrominae (подробнее об истории каждого подсемейства см. раздел 3.3). Современные взгляды на систему гео-

метроидных чешуекрылых и собственно пядениц изложены в работах Холлоуэя (Holloway, 1997, 1998; Holloway *et al.*, 2001), Мине и Скобле (Minet, Scoble, 1998), а также Кузнецова и Стекольниковца (2001). Предлагаемые в них системы, основаны на большом материале и глубоко исследовании морфологии пядениц (хотя и различны по методическим подходам), однако они мало чем отличаются от представлений о структуре подсемейств пядениц, сформированных еще Мейриком. Таким образом, до сих пор не найдено серьезных оснований для кардинального пересмотра взглядов на систему подсемейств пядениц, сформированных более ста лет тому назад на основании значительно меньшего количества фактических данных и при господстве другой методологии исследования.

“Таксономическая революция” Мейрика–Хэмпсона–Проута привела к практически полному забвению мелких “семейств” пядениц, описанных в XIX в. Единственной попыткой сохранения дробной классификации в традиции Дюпоншеля–Гвинэ, предпринятой на новой методической основе, стала система пядениц Великобритании, при разработке которой впервые было широко применено изучение копулятивных аппаратов (Pierce, 1914). Пирс вновь поддержал деление пядениц на серию мелких подсемейств (всего 26, из них 7 новых), которые он предложил объединить в 2 номенклатурные группы (Gnatoi и Agnatoi) по признаку наличия или отсутствия гнатоса в гениталиях самцов. Эти группы соответствовали объединенным подсемействам Hemitheinae (=Geometrinae) + Geometrinae (=Ennominae) и Acidaliinae (=Sterrhinae) + Larentiinae системы Проута (Prout, 1910a). По родовому составу Gnatoi и Agnatoi до некоторой степени перекликались с Phytometrites и Dendrometrites Геррих-Шаффера. В дальнейшем предложение Пирса о делении пядениц на 2 группы поддержано не было, так как вскоре обнаружилась, что признак наличия или отсутствия гнатоса имеет значительно более сложное распределение в пределах семейства.

Тем не менее, именно цитированная работа Пирса стала отправным пунктом для последующих разработок систем триб и родов пядениц. После ее опубликования наступило длительный перерыв в попытках детализации системы пядениц, что было связано с процессом накопления данных по строению копулятивных аппаратов чешуекрылых. Только к сороковым годам XX в. возобновилась деятельность по ревизии прежних мелких семейств и подсемейств и по описанию новых таксонов группы семейства, которые обычно вводились в ранге триб и обосновывались строением гениталий. Все это привело к введению в оборот 76 новых названий группы семейства (Дьяконов, 1936;

Wehrli, 1939-1954; Forbes, 1948; Inoue, 1961, 1992; Herbulot, 1962, 1963; Ferguson, 1969; Expósito Hermosa, 1978; Вийдалепп, 1981, 1989; Viidalepp, 1996; Стекольников, Кузнецов, 1982; Миронов, 1990; Holloway, 1994; Hausmann, 1996; Beljaev, 1998; и др.), что лишь немногим меньше, чем за всю “догенитальную эпоху” исследований. Таким образом, можно говорить о существенном пересмотре состава прежних надродовых групп пядениц, выделявшихся исключительно по внешним признакам. В новейший период массового описания новых таксонов группы семейства уже не происходит, и основные усилия исследователей сосредотачиваются на ревизии уже введенных названий.

Во второй половине XX в. сложилось несколько региональных систем пядениц: североамериканская (Forbes, 1948; McGuffin, 1958, 1967, 1972, 1977, 1981, 1987, 1988; Ferguson, 1969, 1983; Covell, 1983), западноевропейская (Herbulot, 1962-1963; Gómez Bustillo, Expósito Hermosa, 1979-1980; Leraut, 1980, 1997; Heinicke, Müller, 1984; Vives Moreno, 1994; Müller, 1996) и восточноазиатская (Inoue, 1961, 1977, 1982, 1992; Shin, 1996; Wang, 1997, 1998; Kim *et al.*, 2001). Они резко различаются по очередности положения родов и составу выделяемых триб (при их наличии) и во многом противоречат друг другу, поэтому в последнее время стали разрабатываться компромиссные системы пядениц, большинство которых, однако, тоже в основном не вышли за рамки региональных фаун. Первую общую ревизию таксонов пядениц группы семейства предпринял Холлоуей, который в серии книг по чешуекрылым острова Борнео предложил новую систему триб, объединив некоторые из них (Holloway, 1994, 1996, 1997). Однако система Холлоуея охватывала только местную фауну, а некоторые названия группы семейства оказались упущенными. Позже эта же система триб была использована при описании фауны пядениц Малайзии (Holloway *et al.*, 2001). Попытка создания компромиссной системы триб пядениц Северной Евразии была предпринята на примере фауны бывшего СССР (Viidalepp, 1996). Вийдалепп использовал более дробное деление на трибы, в духе работ Эрбюло и Иноэ. В том же году был издан каталог чешуекрылых Австралии, в котором большинство родов пядениц подсемейств *Ennominae* и *Larentiinae* провизорно распределены по известным трибам (McQuillan, Edwards, 1996). Среди других публикаций последнего времени, содержащих диагнозы и родовой состав триб в рамках больших регионов или крупных таксономических групп пядениц, следует назвать работы по подсемействам *Geometrinae* и *Sterrhinae* Ближнего Востока и Европы (Hausmann, 1996, 2001, 2004), по подсемейству *Sterrhinae* в целом (Sihvonen, Kaila, 2004), по трибе *Macariini* (Scoble, Krüger, 2002), по фауне геометрин и энномин Нео-

тропической области (Pitkin, 1996, 2002), по *Eupitheciini* фауны Европы (Mironov, 2003), по трибам *Pseudoterpnini* (Pitkin *et al.*, 2007) и *Ennomini* (Беляев, 2008).

В целом же, несмотря на наметившийся в последние годы прогресс, в систематике пядениц на уровне триб продолжает сохраняться сложная и противоречивая ситуация. Американские авторы в основном продолжают следовать привычной им системе триб Форбса–Фергюсона, а европейские – слабо модифицированной системе Эрбюло. Параллельно предпринимаются попытки создания компромиссной или объединенной системы для крупных региональных или межрегиональных фаун, либо для крупных родовых групп, при большем или меньшем учете глобального разнообразия семейства. Ведущей методической основой новых разработок обычно по-прежнему остается группирование таксонов по общему сходству, только теперь главным образом по сходству копулятивных аппаратов. Глубокий сравнительно-морфологический анализ при этом не проводится, хотя и учитываются некоторые специальные признаки, обычно объявляемые апоморфиями.

Таким образом, относительно таксономического объема и родового состава триб все еще сохраняется большой разброс мнений, а номенклатура названий группы семейства у пядениц до сих пор так и не ревизована. Преодоление проблем таксономического структурирования подсемейств пядениц видится на пути развития филогенетических исследований.

1.2. История филогенетических исследований пядениц

Все филогении пядениц по цели и способу построения можно разделить на 2 большие группы. К первой принадлежат филогении, создаваемые после разработки системы и представляющие собой интуитивную детализацию родственных связей, которые не отражались в структурно более жесткой ранговой таксономической системе, то есть стояли “позади” системы. Ко второй группе относятся филогении, строящиеся с целью ревизии прежних и обоснования новых систем, то есть предваряющие конкретные таксономические решения.

Первая филогения “семейств” пядениц была предложена Мейриком еще во времена становления дарвинизма (Meurick, 1895: 177). Она, естественно, относится к первой группе и построена в виде ветвящегося древа, на котором как вершинами, так и узлами служат рецентные таксоны (преимущественно европейской фауны) равного ранга. Сестринской группой пядениц поставлена ветвь *Notodontidae* +

Bombycidae. Первая дихотомия разводит Selidosemidae и прочих пядениц, в основании ветви которых поставлены Monocteniidae (=Oenochrominae), от которых разводятся Hydriomenidae и Geometridae, а от последних отходят Sterrhidae. Такая схема базируется, по-видимому (в тексте пояснений нет), на представлениях автора о возможной эволюционной преемственности взаимного положения жилок *Sc* и *Rs* на задних крыльях. Кроме филогении “семейств”, Мейриком была предложена и аналогичная филогения родов в составе Hydriomenidae и Selidosemidae (Meurick, 1895: 178, 254).

Значительно позже в сходном “эволюционном” духе были предложены филогении родов *Psodos* Tr. и *Poecilopsis* Harr. (Povolný, Moucha, 1955; Povolný, Nosek, 1955), а также схема родственных связей родов подсемейства Larentiinae канадской фауны (McGuffin, 1958). Более поздние филогении триб подсемейства Ennominae канадской фауны (McGuffin, 1977, 1987), хотя по форме и напоминают кладограммы, а автор в тексте использует кладистические термины “апоморфный” и “плезиоморфный”, по сути своей являются классическими “эволюционными”, поскольку носят очевидно посттаксономический характер и апеллируют не к филогенетическому анализу признаков, а к весьма умозрительной реконструкции облика общего предка подсемейства. В том же ключе составлены схемы родственных связей триб и подсемейств пядениц Японии, основанные на изучении куколок (Nakamura, 2004). Графические схемы, названные “Phylogenetic relationship” (Nakamura, 2004: textfig. A, C, E, G), соответствуют “эволюционным” филогениям, а деревья, названные “Relationship”, построены, исходя из филогенетической равнозначности противоположных состояний признаков и отвечают графическому идентификационному ключу (Nakamura, 2004: textfig. B, D, F, H; fig. 650).

Дорогу разработке филогений с целью решения таксономических вопросов проложили идеи Геннига (Hennig, 1950, 1966). Первая кладистическая филогения пядениц была построена для группирования видов внутри рода *Somatolophia* Hulst (Rindge, 1980), а на уровне надродовых таксонов пионерские претаксономические филогении предложены в работах Вийдалеппа (1980, 1981, 1989, 1990б), и Стекольникова и Кузнецова (1982). Однако во всех этих публикациях филогенетические схемы, хотя и выглядят кладистическими по форме, не являются таковыми по содержанию, так как их узлы равно определены апоморфными и плезиоморфными признаками. Тем не менее, такие схемы могут быть легко перестроены в истинную кладограмму, поскольку авторы указывают плезиоморфный или апоморфный характер конкретных признаков. В дальнейшем для различных групп пяде-

ниц была опубликована целая серия кладистических морфологических филогений, которые были выполнены “вручную” (Sauter, 1990; Беляев, 1992, 1994; Beljaev, 1997, 1998, 2006, 2007) или с применением компьютерных программ (Weintraub *et al.*, 1995; Choi, 1997, 1998, 2000, 2001; Choi *et al.*, 1998; Krüger, 2001; Sihvonen, Kaila, 2004; Sihvonen, 2005; Viidalepp, Kostjuk, 2005). Однако эти публикации охватывают, как правило, незначительную часть родовых групп пядениц (за исключением работы Сихвонена и Каила по подсемейству Sterrhinae) и при таксономическом пересечении у разных авторов дают противоречивые и трудно сопоставимые результаты, поскольку основаны на разных методических подходах и на использовании разных компьютерных программ (в случаях нумерических филогений).

Особое положение занимают филогении Холловэя (Holloway, 1997), и Кузнецова и Стекольникова (2001), которые охватывают все семейство пядениц. Они основаны на серьезном морфологическом анализе, в значительной степени кладистическом по методике и терминологии, однако полученные филогенетические схемы не представлены в виде синапоморфограмм. Именно эти схемы, как наиболее общие, будут предметом обсуждения в нашей работе.

Новейший этап разработки филогении пядениц связан с молекулярно-генетическими исследованиями. Пионерской работой в этой области была публикация Абрахама с соавторами (Abraham *et al.*, 2001), которая сразу же поставила ряд острых вопросов о надежности текущих представлений о родственных связях подсемейств пядениц. Паттерн ветвления полученных в работе дендрограмм на уровне подсемейств резко отличался от общепринятых взглядов противопоставлением Larentiinae остальным пяденицам, положением *Archiearis* Hbn. внутри пядениц на общем кластере с Ennominae и Geometrinae, а также положением *Alsophila* Hbn. на одной ветви с *Agriopsis* Hbn. (Ennominae).

Позже вышла обстоятельная работа Янг (Young, 2006а), в которой более детально исследована молекулярная филогения австралийских представителей подсемейства Ennominae. В ней была показана, в том числе и на морфологическом материале, принадлежность австралийских родов, рассматривавшихся ранее в составе Archiearinae (*Acalyphes* Turner и *Dirce* Prout), к подсемейству Ennominae и сделан вывод о тесном родстве Geometrinae и Oenochrominae *s. str.* Характер ветвления полученных дендрограмм на уровне подсемейств был принципиально сходен с таковым в работе Абрахама с соавторами.

В самой последней работе, посвященной филогенетическим связям трибы Opegrapherini, вновь поддержано сестринское положение

Larentiinae к общей кладе Ennominae + Sterrhinae (Snäll *et al.*, 2007). В другой работе той же группы авторов, посвященной филогенетическому положению рода *Cleorodes* Warren, в анализ были включены также представители Ennominae, Larentiinae и Archiearinae, причем род *Archiearis* образовал с Ennominae монофилетическую группу, поддержанную высоким значением бутстрапа (Viidalepp *et al.*, 2007).

Недавно опубликована хорошо обоснованная молекулярная филогения пядениц, выполненная целиком на оригинальном японском материале, включающим 71 вид из всех подсемейств и многих групп родов, с использованием 4 целевых фрагментов ДНК (Yamamoto, Sota, 2007). В отличие от предыдущих молекулярно-филогенетических работ, в ней поддерживается монофилия Larentiinae и Sterrhinae, а паттерн ветвления полученных дендрограмм на уровне подсемейств в целом лучше согласуется с традиционными представлениями, основанными на морфологических данных. Именно эта молекулярная филогения пядениц будет служить главным предметом сравнения результатов морфологического филогенетического исследования семейства, полученных в настоящей работе.

1.3. Задачи макросистематики пядениц и методы их решения

История развития таксономических и филогенетических исследований пядениц демонстрирует постоянный поиск критериев оптимизации структуры надродовых групп в семействе. Geometrae Линнея были диагностированы функциональным признаком – характером складывания крыльев в покое, который до сих пор не утратил своей актуальности при характеристике надсемейства Geometroidea. Основные группы пядениц были намечены Гюбнером только на основании внешнего вида – общего телосложения и формы и окраски крыльев. Дальнейшее развитие системы пядениц шло путем вовлечения в исследование все более тонких признаков: деталей рисунка крыла, строения усиков, щупиков, ног и, наконец, жилкования крыльев. Однако попытки таксономического структурирования по совокупности внешних признаков постепенно зашли в тупик, вылившись в фактическое экстенсивное определение надродовых групп перечислением включаемых родов, даже если при этом приводился весьма расплывчатый диагноз.

Выход был найден в выделении немногих “ключевых” признаков жилкования крыльев. Система пядениц Мейрика–Хэмпсона–Проута была основана на отказе от политетического определения подсемейств и прямо связана с разработкой определительных таблиц.

Идентификационные признаки определительного ключа стали диагностическими признаками таксонов высокого ранга, что позволило дать отчетливое интенциональное определение большинства подсемейств. Это обеспечило воспроизводимость результатов определения новых материалов другими авторами и надолго стабилизировало систему пядениц на уровне подсемейств. Сформированная таким образом структура подсемейств пядениц оказалась настолько удачной, что в своей основе сохранилась до настоящего времени, выдержав проверку и поступлением новых материалов, и вовлечением целых классов новых признаков, и сменой исследовательских парадигм. Очевидно, что успех системы был определен не удобством определения, а тем, что найденные признаки действительно маркировали естественные группы, впоследствии в большинстве своем признанные монофилетическим уже на основании кладистического анализа. Расформированным оказалось только подсемейство Oenochrominae, сформированное скорее по “остаточному” принципу, то есть экстенсивно.

Современное состояние разработки структуры подсемейств пядениц на уровне триб может быть сравнено с ситуацией во всем семействе до таксономической “революции” Мейрика–Хэмпсона–Проута, поскольку ведущие критерии для диагностирования таксонов этого ранга так и не найдены. Широкий переход к исследованию копулятивного аппарата, произошедший в первой половине XX в., позволил ввести в научный оборот множество новых сложных признаков и привел к прорыву в систематике многих групп чешуекрылых, однако у пядениц структура гениталий не стала решающим аргументом для обоснования триб. В результате до сих пор не определены признаки, которые бы четко маркировали естественные группы ранга трибы. Объективной причиной слабой разработанности систематики триб пядениц служит непостоянство морфологических признаков копулятивного аппарата в сочетании с частыми повторами некоторых конструкций скелета гениталий в заведомо неродственных родах. Это во многих случаях затрудняет разграничение групп внутри подсемейств обычными методами, с опорой на бросающиеся в глаза относительно простые, не требующие специального морфологического анализа признаки.

Преодолеть многие трудности гомологизации частей копулятивного аппарата позволяет функционально-морфологический подход, что было убедительно продемонстрировано в работах В.И. Кузнецова и А.А. Стекольниковой (2001) и М.Г. Пономаренко (2005). Однако этот метод уже выходит за рамки прямого сравнения таксонов по скелетным структурам, аналитические возможности которого для се-

мейства пядениц представляются в основном исчерпанными. Дальнейшее структурирование подсемейств Geometridae требует серьезных филогенетических исследований.

В соответствии с выводами, полученными при анализе истории изучения семейства пядениц, нами была поставлена задача разработки морфологической филогении семейства с целью совершенствования системы подсемейств, реформирования системы триб и тестирования существующих молекулярно-филогенетических гипотез. На первом этапе следовало установить сестринскую и более отдаленные родственные связи пядениц и обосновать монофилию семейства, чтобы обеспечить основания для поляризации морфологических трансформационных рядов. Кроме того, необходимо было установить монофилию каждого из подсемейств пядениц и их родственные связи и, опираясь на выявленную последовательность наиболее базальных кладистических событий в семействе, перейти к рассмотрению наиболее сложного вопроса – структурирования подсемейств на таксономическом уровне триб.

Для пояснения причин выбора методического подхода, примененного в данном исследовании, следует сделать несколько общих замечаний. “Ахиллесовой пятой” кладистических морфологических филогений является шаткость обоснования плезиоморфного или апоморфного характера признаков, за исключением небольшого набора очевидных специализаций (например, наличие тимпанальных органов особого строения в семействе пядениц). Такие “хорошие” апоморфии, как правило, позволяют выделить лишь незначительное количество монофилетических групп, оставляя на кладограмме обширные участки “неразрешенных” гребенок. Другая проблема связана со сложностью гомологизации морфологических структур, которые иногда видоизменены настолько, что без обнаружения переходных состояний преэмптенность их неустановима, а также с субъективностью подбора и формулировки признаков, в основе которой лежит их фундаментальная неравновесность. Кроме того, громадное таксономическое разнообразие пядениц затрудняет отслеживание распространения признаков по таксонам, затрудняя поляризацию морфоклин.

В молекулярной филогенетике проблема неравновесности признаков кардинально решена путем количественного анализа распределения всего 4 типов “равновесных” нуклеотидов. Однако и это не снимает главную проблему филогенетики – гомологизацию, то есть выявление у сравниваемых нуклеотидных последовательностей свойства унаследованности от ближайшего общего предка. Поскольку каждая последующая замена нуклеотида полностью устраняет информацию о

предыдущем нуклеотиде в данном положении, то прямое тестирование гомологичности нуклеотидных последовательностей невозможно. Молекулярные филогении могут тестироваться только сравнением их с филогениями, построенными по фенотипу (например, с морфологическими филогениями), поскольку в нем в той или иной степени сохраняются следы происхождения структур. Кроме того, результаты молекулярных филогенетических исследований, как и морфологических, сильно зависят от выбора анализируемых видов и анализируемых признаков, в данном случае – целевых нуклеотидных последовательностей.

Для независимого тестирования молекулярных филогений требуется привлечение хорошо проработанных морфологических филогений. Существуют 2 основных подхода к их построению, один из которых принято называть количественным, а другой – качественным (см.: Павлинов, 2005). Первая группа методов опирается на численную оценку сходства и строго алгоритмизированные модели построения деревьев, а вторая – на содержательный анализ исходных данных и процедуры филогенетической реконструкции. Однако мы считаем применение данных определений не вполне корректным. Дело в том, что в реальной практике “качественных” филогенетических исследований всегда присутствуют количественные оценки вероятности того или иного акта кладогенеза по числу и “весу” выявленных апоморфий (особенно при конфликте признаков), а в “количественных” морфологических методах имманентно присутствуют качественные подбор и формулирование признаков при составлении их первичной матрицы. Мы предпочитаем говорить об аналитических и нумерических методах, что, по нашему мнению, больше соответствует содержанию обоих подходов.

В нумерической филогенетике по стандартным алгоритмам анализируется распространение признаков только во включенном наборе видов, тогда как вопросы гомологии и веса признаков отнесены на задний план и косвенно проявляются лишь при их отборе и формулировке (в пяденицах это работы Чо, Сихвонена, и поздние – Вийдалеппа). Исследования такого плана привлекательны формальностью процедуры и созданием видимости объективности, хотя, как и классические исследования, они основаны на субъективном подборе морфологических признаков. Проблема установления кладистической модальности признаков обычно решается введением во внешнюю группу нескольких видов из разных сближаемых таксонов равного ранга, обычно без оценки степени их морфологической специализации (которая, в свою очередь, невозможна без филогенетического исследова-

ния этих таксонов). В результате именно формальность процедур и стремление избежать априорных суждений служит источником ошибок в гомологизации структур, в формулировании признаков и определении их модальности.

Нами принят аналитический метод реконструкции филогении, заключающийся в исследовании отдельных семогенезов с последующим логическим их согласованием. Семогенетический и филогенетический анализы проводились в соответствии с известными эпистемологическими и методологическими основаниями и методическими правилами (Шаталкин, 1988; Емельянов, 1989; Песенко, 1989, 1991; Павлинов, 2005), включая презумптивный подход (Расницын, Длусский, 1988; Расницын, 2002; Павлинов, 2005; Песенко, 2005, 2006). Фундаментальным недостатком аналитического подхода считается задействованность интуиции исследователя в познавательной ситуации, исключающей возможность четкой формализации и алгоритмизации исследования. Однако следует заметить, что нумерическая морфологическая филогенетика в решающих вопросах выбора и формулирования признаков стоит на тех же основаниях и строго алгоритмизирована только в процедурах построения деревьев, а потому объективна (то есть, формальна) только в отношении перебора вариантов распределения признаков.

Филогенетическая ценность апоморфного признака заключается, прежде всего, в его потенциальной принадлежности ближайшему предку данного филума, а не в широте и устойчивости распространения в пределах монофилетической группы (хотя последнее, конечно, ценно для ясной идентификации таксонов, как, например, наличие тимпанальных органов уникального строения у пядениц). Мы полностью поддерживаем замечание А.П. Расницына о том, что *“апоморфия – не состояние признака, а факт, что такое состояние однажды было приобретено”* (Расницын, 2002, с. 74). Трактовка апоморфии как состояния признака, приобретенного предковым видом группы и потому свойственного всем ее членам, ведет к поиску *“иерархии степени универсальности”* апоморфий, следствием чего является выявление скорее идентификационных признаков, чем синапоморфий. Конечно, оптимальным является совпадение идентификационных признаков и апоморфий, однако этот идеал в большинстве случаев, очевидно, недостижим. Так, в громадном семействе пядениц, почти универсально обладающим явно апоморфным тимпанальным аппаратом единого плана строения, все же есть несколько видов, лишенных его нацело.

Отсылка апоморфии к вероятному предку данного филума методически лишает смысла поиск синапоморфий по формальным коли-

чественным критериям оптимизации его распределения у рецентных видов. Кроме того, предварительный сравнительно-морфологический анализ признаков ведет к обесмысливанию применения количественных алгоритмов построения дерева, поскольку в полученном после тщательной селекции наборе признаков уже заключена искомая филогения, и ее расчет программными средствами ведет к простому воспроизведению *“ручного”* дерева (например, см. Minet, 2002).

С учетом сказанного выше, наш поиск был направлен, прежде всего, на выявление базальных апоморфий, сформировавшихся у ближайшего предка терминальной группы (в нашем случае – семейства или подсемейства), либо каждой сестринской пары таксонов. Выявление таких апоморфий велось путем итеративного (возвратно-последовательного) анализа распределения состояний гомологичных структур по внутренней и внешней группам, включая отряд чешуекрылых в целом, а также построения трансформационных рядов признаков и оценки их кладистической модальности для потенциальных монофилетических групп. Анализировались, в первую очередь, типовые роды таксонов группы семейства и *“архаичные”* таксоны, обладающие наибольшим набором потенциальных плезиоморфий каждого подсемейства. Оценка кладистической модальности производилась в основном по классическим критериям поляризации морфоклин в сравнительно-морфологическом методе, дополненным внегрупповым сравнением признаков. Надо отметить, что метод внегруппового сравнения является вторичным, поскольку вся первичная *“докладистическая”* таксономическая структура, на которую опирается метод внегруппового сравнения, была создана в опоре на классическую морфологию. В связи с принятым методическим подходом, апоморфные признаки семейств и подсемейств, приведенные на таблицах 1 и 3, мы рассматриваем как приобретенные ближайшим предком каждого приведенного таксона.

В ходе анализа выяснилось, что у геометроидных чешуекрылых филогенетически значимые признаки часто имеют узкое или мозаичное распространение по маркируемой ими монофилетической группе, будучи вторично модифицированными или утраченными (редуцированными) у многих ее представителей. При этом мозаичное распространение признаков нередко связано с явлением инстабильности, которое, в отличие от реверсии, заключается в вероятном восстановлении структуры, ранее выпавшей из фенотипа, но сохранившейся в виде генотипических задатков (Емельянов, 1987). Возможность инстабильности морфоструктур автор термина объясняет возможной блокировкой

и разблокировкой конечных звеньев морфогенетических цепей и связывает с плейотропизмом генов.

На динамике плейотропных связей генов основана концепция модульной организации фенотипа. Следуя Вагнеру (Wagner, 1995), модульная единица фенотипа может быть определена как комплекс признаков, которые (а) коллективно выполняют первичную функциональную роль; (б) тесно интегрированы сильным плейотропным эффектом; (в) относительно независимы от других таких комплексов. Реализация модулярности может осуществляться либо путем парцеллизации, то есть дифференциального ослабления плейотропного эффекта между членами различных комплексов при сохранении и/или усилении плейотропного эффекта внутри каждого комплекса признаков, либо путем интеграции, то есть развития плейотропного эффекта между первично независимыми признаками. В результате формируется блоковая структура фенотипических проявлений, в которой каждый из блоков обладает большей или меньшей степенью собственной индивидуальности. Модульность фенотипа связывают с модульной организацией генома (Eberhard, 2003).

Можно назвать несколько выводов, связанных с применением данной концепции в морфологической филогенетике: (а) сложные функциональные комплексы органов, особенно включающие элементы различных частей тела (гетерогенные модули), едва ли могут быть результатом гомоплазии; (б) гетерогенные модули, требующие длительного времени для формирования, могут быть выключены из реализации в фенотипе одним генетическим актом, то есть имеется значительное несоответствие между трудностью формирования и легкостью фенотипической утраты сложных морфофункциональных комплексов; (в) фенотипические модули могут наследоваться без реализации в фенотипе; (г) возможна повторная реализация (инстаурация) модуля в фенотипе, причем перерывы в фенотипической реализации приводят к накоплению случайных отклонений, которые тем более существенны, чем продолжительнее был такой перерыв.

Учет перечисленных положений серьезно помогает при реконструкции конкретных филогенезов. Игнорирование в филогенетических исследованиях явлений парцеллизации, интеграции и инстаурации морфоструктур может приводить к явлению девальвации признаков, характерному для нумерических филогений (Расницын, 2002). Действительно, практикуемое в нумерической филогенетике кодирование признаков “как они есть”, без оценки их качественных характеристик, в сочетании с произвольным выбором немногих видов для внешней группы, приводит к “филогенетическим казусам” даже в

морфологически тщательно выполненных работах. Примером может служить кластеризация Larentiinae вместе с одной из ветвей Sterrhinae на основании явных гомоплазий – отсутствия гнатоса и тибальной кисти на задних голенях (Sihvonen, Kaila, 2004).

Реконструкция филогении семейства пядениц невозможна без широкого включения в исследование представителей близких семейств и оценки вероятных родственных связей между ними. Сравнение с внешней группой позволяет проводить анализ распространения признаков, поляризацию морфоклин и, в результате, ревизию самого анализируемого таксона. Однако детальное исследование филогении членов внешней группы выходит за рамки задачи решения филогенетической проблемы исследуемого таксона. При аналитическом подходе есть возможность формирования “семогенетического образа” таксонов внешней группы как собрания вероятных плезиоморфий и апоморфий, выделенных на основании предварительного анализа распределения признаков по таксону высокого ранга, включающему анализируемую и внешнюю группы. Это позволяет минимизировать ошибки гомологизации и поляризации признаков.

По нашему мнению, недостатки формальных морфологических филогенетических подходов вполне могут быть преодолены на пути содержательного анализа исходных данных и в ходе самой процедуры филогенетической реконструкции. Кроме того, такой подход более соответствует самой идее реконструкции филогенеза, поскольку нумерические методы заняты скорее оптимизацией распределения анализируемых признаков, чем выявлением конкретных филогенезов на основании преемственности развития морфоструктур. К достоинствам аналитического подхода можно отнести разрешение вопросов гомологии и гибкость в использовании признаков в соответствии с филогенетическим “здоровым смыслом”, что позволяет избежать феномена их девальвации.

2. СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ, РОДСТВЕННЫЕ СВЯЗИ И МОНОФИЛИЯ СЕМЕЙСТВА GEOMETRIDAE

Для правильной гомологизации и поляризации морфологических признаков внутри семейства необходимо исследование внешних родственных связей пядениц. По этой причине нами предпринят предварительный анализ филогении семейств чешуекрылых, которые сближались с пяденицами за последние полвека.

2.1. Современное состояние проблемы

Существует несколько современных публикаций, в которых рассматриваются внешние родственные связи пядениц. Наиболее детальная разработка морфологической системы и филогении геометроидных семейств чешуекрылых, основанная главным образом на исследовании скелета тела имаго и дополненная признаками куколок и гусениц, принадлежит Ж. Мине (Minet, 1983, 1986, 1991, 1995, 2002). Труды именно этого автора послужили основой для формирования современной западноевропейской точки зрения на систему и филогению группы (Scoble, 1992; Holloway, 1998; Minet, Scoble, 1998; Kristensen, Skalski, 1998; Holloway *et al.*, 2001), которая на уровне надсемейств, семейств и подсемейств была графически представлена Дж. Холловэем (Holloway, 1998, fig. 1). Геометроидные чешуекрылые собраны в ней в не имеющую таксономического ранга группу, названную дрепаноидно-геометроидной ассамблеей (*drepanoid/geometroid assemblage*: Minet, Scoble, 1998). Последняя образована двумя надсемействами: Drepanoidea в составе семейств Drepanidae (включая Thyatirinae и Cyclidiinae) и Epicopeiidae, и Geometroidea в составе семейств Geometridae, Uraniidae (включая Eripleminae) и Sematuridae (включая Aroprogoninae).

Дрепаноидно-геометроидную ассамблею определяют двумя апоморфиями: сильным выступанием вперед покрывок передних ног на куколке и присутствием поперечного дорсального шва на 10-ом брюшном сегменте куколки (Minet, 1991; Minet, Scoble, 1998). Сопровождается это определение замечанием о том, что в некоторых случаях один или оба названных признака отсутствуют. Дополнительно ассамблея охарактеризована следующими признаками: гусеницы обычно с немногими вторичными щетинками; во всех семействах, за исключением Sematuridae, большинство брюшных сегментов гусеницы несут по крайней мере 1 вторичную щетинку спереди от L3; несколько пар брюшных ног могут быть рудиментарными или полностью отсутствовать (у Drepaninae, Geometridae); куколка с длинными покрывками антенн и часто с пунктированным брюшком; имаго без заднегрудного тимпанального аппарата; латеральные окна заднегруды (*fenestrae lateralis*: Minet, 1982) у имаго обычно сильно редуцированы, но медианное окно заднегруды (*fenestra media*) часто большое; в 3 семействах у имаго имеется брюшной тимпанальный орган. Таким образом, ассамблея в основном охарактеризована признаками премагинальных стадий развития (изученных в целом хуже, чем имаго), не обладающими универсальным характером.

Надсемейство Drepanoidea определено 2 апоморфиями: наличием цельных или почти цельных преддыхальцевых тергостеральных склеритов у основания брюшка имаго (с замечанием о том, что такие независимо встречаются в нескольких других группах Dityrsia) и наличием модифицированных мандибул гусениц, щетинки которых расположены на широкой плоской латеральной области, вентрально ограниченной хорошо выраженным килем. Позже к апоморфиям надсемейства были добавлены еще 3: в тергальной области 1-го брюшного сегмента неотергит слит с маргинотергитами; большинство брюшных сегментов гусениц имеют по крайней мере 1 вторичную щетинку впереди от L3; у куколок не видна большая часть передних бедер (Minet, 2002). Надсемейство Geometroidea определено единственной апоморфией – наличием на нижней губе у гусениц прядильного сосочка более короткого, чем прементум вдоль его середины; при этом замечено, что у некоторых продвинутых Geometridae прядильный сосочек вторично довольно длинный.

Таким образом, апоморфии надсемейств тоже в основном принадлежат премагинальным стадиям и выглядят не особенно надежными. Наличие преддыхальцевых тергостеральных склеритов у основания брюшка может быть как гомоплазией, так и симплезиоморфией, поскольку эти склериты имеются во многих семействах Arodityrsia. Длинный прядильный сосочек обнаружен не только у “продвинутых” (не поименованных) Geometridae, но и у таких архаичных австралийских родов энномин, как *Mnasampela* Guest и *Plesanemma* McQuil., гусеницы которых имеют 4 пары нормально развитых брюшных ног (McQuillan, 1984, 1985), а также у ряда других австралийских пядениц (Young, 2006a). Прядильный сосочек является органом, строение которого связано со способом укладки шелковицы на субстрат, и без анализа функциональных причин его особенностей трудно судить о надежности приведенной апоморфии. Наличие на мандибулах гусениц уплощенной латеральной области с вентральным килем хорошо видно на фотографии головной капсулы той же австралийской *Mnasampela privata* Guenée (McQuillan, 1985, fig. 19) и, в качестве апоморфии, может относиться к более отдаленным предкам геометроидных чешуекрылых, чем ближайший общий предок Drepanoidea *sensu* Minet, 1991. Слияние неотергита с маргинотергитами не является уникальной чертой Drepanoidea, а наличие дополнительной щетинки впереди от L3 на брюшных сегментах гусениц типично также для Geometridae и Uraniidae и отмечено у Cimeliidae (=Axiidae: Yen, Minet, 2007), что неоднократно указывалось и самим Мине.

Альтернативная система геометроидных чешуекрылых предложена В.И. Кузнецовым и А.А. Стекольниковым (2001) на основании обобщения материалов серии более ранних работ по скелетно-мышечному аппарату гениталий самцов (Кузнецов, Стекольников, 1981б, 1988, 1993; Стекольников, Кузнецов, 1981, 1982). Ими была выделена серия Geometriformes в составе 4 надсемейств и 10 семейств: Axiioidea (Cimelioidea: Yen, Minet, 2007) с единственным семейством Axiidae; Uranoidea с семействами Epicoreiidae, Epiplimidae, Uraniidae (включая Uraniinae и Microniinae), Sematuridae и Aprogonidae; Geometroidea с единственным семейством Geometridae; Drepanoidea с семействами Cyclidiidae, Thyatiridae и Drepanidae. Авторы системы отмечают, что у чешуекрылых серии Geometriformes не найдены какие-либо определенные синапоморфии, но обнаружены общие эволюционные тенденции. К числу этих тенденций относятся: развитие в основании брюшка тимпанальных аппаратов (в более ранней работе наличие переднебрюшных тимпанальных аппаратов признается возможной синапоморфией: Кузнецов, Стекольников, 1981б); ослабление склеротизации латеральных стенок вальв и связанное с этим перемещение проксимального места прикрепления мышц m_7 на медиальную сторону саккулусов, юксту или винкулум; возникновение склеритной связи между юкстой и медиальной стенкой вальвы; развитие усложненной формы ункуса с параллельной гипертрофией соций.

Наиболее архаичным в серии Geometriformes Кузнецов и Стекольников признают надсемейство Uranoidea, мотивируя это отхождением мышц m_5 от вальв, слабым развитием базального выроста эдегуса и саккуса, а также наличием немодифицированных брюшных ног у гусениц. Семейство Epicoreiidae включается в Uranoidea на основании наличия развитых базальных отростков вальв и двулопастной формы ункуса. Надсемейства Geometriodea и Drepanoidea, по мнению этих авторов, морфологически более изменены: форма ункуса у них усложненная, а в результате разрастания лопастей гемитранстиллы в медиальном направлении образована транстилла. В качестве общих эволюционных тенденций у Geometriodea и Drepanoidea перечислены образование трехлопастного ункуса, развитие транстиллы, наличие непрерывной склеритной связи юксты с вальвами и редукция гнатоса.

В целом, система и филогения Geometriformes Кузнецова и Стекольниково слабо поддержаны анализом апоморфий и представляет собой скорее систему отношений конструктивно-функционального сходства в строении гениталий, реализованного в качестве ведущей тенденции в таксоне (или кладе) того или иного ранга. Предложенная ими схема должна быть отнесена к построениям классической эволю-

ционной филогенетики, дополненным некоторыми элементами кладистического анализа. В переводе на кладистический язык, надсемейство Uranoidea Кузнецова и Стекольниково может рассматриваться в качестве плезиона, противопоставленного сестринской паре Geometriodea и Drepanoidea, монофилия которой поддерживается латентными гомологиями – склонностью к гипертрофии соций, тенденцией к разрастанию лопастей гемитранстиллы в медиальном направлении и тенденцией к формированию склеритной связи юксты с вальвами.

Серия Geometriformes Кузнецова и Стекольниково таксономически отличается от “drepanoid/geometroid assemblage” Минэ и Скобле принципиально, а именно, включением Cimeliidae, положением Epicoreiidae и различием в оценке рангов таксонов: надсемейства первых по большей части соответствуют семействам вторых. В филогении отличия, напротив, принципиальные и состоят в различном положении Drepanoidea – как сестринского таксона к Geometroidea в составе единственного семейства Geometridae (у Кузнецова и Стекольниково), либо как сестринского таксона к Geometroidea в составе семейств Geometridae, Uraniidae и Sematuridae, то есть всех остальных пяденицеобразных бабочек (у Минэ и Скобле).

Cimeliidae (=Axiidae) – небольшое средиземноморское семейство, включающее всего 2 рода и 6 видов. Оно характеризуется двумя имагинальными апоморфиями: на задних крыльях жилки Sc и R_s сближены дистальнее конца дискальной жилки, а 7-й брюшной сегмент несет пару кармановидных органов, ассоциированных с дыхальцами. Кроме того, бабочки имеют области мелких шипиков в анальной области у основания переднего крыла снизу (*spinarea*), гусеницы – по 1 вторичной щетинке впереди от L3 на брюшных сегментах, а куколки – скрытые лабиальные и максиллярные щупики и передние бедра (Minet, 1998b). Минэ помещает это семейство в ранге надсемейства Axiioidea в монофилетическую группу, обозначенную чуть позже как Geometromorpha (Fängler, 1999), выводя его отдельной ветвью на общем кластере, наравне с Calliduloidea, “Rhopalocera” (в составе Nedyloidea, Hesperioidea и Papilionoidea) и дрепаноидно-геометроидной ассамблеи. Кузнецов и Стекольников (2001) на основании сходства в строении скелета гениталий помещают Axiidae, также в ранге надсемейства Axiioidea, в серию Geometriformes в качестве базальной группы, сестринской по отношению ко всем остальным семействам в объеме дрепаноидно-геометроидной ассамблеи Минэ и Скобле.

Кроме рассмотренных выше работ, имеется еще публикация Дж. Хепнера, в которой без обоснования предложены своеобразные система и “схематическая филогения” геометроидных чешуекрылых

(Heppner, 1998: 20–21, fig. 15). Они сопровождаются определительными ключами семейств, причем таблица, озаглавленная как “Key D. Geometroid-Type Moths” (стр. 31), выводится по наличию у бабочек переднебрюшного тимпанального аппарата. Однако в эту таблицу помещено и семейство Epsicoreiidae, нацело лишенное такого аппарата, поэтому система и филогения геометроидных чешуекрылых по Хеппнеру нами не обсуждаются.

В связи с возможным близким родством семейства Cimeliidae к интересующей нас группе семейств, была впервые изучена функциональная морфология гениталий самцов цимелиид на примере *Axia olga* Stgr. (рис. 26, 27), по строению гениталий близкого к типовому виду рода *Axia margaritaria* Hbn. По форме склеритных частей гениталии *A. olga* близки к таковым у Thyrididae из менее специализированного подсемейства Siculodinae, например, у дальневосточных видов из родов *Sericophara* Chr. и *Rhodoneura* Gn. (Чистяков, 1999, рис. 343) и у некоторых африканских представителей (Whalley, 1971). Они также обладают длинным дистальным выростом ункуса, тонкими латеральными ветвями гнатоса, сравнительно узкими простыми вальвами и щетинистыми латеральными выростами на юксте (вальвеллами). Щетинистые приподнятые области, расположенные у Siculodinae медиальнее дорсобазальных углов вальв, легко гомологизируются со сходно расположенными выростами (лабидами) у *A. olga*. Отличие *Axia* Hbn. состоит в наличии широкой пластинки юксты, продолжающейся в умеренно склеротизированный анеллус, и очень длинного бананообразного саккуса, в отсутствии гарпы. Кроме того, проксимальный край вальвулы наклонен в сторону вершины вальвы, а не к ее дорсобазальному углу, как у сравниваемых Thyrididae и у большинства других представителей семейств пиралоидной грады.

Организация мускулатуры гениталий *A. olga* в основном сходна с таковой у *Rhodoneura shini* Park (Кузнецов, Стекольников, 1979: 62, рис. 5; 2001: 268, рис. 86). Мышцы m_1 тянутся к латеральным краям основания дистального выроста ункуса, мышцы m_7 занимают интравальварное положение, мышцы m_3 отходят от вентральной стенки дорсальной складки винкулума у основания саккуса и тянутся дорсально, почти достигая основания вальвелл. Мышцы m_5 прикреплены к основанию латеральной стенки вальв. Мышцы m_{10} не обнаружены. Отличия *Axia* от *Rhodoneura* состоят в очень большом размере мышц m_6 , в дистальном прикреплении m_7 в пределах области саккулуса, без захода на дорсальную часть проксимального края внутренней стенки вальвы, несущую гарпу у *Rh. shini* и других Siculodinae. Кроме того, иное положение занимают мышцы m_2 и m_4 . У *Axia* обе этих мышцы

сближены и отходят от латерального расширения аннулуса, причем m_2 тянется к медиальной, суженной части костулы, а m_4 короткая и идет к широкому основанию костулы. У *Rhodoneura* основания m_2 и m_4 удалены, m_2 идет от дорсального ребра тегумена к основанию косты вальвы, а m_4 – от середины латеральных сторон винкулума к костуле. Базальная часть брюшка *Axia* тоже устроена сходно с таковой у Thyrididae. Особенно характерны острые, почти шиловидные внутренние каналы передних аподем второго стернита и антериолатеральные выросты этого стернита в виде узкой складки (рис. 4, 5). Гусеницы Cimeliidae, в отличие от Thyrididae, имеют по 4 щетинки в латеральной группе, как и у большинства геометроидных семейств (Minet, 1998b).

Сходства строения гениталий у *A. olga* с Thyrididae, по-видимому, имеют симплезиоморфный характер, тогда как отличия могут быть отнесены к 2 группам. Некоторые из них, например, разрастание саккуса, крупные мышцы m_6 и склеротизация анеллуса, являются частными специализациями *Axia*. Другие же, такие как дистальный наклон проксимального края внутренней стенки вальвы и латеральное положение на тегумене мышц m_2 , свидетельствуют о возможном родстве Cimeliidae с геометроидными семействами; значение этих признаков будет обсуждено ниже. В целом, признаки строения гениталий самца и основания брюшка указывают на переходное положение Cimeliidae между пиралоидной градой (в лице Thyrididae) и геометроидным комплексом семейств, что, несмотря на отсутствие очевидного сходства с последними, не противоречит включению семейства в состав Geometrifomes.

К геометроидным чешуекрылым традиционно относили еще и серию мелких семейств, недавно объединенных в одно семейство Callidulidae (Minet, 1990). В современных системах оно рассматривается в качестве монотипического надсемейства Calliduloidea, которое помещается среди макрофренатных чешуекрылых между Cimeliidae и кладой “Rhopalocera” (Scoble, 1992; Minet, 1998b), либо среди “продвинутых” пиралоидных семейств (Nakamura, 1981; Кузнецов, Стекольников, 2001). Гениталии самцов Callidulidae (Minet, 1990), как по своему скелету, так и по мускулатуре, не демонстрируют явных признаков сходства с геометроидными семействами, хотя также имеют мембранизированную стенку вальв и прикрепление мышц m_7 на внутренней стенке вальвы (Кузнецов, Стекольников, 1981b, 2001). У *Pterodecta felderi* Brem. (Callidulinae) гусеница по внешнему строению и хетотаксии сохраняет все основные черты семейств пиралоидной грады, а куколка формой и расположением швов на лицевой части напоминает куколок Hesperiiidae (Tschistjakov, Belyaev, 1987; Чистяков и др., 1992).

В целом, в морфологии каллидулид не обнаруживается серьезных оснований для сближения их с геометроидными семействами.

В целом, представления о таксономическом составе геометроидных чешуекрылых в ведущих морфологических школах близки, хотя и не совпадают. Взгляды же на филогению группы во многом противоположны. В данной работе мы принимаем объем семейств по Мине, основываясь на их более отчетливом диагностировании, чем при дробном понимании семейств по Кузнецову и Стекольникову. Однако мы придерживаемся мнения, что деление геометроидных чешуекрылых на два надсемейства вряд ли оправдано в связи с наличием примерно сходных по масштабу хиатусов между всеми семействами этого комплекса, и неубедительно разрешенной структурой филогенетических связей между ними. В этом аспекте наши взгляды близки к трактовке серии Geometrifomes по Кузнецову и Стекольникову, но без семейства Cimeliidae, которое не обладает основными синапоморфиями семейств дрепаноидно-геометроидной ассамблеи (Yen, Minet, 2007). Принимаемое здесь понимание объема семейств делает излишним придание пяденицеобразным чешуекрылым ранга особой серии, однако номенклатурная формализация нашей точки зрения выходит за рамки данной работы. Поэтому для группы семейств Epicoreiidae, Drepanidae s. l., Sematuridae s. l., Uraniidae s. l. и Geometridae мы оставляем ненормативное рабочее название “геометроидные чешуекрылые”.

Существует несколько молекулярно-генетических работ, в которых в той или иной степени затрагивается филогения геометроидного комплекса семейств. У Д. Абрахама с соавторами (Abraham et al., 2001) в качестве внешних групп были выбраны 4 вида Drepanidae (все из Drepaninae) и 2 вида Noctuidae. В результате все дрепаниды были кластеризованы друг с другом (и вместе – с Geometridae) с поддержкой высокими значениями бутстрапа, подтверждая широко принятое ныне сестринское родство Drepanidae и Geometridae. Такие же результаты были получены К. Янг (Young, 2006a). В работе Валберга с соавторами (Wahlberg et al., 2005), посвященной филогении булавоусых чешуекрылых, в качестве внешней группы было использовано по 1 виду из Pyralidae (*Ostrinia nubilalis* Hbn.), Noctuidae (*Feltia jaculifera* Gn.), Uraniidae (*Urania leilus* L.) и Geometridae (*Archiearis parthenias* L.). При этом *Feltia* Wlk. устойчиво кластеризовалась с *Archiearis* Hbn., а *Urania* F. столь же устойчиво противопоставлялась этому кластеру или общему кластеру ((*Archiearis*, *Urania*) “Rhopalocera”), демонстрируя необычный паттерн возможного родства Noctuidae, Uraniidae и Geometridae. В новейшей публикации С. Ямамото и Т. Со-

та (Yamamoto, Sota, 2007) в качестве внешней к пяденицам группы было включено по 1 виду Pyralidae, Thyrididae, Noctuidae и Drepanidae, и на наиболее полно разрешенном для пядениц “maximum likelihood tree” Noctuidae и Drepanidae, вопреки данным Абрахама и Янг, оказались помещены на общем кластере.

Таким образом, полученные в предыдущих работах выводы противоречивы. Справедливости ради надо сказать, что все они основаны на изучении единичных представителей и не являлись продуктом целевых исследований. Специальное мелекулярно-генетическое исследование филогении семейств чешуекрылых по всему отряду было предпринято в рамках программы “LepAToL”, а его первые результаты были доложены на XV конгрессе Европейского лепидоптерологического общества в Эркнере, Германия (Roe, 2007). Филогения геометроидных чешуекрылых на полученных кладограммах выглядит следующим образом. Монофилия каждого из семейств Geometridae, Uraniidae и Epicoreiidae (в составе исследованных видов) поддержана высоким значением бутстрапа (83–100). При этом Uraniidae с высокой поддержкой кластеризованы в соответствии с текущими представлениями о родстве их подсемейств ((Microniinae, Uraniinae) Epipleminae), тогда как Drepanidae, хотя и кластеризованы вместе, но со значением бутстрапа ниже 50. Подсемейства дрепанид на разных по способам получения кладограммах кластеризовались различно: Cyclidiinae либо уклонялись базальной ветвью (в соответствии с ныне принятым положением), либо кластеризовались вместе с Thyatiridae, однако во всех случаях при низкой поддержке значениями бутстрапа. На уровне надсемейств не очень уверенно (при поддержке значениями бутстрапа 58–65) кластеризовано надсемейство Geometroidea в составе Geometridae и Uraniidae. Ближайший к ним общий кластер (со значением бутстрапа 65–69) образовали Sematuridae и Epicoreiidae. Общий кластер (Geometroidea (Sematuridae, Epicoreiidae)) имеет низкое значение бутстрапа (23), а Drepanidae оказались противопоставлены Pyraloidea, либо, на другой кладограмме, вместе с Mimallonidae противопоставлены общему кластеру (Bombycoidea (Geometroidea, Noctuoidea)), в обоих случаях при очень низком значении бутстрапа.

Таким образом, определенности с филогенетическими отношениями семейств геометроидных чешуекрылых нет. В качестве сестринских к Geometridae семейств могут равно рассматриваться Uraniidae и/или Sematuridae, либо Drepanidae, а может быть и Epicoreiidae, чье систематическое положение наиболее дискуссионно. В связи с этим филогенетический анализ в семействе пядениц предварен анализом родственных связей семейств геометроидных чешуекрылых.

2.2. Анализ родственных связей семейств геометроидных чешуекрылых

Анализ родственных связей геометроидных семейств предпринят главным образом с целью установления комплекса анцестральных признаков семейства пядениц (то есть набора плезиоморфий и аутапоморфий), служащих основой для поляризации морфоклин внутри семейства пядениц. С этой целью избраны 2 морфологические системы, на основании корреляций семогенезов которых мы будем реконструировать родственные связи семейств: структуры основания брюшка и копулятивные органы. Признаки обеих систем широко используются в макросистематике чешуекрылых и довольно хорошо изучены, что позволяет привлечь богатый сравнительный материал.

В переднем отделе брюшка особый интерес представляют тимпанальные органы. У геометроидных чешуекрылых они уникальны, отчетливо и универсально диагностируя семейства. Сложность организации тимпанальных органов предполагает их длительное эволюционное развитие, следы которого могут сохраниться в рецентных таксонах. Решение вопроса об эволюционной преемственности этих органов послужило бы сильным аргументом в поддержку гипотезы о филогении семейств.

Копулятивные органы, по причине сложной и динамичной организации, предоставляют возможность конструирования многих и многозвенных морфоклин, что существенно для установления корреляций между гипотезами о семогенезах. Именно они служат основным источником информации для таксономического структурирования внутри семейства пядениц, и без четких представлений о базальных признаках гениталий в семействе невозможно адекватное формулирование частных семогенетических гипотез.

2.2.1. Семогенезы кутикулярных структур переднего отдела брюшка

2.2.1.1. Склериты интегумента основания брюшка

Признаки основания брюшка широко используются в макросистематике чешуекрылых (Brock, 1971; Кутки, 1983; Minet, 1983; Scoble, 1992; Kristensen, 2003). Основными склеритными элементами 1-го сегмента брюшка в дорсальной области являются маргинотергиты – утолщенные латеральные складки тергальной рамы, соединяющие заднегрудь со 2-м тергитом. В задней части дорсума между мар-

гинотергитами имеется более или менее широкая склеротизация – неотергит (по Fänger, 1999); в данной работе он не рассматривается в силу своей обычно слабой склеротизации и низкой отчетливости границ, что затрудняет установление его действительных морфологических связей. Латероventрально маргинотергиты могут иметь расширения – латероventральные лопасти, выступающие вниз позади первых дыхалец. Сзади к ним могут примыкать более или менее широкие антериоventральные выросты 2-го тергита, передний (обычно более склеротизированный) край которых служит дорсальной аподемой латеральной мышцы, тянущейся к передней аподеме 2-го стернита. Эти выросты 2-го тергита были названы передними тергоплейральными склеритами (Brock, 1971). В вентральной области основания брюшка у *Ditrysia* первым по счету является морфологически 2-й стернит брюшка, основными структурами которого у высших представителей являются передние аподемы и антериолатеральные выросты.

Кроме перечисленных структур, в переднем отделе брюшка могут иметься тергостернальные преддыхальцевые склериты, соединяющие передний конец маргинотергита и антериолатеральный вырост 2-го стернита, а также тимпанальные органы, ассоциированные с антериолатеральными сторонами 2-го стернита, и андрокониальные кисти, отходящие от плейральной области 2-го сегмента. Филогенетическое значение особенностей строения тергальной фрагмы (Fänger, 1999) нами не анализируется по причине необходимости исследования морфологической динамики этой структуры в геометроидных семействах на более широком материале.

Тергостернальные преддыхальцевые склериты в геометроидных семействах имеются только у *Drepanidae* и *Epicopeiidae*, что Минет считает ведущей синапоморфией этих семейств (Minet, 1991, 2002). Нами проведено сравнение тергостернальных склеритов у *Nossa palaeartica* Stgr., *Epicopeia mencia* Moore (*Epicopeiidae*) и *Cyclidia substigmatica* Hbn. (*Drepanidae: Cyclidiinae*). У *N. palaeartica* тергостернальный склерит дорсально расширен и прикреплен к передней продольной складке вентрального края маргинотергита, представляя собой жесткую дугообразно изогнутую ленту, снабженную ребром вдоль переднего края (рис. 7). У *E. mencia* этот склерит сравнительно широкий и своим задним фестончатым краем близко подходит к первому дыхальцу. У других *Epicopeiidae* тергостернальный склерит имеет примерно такое же строение, за исключением *Deuveia banghaasi* Hering, у которого между этим склеритом и маргинотергитом имеется разрыв (Minet, 2002: 468, fig. 9).

У *C. substigmata* тергостеральный (или арковидный) склерит включает в себя дыхальце и представляет собой широкую треугольную пластинку умеренно плотной склеротизации, которая вентрально подвижно сочленена с жесткой базальной пластинкой тимпанальной капсулы, или антериолатеральным выростом стернита (рис. 8). Дорсально арковидный склерит соединен тонким тяжем с задним концом продольной складки вентрального края маргинотергита в положении, повторяющем положение переднего склеротизированного отростка маргинотергита у самки *Lyssa zampa* Butl. Этот отросток ограничивает передний угол мембранизированной области латеральной лопасти маргинотергита (см. ниже). Кроме того, вентрально на склерите имеется направленный назад тонкий лентовидный отросток, который у самцов оканчивается в складках плейральной мембраны в области андрокониальной кисти, а у самок направлен, как и тяж утолщенной кутикулы у *L. zampa* (рис. 9, 13), к вентральному углу латеральной лопасти маргинотергита (Minet, Surlykke, 2003, fig. 11.11: A). Вентральный край латеральной лопасти маргинотергита и дорсальный край тергостерального склерита образуют раму заднего контратимпанума. Арковидный склерит у *C. substigmata* слабо уплотнен по сравнению с окружающей мембранозной кутикулой, имеет волнистые слабо оформленные края и в целом выглядит как вторичная склеротизация плейральной мембраны вокруг дыхальца. У Drepaninae и Thyatirinae арковидный склерит огибает дыхальце дорсально в виде широкой лопасти, направленной к вершине латеральной лопасти маргинотергита, и не имеет вентрального отростка, однако его гомологичность арковидному склериту у *Cyclidia* Gn. не вызывает сомнений. Отсутствует арковидный склерит у Oretini.

Сравнение морфологии тергостеральных склеритов у Ericoreiidae и *C. substigmata* не позволяет судить с определенностью о гомологичности (унаследованности от общего предка) этих структур. У Ericoreiidae тергостеральный склерит занимает переднее положение относительно дыхальца и не демонстрирует морфологических связей арковидного склерита *Cyclidia*. Формирование тергостерального склерита могло произойти внутри Ericoreiidae, о чем свидетельствует его неполное развитие у наиболее архаичного представителя семейства *D. banghaasi* (Minet, 2002: 468, fig. 9). Представляется более вероятным, что у Drepanidae арковидный склерит является вторичной склеротизацией, развившейся вокруг дыхальца в связи с формированием дорсальной тимпанальной камеры. В целом, предположение Минне о синапоморфном характере тергостерального склерита у Ericoreiidae и Drepanidae не находит подтверждения.

Латероventральные лопасти маргинотергитов и передние тергоплейральные склериты у геометроидных чешуекрылых демонстрируют серию различных состояний. В наиболее развитом виде обе эти структуры имеются у Sematuridae. У *Sematura* sp. (рис. 6) лопасти маргинотергитов очень широкие, вздутые в передней части, вентральной вершиной изогнуты вперед и лишь слегка не достигают антериолатеральных углов 2-го стернита. Передние тергоплейральные склериты тоже очень большие, обособлены от тергита жесткой продольной складкой, по длине почти равны латероventральным лопастям маргинотергита и тесно соединены с ними, образуя широкую пластинку между первым и вторым дыхальцами. Такая пластинка входит в диагноз семейства Sematuridae (Minet, 1986; Minet, Scoble, 1998). Эта пластинка изогнута вершиной вперед и связана с вершиной антериолатерального выроста 2-го стернита уплотненной складкой плейральной мембраны. В целом, конфигурация латероventральных расширений у Sematuridae очень напоминает задний тергостеральный склерит, характерный для "Rhopalocera" (Hedyloidea, Hesperioidea и Papilionoidea), хотя у последних он уже, а компоненты 1-го и 2-го сегментов еще теснее связаны друг с другом (Brock, 1971; Minet, 1991).

У всех исследованных ураниид (*Eversmannia exornata* Ev., *Dyssaethria erasaria* Chr., *Oroplema plagifera* Butl., *Acropteris iphiata* Gn., *Lyssa zampa* Butl.) латероventральные лопасти маргинотергитов невелики и сопоставимы по ширине с маргинотергитом, но сохраняют следы их большего развития в прошлом, например, в виде полуобособленной слабо оформленной пластинки латеральнее маргинотергитов (рис. 12) или вентрального склеротизированного отростка на переднем конце маргинотергита (рис. 3). Передние тергоплейральные склериты 2-го сегмента у самок Microniinae, Eripleminae и, судя по фотографиям, у Auzeinae (*Decetia pallidaria* Pagenst.: Holloway, 1998, fig. 164) отчетливо выражены, но тоже невелики; их длина вдоль переднего края в 2–3 раза меньше длины маргинотергита. Как и у Sematuridae, они тесно связаны с задним краем латероventральной лопасти маргинотергита (рис. 11). У самцов ураниид латеральные стороны 2-го тергита вовлечены в формирование тимпанальных органов, а потому расширены и сильно модифицированы. Переднему тергоплейральному склериту самок ураниид у них соответствует преддыхальцевый участок края тергита. В перечисленных подсемействах, в том числе у Auzeinae (Holloway, 1998, fig. 159; Holloway et al., 2001, fig. 42), этот участок у самцов примерно так же умеренно расширен, как и у самок.

В подсемействе Urauniinae у самок и самцов (*L. zampa*, рис. 9; *Chrysidia* Hbn.: Brock, 1971, fig. 44 b; *Urania fulgens* Wlk.: Kennel,

Eggers, 1933, figs. 1, 12, 19) передние тергоплевральные склериты большие, треугольные, превышают половину длины маргинотергита и своими вершинами направлены вперед и вниз, к антериолатеральным углам 2-го стернита. У самок *L. zampa* от переднего края этой лопасти тянется тонкий тяж уплотненной кутикулы, который продолжается вперед до вершины дорсального выроста тимпанальной рамы (тимпанальной аподемы, см. ниже). Сходство передних тергоплевральных склеритов у *L. zampa* и *Sematura* sp. очевидно, хотя у первого вида на тергите отсутствуют латеральные ребра, а сам склерит относительно меньших размеров.

У Epicopeiidae (*N. palaeartica*, *E. mencia*) латероventральные лопасти маргинотергитов по своей форме близки к таковым у ураниид. Они сравнительно узкие, слабо расширены в задней части и вентрально имеют неоформленные фестончатые края, что может свидетельствовать о вторичной десклеротизации лопастей маргинотергитов у эпикопейд (рис. 7). Передние тергоплевральные склериты обычно не выдаются ниже уровня нижнего края первого и второго дыхалец, за исключением *Schistomitra* Butl., *Epicopeia* Westw. и *Nossa* Kirby, у которых они очень длинные и у самцов достигают основания андрокониальной кисти (рис. 7; Minet, 2002). В двух последних родах они обособлены от тергита полосой плотной склеротизации, сходной по положению с латеральным ребром тергита у *Sematura* sp.

У Drepanidae маргинотергиты имеют широкие латеральные “крылья”, прикрывающие сверху задние контратимпанумы, а края латероventральных лопастей маргинотергитов служат постериомедиальной частью рамы контратимпанумов. У Cyclidiinae лопасти маргинотергитов плавно расширяются к заднему краю, умеренно длинные, вентрально имеют длинный тонкий отросток, направленный вперед к дорсальному краю расширения арковидного склерита (рис. 8). Передние тергоплевральные склериты у самок *C. substigmata* развиты умеренно, вместе с латеральными лопастями маргинотергитов достигая примерно уровня нижнего края дыхалец (Minet, Surlykke, 2003, fig. 11.11: A). У самцов они очень длинные, изогнутые, почти достигают 2-го стернита и служат наружной рамой плеврального мешка, в который погружена вершина андрокониальной кисти в сложенном состоянии (рис. 8). В отличие от самок и от других геометроидных чешуекрылых, у самцов *Cyclidia* тергоплевральные склериты отодвинуты далеко назад от вентрального края латеральных лопастей. Второй тергит у обоих полов *Cyclidia* имеет отчетливо выраженные латеральные ребра, сходные с таковыми у *Sematura* sp.

У Drepaninae (см. например, *Cilix* Leach: Minet, Surlykke, 2003, fig. 11.11: B) и Thyatirinae латероventральные лопасти маргинотергитов сужены в передней и средней части, но резко расширены вдоль границы со 2-м сегментом. Они тесно интегрированы с передними тергоплевральными склеритами, образуя общую вогнутую гладкую пластинку, которая формирует заднюю стенку наружной тимпанальной полости. У Drepaninae эта пластинка сравнительно короткая, по длине близка таковой у самок *Cyclidia*, а у Thyatirinae – очень длинная и вершиной приближена ко 2-ому стерниту, образуя почти полный тергостернальный мост (см. например, *Habrosyne* Hbn.: Brock, 1971, fig. 44d).

У пядениц латероventральные лопасти маргинотергитов обычно не превышают ширины складки маргинотергита, и передние тергоплевральные склериты тоже развиты слабо или практически отсутствуют. Сравнительно длинные тергоплевральные склериты, достигающие уровня нижнего края дыхалец, обнаружены нами лишь у Archiagarinae (рис. 12), однако они очень узкие и, по-видимому, развиты вторично.

Плевральные андрокониальные кисти базального для Macrolepidoptera плана строения имеются среди геометроидных чешуекрылых только у самцов Cyclidiinae, Epicopeiidae (у части родов и в разной степени развития) и у Apoprogoninae. В семействе Epicopeiidae, как и у Noctuidae, андрокониальные кисти заправляются в специальный латеральный карман между краями 3-го и 4-го стернитов и плевральной мембраной, а от 2-го стернита постериолатерально отходит пара заостренных треугольных пластинок, изогнутых вершиной вперед и оканчивающихся у основания кисти (рис. 7). У совков гомологом этих пластинок считаются похожие по функции и положению склериты, несущие на вершине андрокониальную кисть и называемые “рычагом” (*lever*), или “ручкой” (Кузнецов, 1915, рис. 100). Кроме того, у эпикопейд дорсальное основание кисти имеется обособленный полулунный склерит, не описанный для других семейств чешуекрылых. Судя по замечанию о том, что у *Apoprogon* *hesperistis* Hmps. “переднебоковые выступы 2-го тергита очень длинные и достигают пары андрокониальных кистей” (Minet, Scoble, 1998: 307), андрокониальные кисти у Apoprogoninae имеют сходное с Epicopeiidae строение.

Самцы Cyclidiinae являются единственными из тимпанотных геометроидных чешуекрылых, которые имеют плевральные андрокониальные кисти. В отличие от Epicopeiidae и других Macrolepidoptera, у которых эти кисти укладываются в плевральную складку позади их основания, у *Cyclidia* они укладываются антериомедиально, перекре-

шиваясь друг с другом вентрально напротив 2-го стернита брюшка (Minet, Scoble, 1998). Характерными особенностями строения андрокониального аппарата *Cyclidia* являются наличие очень длинных передних тергоплевральных склеритов, которые вентрально расширены в широкую пластинку (возможно, гомологичную полулунному склериту эпикопеид), и развитие крепкой изогнутой вентральной пластинки, обеспечивающей движения кисти. Эта пластинка имеет своеобразное строение, но, по-видимому, гомологична “рычагу” других макрофренатных чешуекрылых.

Описанный способ укладывания кистей выглядит несомненной апоморфией *Cyclidia*, однако степень базальности этого признака пока не ясна. С одной стороны, складывание кистей под 2-ой стернит могло развиться только в сочетании с дорсальным направлением восприятия звука тимпанальным органом, поскольку в сложном состоянии кисти полностью закрывают тимпанальные капсулы. Подобное положение кистей можно принять в качестве базальной апоморфии всех Drepanidae. С другой стороны, основания плевральных кистей в сложном состоянии у Eriopseidae и Noctuidae располагаются рядом с anteriолатеральным выростом 2-го стернита в положении, типичном для переднебрюшных тимпанальных органов, что, при их наличии, могло служить помехой для функционирования, приводя к “оглушению”. Поэтому выворачивание андрокониальных кистей в покое вершинами назад могло развиться на ранних стадиях формирования тимпанальных органов еще до обособления дрепанид.

Вне геометроидных чешуекрылых в принятом здесь составе, довольно широкие, вполне оформленные латероventральные лопасти маргинотергитов и передние тергоплевральные склериты 2-го сегмента, не соединенные друг с другом, имеются у Cimeliidae (рис. 5). Плевральных кистей и тергостеральных склеритов у исследованного вида нет.

В пиралоидной граде надсемейств большие латероventральные лопасти маргинотергитов имеются у Thyrididae, наличие которых было предложено считать аутапоморфией этого семейства (Minet, 1991; Dugdale *et al.*, 1998). У *Rhodoneura erecta* Leech (подсемейство Siculodinae) отчетливо выражен склеротизированный тяж, соединяющий вентральный конец лопасти маргинотергита с вершиной anteriолатерального выроста 2-го стернита (рис. 4) и, фактически, маркирующий морфологическую границу между 1-м и 2-м сегментами брюшка; подобный же тяж соединяет передний край тергоплеврального склерита 2-го сегмента с вершиной свободного дорсального выроста тимпанальной рамы (тимпанальной аподемы) у самок *L. zampa*, а его следы

в виде направленного назад отростка вентрального края арковидного склерита имеются и у *C. substigmaria*. Кроме того, у Thyrididae перед первым брюшным дыхальцем может быть развит широкий склерит, по форме и положению сходный с таковым у Drepanidae (Brock, 1971, fig. 24a). Тергоплевральные склериты 2-го сегмента для Thyrididae не описаны, и у дальневосточных видов нами не найдены.

Кроме перечисленных выше структур, у самцов Geometridae на первых сегментах брюшка имеется ряд образований (маргинотерральные выросты и передние выступы 2-го стернита, секреторные и щетинистые участки), входящих в состав уникального тиббиального андрокониального аппарата пядениц. Этот аппарат будет подробно проанализирован в следующей главе, поскольку не имеет аналогов в других геометроидных семействах, и дает серию важных апоморфий в самом семействе пядениц. Здесь же хотим указать его несомненную роль в качестве одной из базальных автапоморфий Geometridae.

Обзор строения латеральных частей основания брюшка показывает, что в той или иной степени развитые, тесно связанные латероventральные лопасти маргинотергита и передние тергоплевральные склериты 2-го сегмента характерны для большинства семейств геометроидных чешуекрылых, кроме пядениц. Судя по наличию развитых латероventральных лопастей маргинотергитов у Thyrididae и Cimeliidae, эти структуры могли входить в базальный план строения геометроидных чешуекрылых в качестве симплезиоморфии с рядом семейств более отдаленного родства.

Передние тергоплевральные склериты 2-го сегмента не известны у пиралоидных семейств, но хорошо развиты у “Rhopalocera”, образуя вместе с латероventральными лопастями маргинотергитов тергостеральный мост, напоминающий таковой у Sematuridae. Наличие у Cimeliidae широких, но сравнительно коротких передних тергоплевральных склеритов 2-го сегмента может быть интерпретировано в пользу родства как с “Rhopalocera”, так и с геометроидными чешуекрылыми, что не позволяет уточнить филогенетическое положение семейства. “Плезиоморфоподобное” состояние тергоплевральных склеритов у *Axia olga* напоминает таковое у самок *Cyclidia substigmaria* и могло развиться в результате редукции плевральных андрокониальных кистей, которые признаются принадлежащими базальному плану строения всех Macrolepidoptera. Возможно, Sematuridae имеют близкое к базальному для геометроидных чешуекрылых строение латеральных склеротизаций 1-го и 2-го сегментов, однако их очень большая ширина и сильная выпуклость представляются вторичной специализацией.

У Drepanidae эволюция латероventральных лопастей маргинотергита и передних тергоплевральных склеритов 2-го сегмента была тесно связана с развитием рамы заднего контратимпанума и формированием наружной тимпанальной полости. Очень длинные склериты Thyatirinae обеспечивают наличие широкой и глубокой тимпанальной полости и явно являются автапоморфией этого подсемейства. У Eri-coreiidae и Uraniidae общей эволюционной тенденцией, по-видимому, была редукция сначала латеральных лопастей маргинотергитов, а затем и передних тергоплевральных склеритов 2-го сегмента. При этом Uraniidae сохраняют строение тергоплевральных склеритов очень сходное с таковым у Sematuridae. Крайне слабое развитие обеих структур у Geometridae, очевидно, не может быть принято в качестве плезиоморфии. К передним тергоплевральным склеритам 2-го сегмента у геометроидных чешуекрылых прикреплена латеральная мышца из пары тергостеральных мышц 2-го сегмента ($II/II-sII_2$ по: Kristensen, 2003), наличие которой для пядениц в литературе не описано. Таким образом, редукция тергоплевральных склеритов в семействе могла быть прямо связана с утратой ими функции аподем мышц и может трактоваться в качестве автапоморфии пядениц.

Следствием гипотезы о связи апоморфного положения андрокониальных кистей у *Cyclidia* с наличием тимпанальных капсул является вывод о вероятном первичном отсутствии тимпанальных капсул у Eri-coreiidae и Sematuridae. Поддерживает эту точку зрения и строение в этих семействах антериолатеральных выростов 2-го стернита, не несущих никаких следов модификации, которая могла бы быть связана с существованием тимпанальных органов.

2.2.1.2. Тимпанальные органы

Строению и эволюции тимпанальных органов у чешуекрылых посвящена обширная литература. Современные представления об их эволюции состоят в признании независимого происхождения тимпанальных органов у Pyraloidea, Drepanidae, Uraniidae, Geometridae и Noctuoidea (Minet, 1983; Cook, Scoble, 1992; Hasenfuss, 1997, 2000; Minet, Surlykke, 2003). Однако подобное утверждение не вызывает сомнений лишь для Noctuoidea, имеющих уникальное строение тимпанального аппарата, расположенного на заднегруди. Все же переднебрюшные тимпанальные аппараты имеют сходное положение в связи со 2-м стернитом брюшка, а сколопарии тимпанального аппарата в различных семействах и надсемействах иннервируются одним и тем же нервом, и гомологичны по происхождению плевральным хордотональным органам 1-го брюшного сегмента (Minet, 1995; Hasenfuss, 1997; Minet, Surlykke, 2003; Yack, 2004). Вместе с тем, надо иметь в виду, что почти все органы слуха в отряде насекомых сформированы на основании хордотональных органов и в ряде случаев образуют почти идентичные структуры в заведомо неродственных таксонах (Lakes-Harlan *et al.*, 1999), а это ослабляет значение гомологии сколопариев для установления синапоморфий. Главным основанием для признания негомологичности переднебрюшных тимпанальных аппаратов в перечисленных группах чешуекрылых послужили существенные различия в строении их интегумента (Minet, 1983). Кроме того, признание независимого происхождения снимает проблему с признанием их массовой вторичной редукции в других семействах макрочешуекрылых, тогда как в тимпанотных семействах такая редукция крайне редка (Minet, Surlykke, 2003).

Действительно, в отряде чешуекрылых прослеживается тенденция к образованию тимпанальных органов в связи со 2-м брюшным стернитом в явно неродственных таксонах – у Tineidae (впрочем, слуховая природа этих органов у Harmacolinae еще требует доказательства), у Dudgeoneidae из Cossioidea, а также у пираллоидных и геометроидных семейств. Предполагается, что эта тенденция обязана наличием у чешуекрылых больших трахеальных воздушных мешков в 1-ом сегменте брюшка, служивших первичными резонаторами внешних звуковых колебаний (Hasenfuss, 2000). Однако в большинстве семейств ночных макрочешуекрылых, активно атакуемых летучими мышами, специальные фонорецепторы отсутствуют вообще, либо реализованы в иных локализациях – на заднегруди (Noctuidae), в основании различных жилок крыльев (Thyrididae, Hedyliidae), на 7-ом брюшном сегменте (Cimeliidae), или на щупиках (некоторые Sphingidae). Следовательно, образование переднебрюшных фонорецепторов нельзя считать универсальной тенденцией в отряде; они имеют отчетливую таксономическую локализацию в группе обычно сближаемых семейств и надсемейств, за исключением Harmacloninae и Dudgeoneidae. Таким образом, в основе формирования переднебрюшных тимпанальных органов у Pyraloidea, Drepanidae, Uraniidae и Geometridae может лежать некоторая унаследованная от общего предка особенность строения 1-го и 2-го брюшных сегментов, и нам представляется целесообразным еще раз проанализировать вопрос о гомологии переднебрюшных тимпанальных аппаратов в этой группе.

В общем, тимпанальный орган у насекомых представляет собой ассоциацию тимпанума, или барабанной перепонки (*tympanum*), трахейного воздушного мешка и сколопария (*scoloparium*) – хордотональным органам 1-го брюшного сегмента (Minet, 1995; Hasenfuss, 1997; Minet, Surlykke, 2003; Yack, 2004). Вместе с тем, надо иметь в виду, что почти все органы слуха в отряде насекомых сформированы на основании хордотональных органов и в ряде случаев образуют почти идентичные структуры в заведомо неродственных таксонах (Lakes-Harlan *et al.*, 1999), а это ослабляет значение гомологии сколопариев для установления синапоморфий. Главным основанием для признания негомологичности переднебрюшных тимпанальных аппаратов в перечисленных группах чешуекрылых послужили существенные различия в строении их интегумента (Minet, 1983). Кроме того, признание независимого происхождения снимает проблему с признанием их массовой вторичной редукции в других семействах макрочешуекрылых, тогда как в тимпанотных семействах такая редукция крайне редка (Minet, Surlykke, 2003).

Действительно, в отряде чешуекрылых прослеживается тенденция к образованию тимпанальных органов в связи со 2-м брюшным стернитом в явно неродственных таксонах – у Tineidae (впрочем, слуховая природа этих органов у Harmacolinae еще требует доказательства), у Dudgeoneidae из Cossioidea, а также у пираллоидных и геометроидных семейств. Предполагается, что эта тенденция обязана наличием у чешуекрылых больших трахеальных воздушных мешков в 1-ом сегменте брюшка, служивших первичными резонаторами внешних звуковых колебаний (Hasenfuss, 2000). Однако в большинстве семейств ночных макрочешуекрылых, активно атакуемых летучими мышами, специальные фонорецепторы отсутствуют вообще, либо реализованы в иных локализациях – на заднегруди (Noctuidae), в основании различных жилок крыльев (Thyrididae, Hedyliidae), на 7-ом брюшном сегменте (Cimeliidae), или на щупиках (некоторые Sphingidae). Следовательно, образование переднебрюшных фонорецепторов нельзя считать универсальной тенденцией в отряде; они имеют отчетливую таксономическую локализацию в группе обычно сближаемых семейств и надсемейств, за исключением Harmacloninae и Dudgeoneidae. Таким образом, в основе формирования переднебрюшных тимпанальных органов у Pyraloidea, Drepanidae, Uraniidae и Geometridae может лежать некоторая унаследованная от общего предка особенность строения 1-го и 2-го брюшных сегментов, и нам представляется целесообразным еще раз проанализировать вопрос о гомологии переднебрюшных тимпанальных аппаратов в этой группе.

В общем, тимпанальный орган у насекомых представляет собой ассоциацию тимпанума, или барабанной перепонки (*tympanum*), трахейного воздушного мешка и сколопария (*scoloparium*) – хордотональным органам 1-го брюшного сегмента (Minet, 1995; Hasenfuss, 1997; Minet, Surlykke, 2003; Yack, 2004). Вместе с тем, надо иметь в виду, что почти все органы слуха в отряде насекомых сформированы на основании хордотональных органов и в ряде случаев образуют почти идентичные структуры в заведомо неродственных таксонах (Lakes-Harlan *et al.*, 1999), а это ослабляет значение гомологии сколопариев для установления синапоморфий. Главным основанием для признания негомологичности переднебрюшных тимпанальных аппаратов в перечисленных группах чешуекрылых послужили существенные различия в строении их интегумента (Minet, 1983). Кроме того, признание независимого происхождения снимает проблему с признанием их массовой вторичной редукции в других семействах макрочешуекрылых, тогда как в тимпанотных семействах такая редукция крайне редка (Minet, Surlykke, 2003).

нального органа, выстланного трахеальным эпителием и составленного из сколопидиев (*scolopidium*) (Fullard, Yack, 1993). Трахейный воздушный мешок и прилегающие части интегумента образуют внутреннюю тимпанальную камеру (*tympanal chamber*). У пиралоидных и геометроидных чешуекрылых склеротизированную часть тимпанальной камеры, служащую оболочкой для воздушного мешка, местом прикрепления проксимального (со стороны дендритов) конца сколопария и “рамой” для тимпанума, называли по-разному: *ампулла* (Кузнецов, 1915), *tympanal vesicle* (Eltringham, 1924), *Tympanalkessel* (Kenel, Eggers, 1933; Sick, 1937), *sternalkammer* (Gohrbandt, 1937), *wall of the tympanic chamber* (Mullen, Tsao, 1971), *caisse tympanique* (Minet, 1983), *bulla tympani* (Brock, 1971; Maes, [1986]; Scoble, 1992; Hasenfuss, 2000), *tympanic drum* (Landry, 1995). Несмотря на широкое распространение названия *bulla tympani*, в последнем руководстве принято название *tympanal case* (Minet, Surlykke, 2003). Мы предлагаем обозначать эту часть тимпанальной камеры словом *капсула*.

Тимпанальные органы пиралоидного типа детально рассмотрены в серии публикаций (Kennel, Eggers, 1933; Minet, 1983, 1985; Maes, 1986; Minet, Surlykke, 2003). В них показано как разнообразие, так и существенное сходство этих аппаратов, которое позволяет признать их общее происхождение, отличное от тимпанальных аппаратов геометроидных чешуекрылых. Собственные исследования морфологии тимпанальных аппаратов у Pyralidae и Crambidae подтверждают эту точку зрения, дополняя ее представлением о вероятном различном характере транслокаций тимпанальных органов от места их первичной закладки у пиралоидных и геометроидных чешуекрылых.

У Pyralidae, обладающих наиболее простым строением тимпанального аппарата среди пиралоидных чешуекрылых, тимпанальные капсулы занимают почти строго вентральное положение на 2-ом стерните брюшка. Их эволюция может быть представлена как постепенное медиопостериальное разрастание парных пузырьвидных образований, исходно находившихся между антериолатеральным углом стернита и основанием его передней аподемы. Это образование (первичная тимпанальная капсула) должно было выступать наружу, чтобы обеспечить морфологическое налегание стенки капсулы на стенку стернита с вентральной стороны, хорошо заметное у огневок вдоль заднего края тимпанальных капсул. По мере разрастания тимпанальной камеры происходило оттеснение стенки стернита в полость брюшка, в результате чего и сформировалась двухслойная внутренняя стенка тимпанальных камер пиралоидных чешуекрылых. На направление разрастания капсулы у Pyralidae указывает длинный канал между медиальной

стенкой капсулы и вогнутой медиальной стороной переднего края стернита, проводящий воздух к передней аподеме этого стернита (*processus spiniforme*: Minet, 1982). Тимпанальные органы Crambidae sensu lato посажены глубже и, по-видимому, представляют собой результат дальнейшего развития тимпанальных органов пиралоидного типа.

У геометроидных чешуекрылых сколопариумы значительно короче, чем у пиралоидных, и имеется ряд существенных отличий в деталях строения тимпанальных камер.

Drepanidae. Строение и функция тимпанальных органов в подсемействах Drepaninae и Thyatirinae, не имеющих аналогов у других чешуекрылых, детально описаны в литературе (Gohrbandt, 1937; Minet, Surlykke, 2003; Surlykke *et al.*, 2003). Они состоят из 3 сообщающихся воздушных камер, сформированных в результате ассоциации дыхальцевого воздушного мешка 1-го брюшного сегмента и тергостерального склерита, соединяющего передний конец маргинотергита 1-го сегмента брюшка и передний угол 2-го стернита. Дорсальная (плейральная) камера поддерживается аркообразным плейральным склеритом (у Cyclidiinae включающим в себя первое дыхальце), передний и задний края которого ограничивают передний и задний контратимпанумы (*Gegentrommfell* и *Nebentrommfell*: Gohrbandt, 1937; *counter-tympanums*: Minet, Surlykke, 2003). Контратимпанумы и плейральная камера служат для проведения звуковых колебаний к эпителиальному тимпануму, находящемуся в тимпанальной капсуле.

Тимпанальные капсулы у Drepaninae и Thyatirinae расположены вентрально в антериолатеральной области 2-го стернита. Каждая тимпанальная капсула подразделена полуциркулярной кутикулярной складкой на 2 субъединицы. Эти субъединицы называются по-разному: *klein/grosse Sternalkammer* (Gohrbandt, 1937), *petite/grande chamber tympaniques* (Minet, 1983), *dorsal/ventral air chamber* (Hasenfuss, 2000; Surlykke *et al.*, 2003), *small/large tympanal chamber* (Minet, Surlykke, 2003). В приложении к тимпанальной капсуле как кутикулярной структуре, которая является цельным образованием, мы будем именовать соответствующие части как большая и малая субкапсулы. Обозначение малой капсулы как дорсальной, хотя и верно морфологически, может приводить к путанице с дорсальной (плейральной) камерой тимпанального органа в целом.

Между внутренними ребрами кутикулярной складки тимпанальной капсулы расположен внутренний тимпанум, не контактирующий с наружной воздушной средой и воспринимающий звуковые колебания через дополнительную дорсальную воздушную камеру. Тимпанум дрепанид состоит только из трахеального эпителия без ку-

тикулярной выстилки. Фоторецептор представлен 4 отдельными сколопидиями не инвертированного типа, залегающими в тимпануме и веерообразно расходящимися от дорсального ребра межсубкапсулярной кутикулярной складки дорсальнее передней аподемы 2-го стернита. Соединительные клетки (*attachment cells*) сколопидиев сильно фибриллизированы, пронизывают стенку капсулы в виде плотного тяжа и прикреплены к интегументу в точке, расположенной постерио-вентрально от дыхальца, недалеко от прикрепления гомологичного хордотонального органа у атимпанотных чешуекрылых. Звуковая чувствительность показана только для 2 сколопидиев, а 2 других, по-видимому, сохраняют функцию проприорецепторов (Surlykke *et al.*, 2003).

Наиболее примитивный среди дрепанид тип тимпанальных камер, очевидно, имеется в подсемействе *Cyclidiinae*. Циклидиины – это небольшая восточноазиатская группа, насчитывающая всего 2 рода и несколько видов и считающаяся базальной в семействе серпокрылок (Minet, Scoble, 1998). До сих пор у них была описана только общая форма тимпанальной капсулы и прилегающего аркообразного склерита (Minet, Surlykke, 2003). Исследованные нами тимпанальные капсулы у *C. substigmata* малы и имеют вид слегка сплюснутого наружного пузырька в плеиральной области латеральнее 2-го стернита; они расположены на узкой, сильно склеротизированной базальной пластинке, отходящей вентрально от переднего угла 2-го стернита и подвижно сочлененной дорсально с аркообразным склеритом, замыкающим спереди плеиральную мембрану брюшка. В покое это сочленение образует острый угол, от которого назад к основанию кисти идет широкая плеиральная складка, образующая латеральную стенку вентробазальной камеры брюшка.

Спереди тимпанальная капсула открыта в полость тела широким отверстием, которое полурассечено глубокой складкой наружной стенки (морфологически латеральной). Эта складка начинается примерно посередине наружной стенки капсулы и, углубляясь и спирально закружась вентрально и антериально, направляется в вентрокаудальном направлении, достигая переднего края капсулы в виде глубокой инвагинации. Антериодорсально складка переходит в широкий неглубокий желоб, сопровождаемый полосой гранулированной пигментации. Этот желоб далее продолжается в складку между базальной пластинкой и собственно телом тимпанальной капсулы. Наружная складка и желоб очерчивают в антериодорсальной части наружной стенки капсулы полусферическую, умеренно пигментированную область. Та-

кие компоненты тимпанальных органов у *Cyclidiinae* остаются неизученными.

Части тимпанальной капсулы *Cyclidia* легко гомологизируемы с таковыми у *Drepaninae* и *Thyatirinae*. Наружная складка капсулы *Cyclidia* в двух последних подсемействах дорсально удлинена и слита со складкой между базальной пластинкой и телом капсулы, а полусферическая область капсулы *Cyclidia* соответствует у них вентральной стенке малой субкапсулы. У *Drepanini* глубина наружной складки капсулы уменьшена, вершина складки у *Oreta pulchripes* Butl. преобразована в воронкообразный замкнутый отросток, а у *Agnidra scabiosa* Butl. – в широкий лопастевидный вырост края тимпанальной капсулы. *Drepaninae* отличаются также тем, что вентральная стенка малой субкапсулы, соответствующая полусферической области у *Cyclidia*, сужена до неширокой полосы.

Узкая базальная пластинка тимпанальной капсулы *Cyclidia*, морфологически медиальная по отношению к телу капсулы, у *Drepaninae* и *Thyatirinae* преобразована в широкую полосу, формирующую вторичную дорсальную стенку малой субкапсулы. Гомологичность этой полосы базальной пластинке определяется по ее связующему положению между передним углом 2-го стернита и вентральным углом аркообразного склерита. Формирование вторичной дорсальной стенки малой субкапсулы у *Thyatirinae* и *Drepaninae* сопровождалось заворачиванием самой капсулы под стернит и образованием прочной связи с его передним краем. При этом передняя аподема 2-го стернита сильно сократилась и сохранилась в виде небольшого широкого выступа в области антериомедиального угла дорсальной стенки малой субкапсулы, вентрально оставаясь свободной от первичной стенки тимпанальной капсулы.

У *Drepaninae* большая субкапсула сохраняет обособленность от поверхности стернита, хотя обычно плотно прижата к нему (кроме *Oreta* Wlk., у которых капсула почти свободна). У *Thyatirinae* тимпанальная капсула практически сливается со стернитом, однако свободная складка между дорсальной стенкой малой субкамеры (базальной пластинкой тимпанальной капсулы) и собственно стернитом сохраняется, образуя воздушный канал к передней аподеме стернита. План строения тимпанальной капсулы в обособленном австралийском роде *Hypsidia* Rothsch., если судить по опубликованным фотографиям (Scoble, Edwards, 1988), идентичен таковому у палеарктических родов *Thyatirinae*.

Таким образом, в семействе *Drepanidae* наблюдается полный морфологический переход от небольшой, свободной, латеральной

тимпанальной капсулы к более крупной и вентрально инкорпорированной в стернит. При этом, в отличие от пиралоидных чешуекрылых, происходило не внедрение первичной капсулы в стернит в каудальном направлении, а ее вентральное подворачивание под стернит. Базальная пластинка тимпанальной капсулы у Drepanidae определено гомологична антериолатеральным выростам 2-го стернита (*anterolateral processes*: Brock, 1971), наличие которых считаются основной базальной апоморфией Apoditrysia (Kristensen, 2003). Происхождение складки на наружной стенке тимпанальной капсулы у Drepanidae остается неясным, однако обращает на себя внимание то, что у Drepaninae и Thyatirinae сколопидии ориентированы сенсорными нейронами к ребру этой складки так же, как они ориентированы к тимпануму у других чешуекрылых с переднебрюшными тимпанальными органами. Кроме того, у *Cyclidia* складка и желоб ограничивают семициркулярную полусферическую область, по положению и связям сходную с тимпанумом, имеющимся в других геометроидных семействах, что указывает на возможную гомологию этих структур.

Uraniidae. Тимпанальные органы Uraniidae подробно описаны в литературе (Eltringham, 1924; Kennel, Eggers, 1933; Sick, 1937; Minet, 1983, 1995; Holloway *et al.*, 2001; Minet, Surlykke, 2003). Это семейство отличается уникальной особенностью – половым диморфизмом по положению и строению органов слуха. Тимпанальные органы самцов расположены в области постериолатеральных углов 2-го тергита и частично вовлекают в свой состав антериолатеральные углы 3-го тергита. В кутикулярной части они не гомологичны стернальным тимпанальным аппаратам самок ураниид, но их сколопарий, по-видимому, гомологичен таковому как у самок этого семейства, как и сколопарию у других геометроидных и пиралоидных чешуекрылых (Minet, 1995; Minet, Surlykke, 2003). Положение тимпанальных органов самцов, таким образом, явственно вторичное и, вероятно, является результатом их перемещения назад из области 1-го сегмента брюшка. Существует также мнение, основанное на наличии в сколопарии только 2 сколопидиев, о происхождении сколопариев ураниид от хордотональных органов 2-го сегмента брюшка, и о независимом происхождении тимпанальных органов самцов и самок ураниид (Hasenfuss, 1997, 2000). Здесь мы не будем касаться проблемы происхождения тимпанальных органов самцов ураниид, поскольку они явно имеют статус автапоморфии этого семейства.

У самок ураниид тимпанальные органы находятся в антериолатеральной области 2-го стернита брюшка и представляют собой овальные капсулы с широким, округлым и открытым тимпанумом

спереди. Они почти замкнутые (“закрытого типа”) и сообщаются с полостью тела лишь узким каналом, проходящим между тимпанумом и передней аподемой стернита. Аподемы стернита обычно длинные, простые, почти одинаковые у самцов и самок.

У всех исследованных нами самок ураниид тимпанальный аппарат имеет единый план строения, видоизменяющийся лишь в деталях. У Epiplerninae (*Eversmannia* Stgr., *Oroplema* Holl., *Dysaethria* Trn.) и Microniinae (*Acropterus* Geyer) тимпанальный аппарат отличается только общими очертаниями, относительными размерами тимпанума и тимпанальной капсулы, а также длиной и шириной передней аподемы 2-го стернита. В перечисленных родах тимпанальная капсула неотделимо сливается со стернитом и лишь латерально слегка прикрыта складкой плейральной мембраны. Латеральнее аподемы, между стернитом и стенкой капсулы имеется узкая щелевидная полость (*Einfaltungsspal*: Sick, 1937) с характерной округлой склеротизацией наружного отверстия. Как и у Thyatirinae, она служит воздушным каналом в полость передней аподемы стернита с той разницей, что у последних этот канал образован складкой между базальной пластинкой (дорсальной стенкой малой субкапсулы) и собственно стернитом, тогда как у ураниид канал соответствует складке между базальной пластинкой (антериолатеральным выростом стернита) и телом капсулы. Склеротизация свободной части стенки тимпанальной капсулы отличается от таковой стернита: она мелкозернистая и на препарате просвечивает хуже, чем более равномерная склеротизация стернита. Тимпанум округлый, окружен (кроме медиального края) тимпанальной рамой, которая является простым, не обособленным заворотом края тимпанальной капсулы, отличающимся только уплотненной склеротизацией. Дорсально тимпанальная рама продолжается в виде выроста вдоль границы между тимпанумом и слабо обособленной областью торакоабдоминальной мембраны (конъюнктивой), служащей у ураниид стенкой наружной тимпанальной полости. Вырост тимпанальной рамы соединен с краем тимпанальной капсулы короткой широкой мышцей, очевидно, регулирующей натяжение тимпанума и пока изучен лишь у *A. iphiata*. Эта мышца описывается впервые и названа тимпанальной (*musculus tympani*, *m.t.*), а дорсальный выступ тимпанальной рамы – тимпанальной аподемой этой мышцы.

У ураниид к тимпанальным капсулам изнутри плотно прилегает большой непарный воздушный мешок, занимающий всю дорсальную часть двух первых сегментов брюшка. Роль этого мешка в функционировании тимпанального аппарата не ясна, однако обращает на себя внимание его плотное прилегание к обширному слабо склеротизиро-

ванному участку на 2-ом тергите брюшка, лишенному подстилающей мускулатуры или слоя соединительной ткани (рис. 10). Образованная структура напоминает дополнительный тимпанум. У *A. iphiata* от дистальной части передней аподемы 2-го стернита отходят 2 мышцы (*tII-sII*, по: Kristensen, 2003), из которых дорсомедиальная (*tII-sII*) тонкая и прикреплена к слабо выступающей аподеме на переднем крае 2-го стернита, а вентролатеральная (*tII-sII*₂) более широкая и крепится к переднему углу 2-го тергита, проходя прямо по поверхности тимпанальной камеры. При сокращении эта мышца тесно сближает тимпанальную капсулу со 2-м тергитом, что должно приводить к заметному изменению объема прилегающего воздушного мешка.

У самцов и у самок ураниид в каждом тимпанальном органе имеется по одному сколопарию, включающему по 2 сколопидия (у самцов *Auzeinae* сколопидии разобщены: Minet, 1995). Своим дистальным концом сколопарий прикреплен к небольшому бугорчатому возвышению на вентральной (капсулярной) стороне ребра складки между базальной пластинкой и телом капсулы, латеральнее основания аподемы стернита. Проксимальный конец сколопария крепится в центре тимпанума.

У *L. zampa* (*Uraniinae*) тимпанальная капсула имеет ряд отличий от таковой у *Eripleminae* и *Microniinae*. Прежде всего, она слита со стернитом только своим передним краем и в этом отношении напоминает тимпанальные капсулы *Drepaninae*. Отсутствует морфологически оформленная полость между стернитом и стенкой капсулы в передней части органа, так что воздух свободно достигает аподемы стернита по общему просвету между капсулой и стернитом, который поддерживается выпуклыми стернальными аподемами, расположенными над тимпанальной капсулой. Соответственно, нет и округлой склеротизации наружного отверстия щелевидной полости, имеющейся у *Eripleminae* и *Microniinae*. Передняя аподема 2-го стернита широкая, крепкая, сложного строения. Вдоль вентрального края аподемы пролегает плоское коническое кутикулярное расширение (крыло), отличающееся менее плотной пигментацией, которое является прямым продолжением дорсальной стенки тимпанальной капсулы и осуществляет жесткую связь капсулы со стернитом. Латеральная (обращенная к тимпануму) стенка стернальной аподемы также сформирована стенкой тимпанальной капсулы; сходное состояние наблюдается и у *A. iphiata* и у исследованных эпиплемин, однако у *L. zampa* такое происхождение латеральной стенки наиболее очевидно. С дорсальной стороны аподемы кутикулярное крыло узкое, но имеется крепкий треугольный вырост полупрозрачной склеротизации с бахромчатой вершиной, кото-

рый, вероятно, служит аподемой весьма сильной стернально-тергальной мышцы *tII-sII*₁ (такой аподемы нет у *A. iphiata* и исследованных эпиплемин). Тимпанальная аподема крупная, крепкая, Г-образная, на вершине продолжается в тонкий тяж уплотненной кутикулы, который тянется назад к переднему краю тергоплейрального склерита 2-го сегмента брюшка.

Таким образом, тимпанальная капсула у *L. zampa* имеет более примитивное строение, чем у *Eripleminae* и *Microniinae*. По-видимому, развитие длинных и тонких аподем 2-го стернита в этих подсемействах стало возможным благодаря срастанию тимпанальной капсулы со стернитом и плейральной мембраной. Самки *Auzeinae*, судя по имеющимся изображениям (*Decetia pallidaria* Pagenst.: Holloway, 1998, fig. 164), имеют длинные аподемы стернита и тимпанальные капсулы с выраженной склеротизацией наружного отверстия щелевидной полости. Оба эти признака свидетельствуют о вероятной слитности тимпанальных капсул самок *Auzeinae* со 2-м стернитом, как и у *Eripleminae* и *Microniinae*.

Длинные аподемы у самок *Eripleminae* и *Microniinae* обеспечивают формирование широкого вентрального торако-абдоминального пространства, служащего наружной тимпанальной полостью; в противном случае, тимпанумы почти упирались бы в эпимеры заднегруди. У *A. iphiata* эта полость имеет характерную чашеобразную форму, которая спереди создается слабо вогнутой стенкой эпимера, с дорсальной стороны – вогнутой конъюнктивой, прилегающей к аподеме стернита, и сзади – тимпанумом. У *Uraniinae* передние аподемы 2-го стернита короткие, и тимпанумы самок приближены к эпимерам заднегруди (Sick, 1937). Задние эпимеры у *Uraniinae* вогнутые, сильно расширены и выступают постериолатерально в виде “ушей”, формируя наружную тимпанальную камеру, отличную от таковой у *Eripleminae* и *Microniinae*, что признается автапоморфией подсемейства *Uraniinae* (Lees, Smith, 1992).

Таким образом, тимпанальные капсулы самок ураниид представляют собой наружные пузырьвидные кутикулярные образования, исходно связанные с антериолатеральным выростом 2-го стернита и вторично полупогруженные в полость тела на границе между этим стернитом и плейральной мембраной. Предполагаемые первичные тимпанальные капсулы самок ураниид (на примере *L. zampa*) сходны с тимпанальными капсулами *Cyclidia* по положению и связям, а также по строению, если допустить замещение полусферической области на тимпанум.

Geometridae. Тимпанальные органы Geometridae также имеют уникальное строение и подробно описаны в литературе (Kennel, Eggers, 1933; Minet, 1983; Minet, Surlykke, 2003; Cook, Scoble, 1992). У пядениц нет тимпанальной капсулы, место которой занято тимпанальной полостью – кавусом (*cavus tympani*: Cook, Scoble, 1992), представляющим собой глубокую инвагинацию 2-го брюшного стернита в области основания его передней аподемы. Дорсальный край кавуса, как правило, имеет более или менее развитый anteriодорсальный выступ (обычно треугольной формы), который особенно велик у Archiearinae (рис. 12) и может быть гомологизирован с anteriолатеральным выростом 2-го стернита атимпанотных чешуекрылых. На медиодорсальной стороне кавуса расположен тимпанум, обычно отграниченный от торако-абдоминальной мембраны полосой склеротизации – кардолацинией (*Randwulst*, *Vorderrandleiste des Trommelfelles*, или *Tympanaldeckel*: Kennel, Eggers, 1933; *cardo*, или *sclérite cardinal*: Minet, 1983; *lacinia*: Cook, Scoble, 1992; *cardolacinia*: Minet, Surlykke, 2003), в ряде таксонов пядениц образующей более или менее глубокую умеренно склеротизированную складку, прикрывающую тимпанум снаружи.

Вдоль стенок кавуса тимпанум окружен полукольцом мелкозернистой слабо просвечивающей склеротизации иного, чем стенка кавуса, типа – так называемой тимпанальной рамой (*Trommelfellrahmen*: Kennel, Eggers, 1933; *peritympanal frame*: Cook, Scoble, 1992). Форма тимпанальной рамы варьирует в разных таксонах; при значительной ширине она может быть обособлена от кавуса швом в виде осветленной полосы у Archiearinae (*Archiearis* Hbn., *Leucobrephos Grote*), или утолщения кутикулы у Oenochrominae (*Arhodia lasiocamparia* Gn., *Oenochroma lissoscia* Turn., *Monoctenia* sp.). Спереди тимпанальную раму замыкает кардолациния, которая с дорсальной стороны обычно является продолжением рамы, а с вентральной стороны сочленена с вентральным углом рамы или отделена от нее мембранозным участком.

Над тимпанумом пролегает полый, обычно изогнутый вырост постериомедиального края кавуса – анса (*Bügel*: Kennel, Eggers, 1933; *anse tympanique*: Minet, 1983; *ansa*: Cook, Scoble, 1992), которая представляет собой видоизмененную переднюю аподему 2-го стернита. Вершина ансы служит аподемой для пучка мышечных волокон, идущих от кардолацинии к метафурке груди (*Bügelmuskel*: Kennel, Eggers, 1933). Латеральная (обращенная к тимпануму) стенка ансы сформирована продолжением склеротизации тимпанальной рамы. Для пядениц обычным является наличие в базальной или средней части ансы

овального или округлого расширения, на латеральной стороне дорсального ребра которого своим дистальным концом прикреплен сколопарий. Сколопарий пядениц близок по строению к таковому у пираллоидных чешуекрылых и состоит из 4 сколопидиев “инвертированного типа”.

В отличие от дрепанид, пяденицы обладают непарным тимпанальным воздушным мешком, заполняющим дорсальную часть 1-го сегмента брюшка и проникающим в заднегрудь. Спереди этот воздушный мешок соприкасается с заднегрудным медианным “окном” (*fenestra media*), которое почти у всех пядениц (за исключением Archiearinae) сильно увеличено и превращено в широкую мембрану, называемую дополнительным тимпанумом (*akzessorische Trommelfell*: Kennel, Eggers, 1933; *tympan assasoire*: Minet, 1983; *accessory tympanum*: Cook, Scoble, 1992). Предполагается, что дополнительный тимпанум служит для подавления вибраций оснвного тимпанума, возникающих вследствие давления работающей мускулатуры на тимпанальный воздушный мешок (Hasenfuss, 2000).

Как видно из обзора строения тимпанальных органов дрепанид и самок ураниид, они имеют сходные положение и связи, а строение их интегумента может быть сведено к общей морфологической основе путем простых преобразований: замещения наружной стенки малой камеры на тимпанум у дрепанид, и выведения наружу полупогруженных тимпанальных капсул у ураниид.

Тимпанальные органы пядениц, несмотря на свое структурное своеобразие, могут быть выведены из тимпанальных капсул самок ураниид также путем несложной трансформации. У самок ураниид тимпанальная капсула занимает то же положение, что и кавус у пядениц. В обоих семействах тимпанум расположен латероventрально вблизи основания передней аподемы 2-го стернита, а сама аподема сходной длины, сопоставимой с диаметром тимпанума. Чтобы получить геометридный тип тимпанального аппарата, достаточно мысленно повернуть тимпанум ураниид вдоль оси, проведенной по границе тимпанума с торако-абдоминальной мембраной (конъюнктивой), на 130–140° назад (то есть почти перевернуть), с одновременным удалением оси поворота от основания аподемы на ширину тимпанума. Это преобразование возможно в результате мысленной редукции стенки тимпанальной капсулы, при сохранении изогнутого по ее форме участка 2-го стернита. При описанной трансформации бывший латеральный край тимпанума оказывается расположенным у основания аподемы стернита, а место прикрепления сколопария должно переместиться с края стенки капсулы у основания аподемы (как у рецентных урани-

ид) на дорсальное ребро аподемы, где оно и находится у пядениц. Дугообразный изгиб аподемы, преобразующий ее в ансу, способствует оптимизации положения сколопария перпендикулярно тимпануму, что обеспечивает максимальную чувствительность сколопидиев. Такой изгиб стеральной аподемы, принимая во внимание довольно жесткое прикрепление ее вершины к ветвям метафурки короткими мышечными волокнами, мог быть реализован только в результате сильного постериомедиального погружения кавуса в полость тела. Очевидно, подобная трансформация была скоррелирована с перемещением дорсомедиальной тергостеральной мышцы (*tl/II-sII₁*; *dorsaler Tympanalgrubenmuscel*: Kennel, Eggers, 1933; *dorsal cavus muscle*: Cook, Scoble, 1992) с вершинной части аподемы стернита к основанию ансы таким образом, что при своем сокращении эта мышца создает тянущее усилие вдоль продольной оси ансы, а не под углом к передней аподеме стернита, как у других чешуекрылых.

С позиции этой гипотезы тимпанальная рама пядениц является дериватом тимпанальной капсулы самок ураниид. В подкрепление этой точки зрения можно привести мелкозернистый тип ее склеротизации, сходный с таковым в тимпанальных капсулах ураниид, и наличие шва между тимпанальной рамой и кавусом у *Archiearinae* и некоторых *Oenochrominae*. Кардоляция пядениц морфологически соответствует тимпанальной аподеме ураниид, которая тоже отделяет тимпанум от торако-абдоминальной мембраны, но только в его дорсальной части. При описанном повороте тимпанума тимпанальная аподема должна занять положение, сходное с таковым кардоляции [ср. тимпанальные органы *Lyssa zampa* (рис. 13) и *Archiearis parthenias* и *Monoctenia* sp. (рис. 12, 14)]. Основное отличие состоит здесь в том, что тимпанальная аподема ураниид короткая, а кардоляция пядениц достигает противоположного края кавуса. Однако тимпанальная аподема у ураниид связана с вентральным концом тимпанальной рамы уплотненным кутикулярным тяжом вдоль границы тимпанума и конъюнктивы, и ее удлинение вдоль этой границы вполне допустимо. Как и тимпанальная аподема ураниид, кардоляция пядениц снабжена приводящей мышцей, регулирующей натяжение тимпанума, но имеется разница в прикреплении проксимального конца этой мышцы, который расположен на прилежащем краю тимпанальной камеры у ураниид или на вершине ансы (передней аподемы стернита) у пядениц. Второе положение может быть легко получено из первого перемещением мышцы вдоль дорсального края аподемы стернита. Таким образом, есть основания предполагать гомологичность тимпанальной мышцы ураниид и “Bugelmuskel” пядениц. Большой воздушный ме-

шок в основании брюшка ураниид может являться гомологом непарной тимпанальной камеры пядениц. Тип строения тимпанальной капсулы у *L. zampa*, по-видимому, близок к тому, от которого могли произойти тимпанальные органы пядениц.

Таким образом, все типы тимпанальных капсул геометроидных чешуекрылых могут быть унаследованы от общего предка. В качестве морфологических синапоморфий тимпанальных органов ураниид и пядениц можно указать наличие в основании брюшка большого непарного воздушного мешка, и прикрепление тимпанальной капсулы (дериватом которой у пядениц является тимпанальная рама) к стерниту таким образом, что обращенная к тимпануму стенка аподемы стернита (ансы у пядениц) сформирована стенкой тимпанальной капсулы. У дрепанид аподема 2-го стернита вентрально отделена от стенки тимпанальной капсулы. Предположение о возможном синапоморфном характере геометроидных тимпанальных аппаратов было высказано ранее Кузнецовым и Стекольниковым (1981), однако без обоснования этой точки зрения.

Об унаследованности тимпанальных органов геометроидных чешуекрылых от общего с пиралоидными бабочками предка пока судить трудно. По-видимому, закладка первичной тимпанальной капсулы в обеих группах шла за счет гомологичных кутикулярных структур, но в различном положении. Эта разница в первичном положении могла определить различные направления транслокации тимпанальных капсул: каудальное “вклинивание” во 2-ой стернит у пиралоидных чешуекрылых, и вентральное смещение под стернит у геометроидных. Различный генезис тимпанальных капсул пиралоидных и геометроидных чешуекрылых подчеркивается разным положением воздушного канала передней аподемы 2-го стернита: у первых он пролегает вдоль медиальной стенки тимпанальной капсулы, а у вторых, хотя и формируется независимо у *Drepanidae* и *Uraniidae*, в обоих случаях проходит латерально, в связи с антериолатеральным выростом стернита.

2.2.1.3. Филогенетические связи семейств и подсемейств геометроидных чешуекрылых по данным сегогенезов структур переднего отдела брюшка

На основании проведенного выше анализа можно наметить базальный план строения основания брюшка геометроидных чешуекрылых. Гипотетическое строение передних сегментов брюшка их общего предка, вероятные апоморфии которого нами не установлены, выгля-

дит следующим образом: передние тергостеральные преддыхальцевые склериты отсутствуют; антериолатеральные выросты 2-го стернита умеренно длинные; латеральные лопасти маргинотергита и передние тергоплейральные склериты 2-го сегмента крупные, длинные, тесно связанные друг с другом, вентрально направленные к вершинам антериолатеральных выростов 2-го стернита и, вероятно, соединенные с ними кутикулярным тяжем или полосой склеротизации; 2-ой сегмент в латеральной области с парой андрокониальных кистей, расположенных на постериовентральном крае передних тергоплейральных склеритов и укладываемых назад в складку между плейральной мембраной и краями 3-го и 4-го стернитов. Гипотетическое строение тимпанальных органов у общего предка тимпанотных геометроидных чешуекрылых, которое может считаться автапоморфным для группы в целом, но при этом отсутствует у рецентных таксонов, оказывается следующим: тимпанальная капсула наружная, расположенная на антериолатеральном выросте 2-го стернита брюшка, с наружным тимпанумом, ориентированным в торако-абдоминальное пространство; сколопарии короткие, прикрепленные к краю тимпанальной капсулы рядом с основанием передней аподемы 2-го стернита и косо ориентированные к тимпануму, с 4 сколопидиями.

Ниже приведены выявленные нами и заимствованные из литературы апоморфии строения передних сегментов брюшка семейств геометроидных чешуекрылых.

1. Латеральные лопасти маргинотергитов очень широкие, сильно склеротизированные, выпуклые в передней части (Minet, 1983; модифицировано).

2. Между передним краем маргинотергита и антериолатеральным углом 2-го стернита имеется полный или почти полный узкий преддыхальцевый тергостеральный склерит, не охватывающий дыхальце (Minet, 1983; модифицировано).

3. Антериолатеральные выросты 2-го стернита преобразованы в тимпанальные органы.

4. Первичный тимпанум редуцирован, но развит вторичный эпителиальный внутренний тимпанум, звуковые колебания к которому поступают опосредованно через дорсальную воздушную камеру с двумя контратимпанумами, латерально поддерживаемыми арковидным тергостеральным склеритом, включающим дыхальце или охватывающим его посредством широкого выроста, направленного назад (Minet, 1983; модифицировано).

5. Сколопидии раздельные, заключены во внутренний эпителиальный тимпанум (Minet, 1983).

6. Плейральные андрокониальные кисти в покое складываются под 2-м стернитом.

7. Тимпанальная капсула соединена с передним краем 2-го стернита брюшка таким образом, что ее базальная пластинка формирует дорсальную стенку малой субкапсулы, а передняя аподема стернита вентрально остается свободной от тимпанальной капсулы.

8. Дорсальная стенка тимпанальной капсулы слита со стернитом, впереди имеется воздушный канал в полость передней аподемы стернита, пролегающий между базальной пластинкой капсулы и стернитом.

9. В основании брюшка имеется большой непарный воздушный мешок.

10. Тимпанальная капсула соединена с передним краем 2-го стернита брюшка таким образом, что обращенная к тимпануму стенка аподемы стернита (ансы у пядениц) сформирована стенкой тимпанальной капсулы.

11. Тимпанальная мышца имеется.

12. Тимпанальные органы самца расположены в области границы 2-го и 3-го тергитов брюшка (Minet, 1983).

13. Сколопарии с 2 сколопидиями.

14. Задние эпимеры вогнуты и расширены (Lees, Smith, 1992).

15. Дорсальная стенка тимпанальной капсулы слита со стернитом, впереди имеется воздушный канал в полость передней аподемы стернита, пролегающий между базальной пластинкой капсулы и стенкой тела капсулы.

16. Передние аподемы 2-го стернита самок удлинены.

17. У самцов имеется тиббиальный андрокониальный аппарат, в который включены маргиностеральные выросты на 2-ом стерните брюшка.

18. Медианное "окно" заднегруди сильно расширено и преобразовано в дополнительный тимпанум (Cook, Scoble, 1992).

19. Тимпанальной капсулы нет (на ее месте развиты кавусы), передние аподемы 2-го стернита преобразованы в ансы, тимпанальная мышца отходит от вершины ансы, сколопарий прикреплен к дорсальному краю ансы, тергостеральная мышца прикреплена у основания ансы (Minet, 1983; модифицировано).

20. Передние тергоплейральные склериты 2-го сегмента брюшка рудиментарные.

Результаты семогенетического анализа структур передних сегментов брюшка геометроидных чешуекрылых в графической форме представлены на рис. 1, а матрица распределения соответствующих апоморфий по таксонам приведены в таблице 1.

Таблица 1. Распределение апоморфий строения передних сегментов брюшка семейств и подсемейств геометроидных чешуекрылых

Таксоны	Апоморфии																			
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
Sematuridae	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Epicoreiidae	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Cyclidiinae	0	0	1	1	(1?)	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Drepaninae	0	0	1	1	1	?	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Thyatirinae	0	0	1	1	1	?	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Uraniinae	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	1?	1	1	1	0	0	0	0	0	0
Auzeinae	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	1?	1	?	0	1?	1	0	0	0	0
Microniinae	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	1	1	?	0	1	1	0	0	0	0
Epipleminae	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	1?	1	1	0	1	1	0	0	0	0
Geometridae	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	1	1	1

Примечание. Состояния признаков адресованы к ближайшему предку каждого таксона. Обозначения: 0 – плезиоморфия и первичное отсутствие признака; 1 – апоморфия; 1? – апоморфный признак, предполагаемый на основании коррелятивных признаков; (1) – апоморфный признак, признаваемый утраченным в соответствии с принятым направлением морфоэволюции; (1?) – апоморфный признак, предположительно утраченный в результате редукции его носителя; ? – признак не изучен, либо первичное состояние утраченного признака остается неясным.

Распределение признаков строения тимпанального аппарата поддерживает сестринское положение Geometridae и Uraniidae, и более отдаленное родство Drepanidae. В семействе Drepanidae поддерживается монофилия подсемейств Thyatirinae и Drepaninae, в семействе Uraniidae – базальное положение Uraniinae и монофилия Epipleminae, Microniinae и Auzeinae. Семейства Sematuridae и Epicoreiidae получили место базальнее тимпанотных семейств, однако их кладиственные связи по признакам строения передних сегментов брюшка пока остаются не разрешенными.

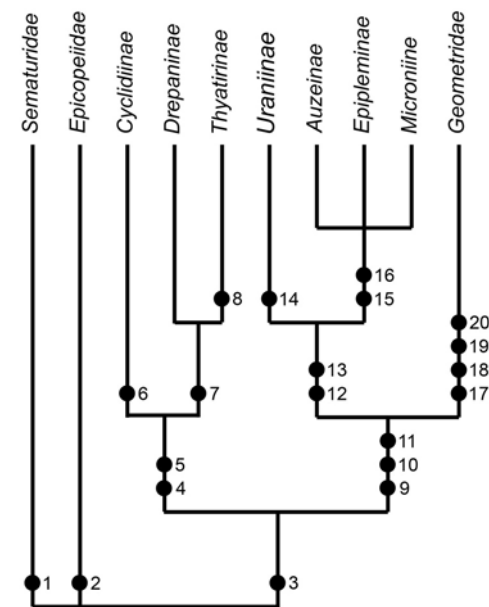


Рис. 1. Филогенетические связи семейств и подсемейств пяденицеобразных чешуекрылых на основании семогенезов базального отдела брюшка.

2.2.2. Семогенезы структур копулятивных органов геометроидных чешуекрылых

2.2.2.1. Замечания по терминологии частей копулятивных органов самцов

Номенклатура склеритных частей гениталий в основном принимается по Клотсу (Klots, 1970), с учетом особенностей практического употребления терминов, сложившихся в работах Кузнецова и Стекольниковца (2001), некоторых предложений Минэ (Minet, 2002) и замечаний Кристенсена (Kristensen, 2003). Номенклатура и обозначения мышц гениталий приняты по Кузнецову и Стекольниковцу (2001, стр. 23-31).

В качестве замены для широко распространенного, но морфологически неудачного обозначения антеромедиального выроста кости вальвы, служащего аподемой дорсальных вальварных мышц, как транстиллы (по Sibatani *et al.*, 1954), было предложено название “костула” (Minet, 2002), первоначально введенное для обозначения аналогичного медиального выроста кости у Notodontidae (*costula*: Weller, 1990). Как известно, транстиллой исходно был назван непрерывный склерит, соединяющий дорсобазальные углы правой и левой вальв. Для медиально разделенных пластинчатых аподем дорсальных вальварных мышц ранее был предложен термин “гемитранстилла”, а для инвагинированных или стержневидных выростов – “базальный отросток” (Стекольников, Кузнецов, 1981; Кузнецов, Стекольников, 2001). Мы поддерживаем предложение Минэ и принимаем термин “костула” для обозначения любого аподемального выроста дорсобазального угла вальв, а терминами “транстилла”, “гемитранстилла” и “базальный отросток” обозначаем конкретные формы костулы.

Генитальный сегмент у геометроидных чешуекрылых всегда представляет собой непрерывное кольцо (аннулюс), которое может быть сильно сужено в латеральной области, имитируя сочленение винкулума и тегумена. Латерально на аннулусе часто имеется более или менее выраженное расширение, служащее базальной аподемой для мышцы *m₄*. В разных таксонах это расширение может занимать строго латеральное положение, затрудняющее его отнесение к тегумену или винкулуму, либо быть определенно ассоциированным с одним из них. По положению и связям оно гомологично паратергальному склериту (Тихомиров, 1979) ноктоидных чешуекрылых, образованному в результате вторичного отчленения дорсолатеральных участков винкулума (Кузнецов, Стекольников, 1989). С учетом того факта, что у геометроидных чешуекрылых данная структура никогда не обособляется до отдельного склерита, мы предлагаем называть латеральные расширения аннулуса, служащие аподемами мышц *m₄*, паратергальными пластинками.

Внутренняя стенка вальвы у макрофренатных чешуекрылых часто дифференцирована на участки различной степени склеротизации, некоторые из которых нередко образуют выросты. Регулярности в расположении этих участков привели к попытке их номенклатурного обозначения на основании гомологизации (Sibatani *et al.*, 1954), и хотя большинство использованных при этом терминов соответствуют их текущему основному употреблению, предложения по “зонированию” вальвы поддержаны не были.

Позже попытка зонирования вальвы было предпринята Биркет-Смитом, который разделил вальву на 3 участка – базис вальвы (*basis valvae*), крыло вальвы (*ala valvae*), суправальву (*supravalva*) и, кроме того, выделил склеротизацию медиальной стенки дорсобазального угла вальвы – центростремительную складку (*plica centripetalis*), которая может производить медиально направленный движущий вырост (*processus momenti*), каудально направленный базальный вырост (*processus basalis*) и дистально направленный дистальный вырост (*processus distalis*) (Birket-Smith, 1965, 1974). У Сибатани с соавторами базис вальвы, который представляет собой базальную склеротизацию латеральной стенки вальвы, выделен не был (в работе рассмотрена только медиальная стенка вальвы), крыло вальвы соответствует объединенным саккулусу и гарпе, суправальва – косте, кукулусу и вальвуле, центростремительная складка – ампулле, а ее движущий вырост – транстилле (костуле в нашей работе). Базальный вырост центростремительной складки не имеет гомолога в номенклатуре японских авторов и, по-видимому, соответствует принятому нами пониманию лабиды (см. ниже). Таким образом, подразделения медиальной стенки вальвы в обеих работах в значительной степени совпадают, но и предложения Биркет-Смита тоже не были приняты.

Основная причина неудачи попыток зонирования медиальной стенки вальвы видится в том, что процессы парцеллизации и интеграции ее участков легко обратимы, и во многих случаях их уверенная гомологизация оказывается невозможной. Кроме того, дробное зонирование вальвы встречается в основном у Macrolepidoptera, и не включается в базальный план строения вальвы чешуекрылых, в котором она представляется в виде цельного, недифференцированного выроста (Kristensen, 1984, 2003), либо двучленного придатка (Кузнецов, Стекольников, 1987а, 2001). С другой стороны, устойчивое воспроизведение сходных структур в гомологичных областях вальвы в разных группах свидетельствует об их глубинной генетической гомологии.

У геометроидных чешуекрылых медиальная стенка вальвы обычно сложно дифференцирована, и на ней обособляются участки, хорошо соответствующие выделам Сибатани с соавторами. Основываясь на их предложениях, мы и обозначаем структуры медиальной стенки вальвы.

Даже в простейших случаях у геометроидных чешуекрылых сохраняется дифференциация вальвы на более или менее склеротизированные косту и саккулус и обширную слабо склеротизированную, более или менее щетинистую область медиальной стенки. Эту щетинистую недифференцированную область медиальной стенки вальвы мы

обозначаем вальвулой, в соответствии с оригинальной трактовкой термина (Pierce, 1914). Проксимально вальвула обычно простирается вдоль вентрального края кости, сужаясь и достигая основания костулы. Этот суженный и, как правило, выпуклый и щетинконосный, медиально направленный костальный тяж вальвулы предлагается обозначить как субкостальную складку вальвулы (*plica valvae subcostalis*). Субкостальная складка ограничивает дорсально латеральное расширение мембраны анеллуса в область медиальной стороны вальвы – анеллифер (*anellifer*: Sibatani *et al.*, 1954) и частично соответствует центростремительной складке Биркет-Смита. У совок щетинистый медиальный выступ субкостальной складки вальвулы был назван эдитумом (*editum*: Pierce, 1909).

На дифференцированной медиальной стенке вальвы выделяется несколько устойчиво повторяющихся структур. Дорсальная половина вальвулы может быть подразделена на более или менее отчетливо выраженную щетинистую дистальную область – кукуллус (часто приподнятый либо отделенный вентрально складкой или мембранозным участком), и более проксимальную, менее щетинистую область, соответствующую дистальному концу субкостальной складки вальвулы. Последняя область соответствует ампулле в трактовке Сибатани с соавторами. Мы предлагаем сохранить традиционное понимание ампуллы как выроста в соответствующем положении (что отвечает смыслу этого слова), а саму область между кукуллусом и субкостальной складкой вальвулы назвать ампуллифером (*ampullifer*), в соответствии со способностью генерировать этот вырост.

Вентральная половина вальвы обычно состоит из вентробазальной склеротизации – саккулуса, и продолжающимся за ним вентродистальным участком вальвулы (собственно вальвулой в смысле Сибатани с соавторами). Традиционно саккулусом обозначается вся вентральная склеротизация вальвы (см., например, Кузнецов, Стекольников, 2001), которая, в случае продольного положения в ней интравальварной мышцы, обычно подразделена на базальную и дистальную части более или менее глубокой выемкой дорсального края. Дистальный край этой выемки обычно служит дистальной аподемой интравальварной мышцы.

Сибатани с соавторами и Биркет-Смит принимают саккулус в его оригинальной трактовке у совок (Pierce, 1909), то есть как склеротизированную вентробазальную часть вальвы, ограничивающую анеллифер вентрально и служащую (обычно) местом отхождения интравальварной мышцы m_7 , но не включающую ее дистальную аподему. Дистальный (или дорсодистальный) склерит, служащий аподемой

m_7 , Сибатани с соавторами предложили назвать гарпой, что нельзя признать удачным, поскольку термин “гарпа” прочно закрепился за более или менее срединным выростом медиальной стенки вальвы. В связи с этим мы предлагаем применить к отчетливо обособленной дистальной части саккулуса название “квиллер” (*cuiller*), которое, в соответствии с его первичным значением (Reverdin, 1910), было синонимизировано с термином “гарпа” на основании гомологичности обеих структур в трактовке Сибатани с соавторами. Кузнецовым и Стекольниковым (2001) название “квиллер” было, вслед за более поздней трактовкой термина Виеттом (Viette, 1948), отнесено к свободному дистальному выросту саккулуса. Для такого выроста цельного саккулуса, либо квиллера, принимается название пресаккулус (*praesacculus*), предложенное для Thyatiridae (Werny, 1966) и поддержанное для широкого употребления (Minet, 2002).

Дорсопроксимальный угол квиллера служит аподемой интравальварной мышцы, область прикрепления которой обычно отличается более плотной склеротизацией. У геометроидных чешуекрылых этот участок, как правило, выступает дорсально и в ряде случаев почти достигает кости в виде полосы склеротизации проксимального края вальвулы. В последнем случае он соответствует текущему пониманию класпера (*clasper*) у совок (Кононенко, 2003; Kononenko, Han, 2007). Ранее Сибатани с соавторами синонимизировали класпер с гарпой на основании гомологизации этих участков вальвы в их первичном значении. Мы предлагаем принять название “класпер” для дорсопроксимального выроста квиллера, служащего дистальной аподемой интравальварной мышцы m_7 , а название “гарпа” сохранить в общепринятом понимании за свободным выростом медиальной стенки вальвы, отходящим от класпера. При далеко зашедших процессах мембранизации вальвы квиллер у пяденицеобразных чешуекрылых сильно редуцируется, и от него сохраняется практически только класпер. В отношении трактовки гарпы Сибатани с соавторами следует указать, что на приведенной ими обобщенной схеме строения вальвы (Sibatani *et al.*, 1954, fig. 1) и на некоторых примерах (*Pogonopygia nigralbata* Warr.: fig. 15; *Hypophyra terrosa* Butl.: fig. 16) “гарпа” соответствует только класперу, тогда как у *Abraxas nipponibia* Wehrli (fig. 14, как *Abraxas sylvata* Scop.) – слитым квиллеру и вальвуле.

В общем, у пяденицеобразных чешуекрылых отчетливо прослеживается подразделение медиальной стенки вальвы на дорсальную и вентральную части, что нашло отражение, например, в обобщенной схеме строения вальвы (Sibatani *et al.*, 1954, fig. 1), где вальва изображена почти симметричной относительно продольной медианной оси.

Сходное деление вальвы на крыло вальвы (саккулус с квиллером) и суправальву обнаруживается и у Биркет-Смита. Мы поддерживаем применение для дорсальной части вальвы (включающей кость, кукуллус, ампуллифер и субкостальную складку вальвулы) название “суправальва”. Особенно полезен этот термин для обозначения дорсальной части дистально раздвоенной вальвы, которую чаще всего называют “дорсальным выростом вальвы” (что морфологически некорректно, поскольку может смешиваться с выростом кости), кукуллусом (Sibatani *et al.*, 1954; Беляев, 2005), либо костью (McGuffin, 1972; Krüger, 2001; Scoble, Krüger, 2002), а это лишь частично соответствует ее структурному составу.

В области анеллуса у дитризных чешуекрылых широко распространены свободные парные выросты различной формы, отходящие от дорсобазальных углов вальв (или основания костулы) и/или от латеродорсальных участков юксты и направлены каудально. Как правило, имеется только одна пара таких выростов, дорсальная или вентральная. Вместе они встречаются редко, например, у Lecithoceridae (*Rhizosthenes falciformis* Meyr.), Oecophoridae (*Endrosis sarcitrella* L.), Thyrididae (*Rhodoneura erecta* Leech, *Sericophara guttata* Chr.), Cimeliidae (*Axia olga* Stgr.: рис. 26), некоторых Thyatirinae и др. По-видимому, их примитивному состоянию соответствуют умеренные длина, склеротизация и щетинистость.

У геометроидных чешуекрылых дорсальная пара выростов очень разнообразна и дает серию гомологичных модификаций в виде рогообразных отростков, пластинок различной формы, лопастей или щетинистых подушечек и т. д. Ранее для всех этих структур мы предложили применять название “лабиды” (*labides*: Pierce, 1914) (Беляев, 2006b). С лабидами были синонимизированы следующие названия гомологичных структур у пядениц (процитированы первые найденные случаи употребления): *anellus lobes* (Pierce, 1914); *furca* (Pierce, 1914, часть); *Führungs-arme* (Albers, 1940); *lateral fold* (Rindge, 1957); *canaliculi* (Orfila, Schajovskoy, 1964, в отличие от оригинальной трактовки как губообразного или желобовидного расширения заднего края юксты: Pierce, 1914); *postero-lateral structures* (Rindge, 1971); *processes of anellus* (Rindge, 1973); *postero-lateral pair of sclerotized areas in manica* (Rindge, 1974); *arms of juxta* (Holloway, 1976); *haired processes from base of valve* (Holloway, 1976); *lateral ridges* (Rindge, 1978); *lobes of juxta* (McGuffin, 1987); дорсальные выросты/придатки юксты (Вийдалепп, 1988); паравальварные склериты (Беляев, 1994); *lateral/dorsal processes of juxta* (McQuillan, 1996); *posterior processes of juxta* (Hausmann, 1996); *anellar sclerites* (Pitkin, 2002). К этому списку можно до-

бавить еще “*rod connecting costa of valve with a notch in side of juxta*” и “*costal spine*” у Thyatirinae (Forbes, 1936). Возможность гомологичности лабид и “*processes basalis plicae [centripetalis]*”, описанных для Saturniidae (Birket-Smith, 1974), нуждается в дополнительном исследовании. Лабиды всегда лишены собственной мускулатуры и приводятся в движение опосредованно через другие структуры, с которыми они имеют связь. Наше понимание лабид близко к их широкому пониманию как выростов латерального конца транстиллы (Klots, 1956: 102; 1970: 122), и в данной работе мы будем употреблять это название для гомологичных структур и за пределами геометроидных чешуекрылых.

Вентральная пара выростов в области анеллуса обычно обозначается как выросты юксты. Эти выросты бывают различного происхождения, но нас в данной работе интересуют лишь те из них, которые гомологичны вальвеллам Lithosiinae (Birket-Smith, 1965) и Zeuzeginae (Birket-Smith, 1974), то есть расположены по бокам юксты и примыкают к саккулусам (Кузнецов, Стекольников, 2001). Трактовка вальвелл как “парных перифаллических структур, расположенных медиальнее вальв и латеральнее или дорсолатеральнее юксты, часто расширенных дорсально” (Tuxen, 1970: 350) слишком широкая и может включать негомологичные структуры, в частности, некоторые формы лабид. Вальвеллы обычно лишены собственной мускулатуры, за исключением редко встречающихся вторичных мышц (Кузнецов, Стекольников, 1981a, 2001; Kristensen, 2003). Хотя считается, что вальвеллы являются вторичными выростами юксты (Kanazawa, 1987), у пяденицеобразных чешуекрылых они трансформируются относительно независимо от медианной пластинки юксты. Последнее обстоятельство оправдывает их обозначение особым термином. Вентролатеральные лопастеобразные выросты юксты у Thyatirinae (*clavus*: Forbes, 1936; *Juxtalappen*: Werny, 1966) мы считаем гомологом вальвелл (рис. 26, 28).

Лабиды и вальвеллы, как и соции, гнатос или некоторые области медиальной стенки вальв, являются морфологически неустойчивыми структурами, не всегда реализуемыми в фенотипе. Тем не менее, анализ разнообразия положения и формы лабид и вальвелл важен для прояснения филогенетических связей в геометроидных семействах.

2.2.2.2. Сомогенетический анализ копулятивных органов самцов и самок

В строении гениталий геометроидных чешуекрылых ранее не было выявлено отчетливых апоморфий, проясняющих родственные

связи семейств (Minet, Scoble, 1998; Кузнецов, Стекольников, 2001). Действительно, общий облик как скелета, так и мускулатуры гениталий самцов сложился еще на уровне базальных семейств *Aroditrygia*, и копулятивные аппараты чешуекрылые этой группы отличаются, главным образом, степенью развития или редукции тех или иных частей. Геометроидные чешуекрылые характеризуются не только явно общей морфологической основой гениталий самцов, но и общими тенденциями их трансформации, мозаично реализованными в разных группах (Кузнецов, Стекольников, 2001). Тем не менее, требуется ревизия признаков гениталий в свете новых данных и с целью согласования их с гипотезами о сегогенезах структур базального отдела брюшка.

В гениталиях самцов семейств геометроидных чешуекрылых имеется общий набор признаков, которые, исходя из допущения о монофилии группы, могут быть интерпретированы в качестве анцестральных. У гипотетического предка этой группы такой набор признаков выглядит следующим образом.

Аннулюс у пяденицеобразных чешуекрылых анцестрально был, очевидно, подразделен латеральными сужениями на области тегумена и винкулума, что обеспечивало некоторую взаимную подвижность дорсальной и вентральной половин генитального сегмента в сагиттальной плоскости. Эта подвижность необходима для обеспечения подгибания ункуса с его длинным дистальным выростом при вальварно-ункусном флексорном типе сцепления половых придатков (Кузнецов, Стекольников, 2001). У геометроидных чешуекрылых прослеживается отчетливая корреляция между длиной дистального выроста ункуса, длиной тегумена и глубиной перехвата между тегуменом и винкулумом, которые увеличиваются в прямой пропорции. При этом перехват (“сочленение”) может формироваться как в более дорсальном (дорсальнее паратергальной пластинки, как у *Epicoreiidae*), так и в более вентральном (вентральнее паратергальной пластинки, как у *Sematuridae*) положении, а мышца m_4 отходит, соответственно, от области винкулума или тегумена. Такая амбивалентность трансформации аннулуса может свидетельствовать об отсутствии значительного латерального его сужения у общего предка геометроидных чешуекрылых, а также об умеренной длине дистального выроста ункуса.

Ункус, по-видимому, имел небольшие мембранозные соции, а мышцы m_1 подходили к латеральным краям ункуса рядом с социями. Характерное для многих пядениц прикрепление m_1 медианно к вентральному краю дистального выроста ункуса признается вторичным (Стекольников, Кузнецов, 1982). Гиперплазия соций в семействах геометроидных семейств, очевидно, происходила параллельно, по-

скольку в близких группах могут иметься таксоны как с модифицированным, так и “нормальным” ункусом, в том числе и без соций. Тем не менее, гиперплазия соций (обычно сопровождаемая модификациями дистального выроста ункуса) настолько характерна для геометроидных чешуекрылых, что, вероятно, основана на некоторой базальной генетической модификации. Крайняя гиперплазия соций приводит к их преобразованию в самостоятельные кутикулярные структуры, либо полностью обособленные, как у части *Drepanidae*, либо отделенные от ункуса и перемещенные на гнатос, как у части *Geometrinae*.

Гнатос имелся и был отделен от тегумена и ункуса. Его латеральные ветви, по-видимому, были связаны вентрально участком шиповатой кутикулы, хотя в разных группах наблюдаются различные варианты формирования медианной переемычки между ними. Несмотря на наличие развитого гнатоса, первичным для пядениц был, скорее всего, вальварно-ункусный флексорный тип сцепления вальв. При этом гнатос лежал в плоскости диафрагмы вентральной тегумена, и его медианная часть была пассивным “упором” для вершины гнатоса. Отсутствие прямого участия гнатоса такого типа в фиксации самки подчеркивается тем, что у пяденицеобразных чешуекрылых часто отсутствует медианное соединение гнатоса, тогда как его латеральные ветви сохраняются.

Вальвы предка пяденицеобразных чешуекрылых были, вероятно, лопастевидные, широко мембранозные латерально (кроме базальной части) и умеренно склеротизированные, более или менее густо покрытые мягкими щетинками с медиальной стороны, только коста и саккулус выделялись своей склеротизацией. Дифференциация вальвулы, особенно развитие кукуллуса и ампуллы, характерна главным образом для продвинутых групп пядениц и признается нами вторичной.

Медиально от косты отходила более или менее широкая и плоско лежащая костула, детали плезиоморфного строения которой, а также расположение на ней мышц m_4 и m_2 для геометроидных семейств недостаточно ясны. Динамика морфологических переходов между гемитранстилой и базальным отростком сложна и не всегда очевидна. По-видимому, базальные отростки являются вторичным образованием, как это предполагалось для *Epicoreiidae*, *Microniinae* и *Uraniinae*, где они могли возникнуть в результате погружения внутрь брюшка узкой гемитранстилы (Кузнецов, Стекольников, 1993). В данной работе в качестве базального мы принимаем вариант строения дорсального привода вальвы, в котором костула имела форму гемитранстилы, была умеренно широкая и длинная, на вершине свободная (правая и левая костулы не слиты в транстиллу), в основном плоская, но вер-

шина могла быть неглубоко инвагинирована. Мышцы m_2 прикреплялись к костуле в дистальной половине или в вершине (при ее инвагинированности), а мышца m_4 прикреплялась в вентробазальной части костулы. В общем, эта реконструкция близка строению костулы у *Cimeliidae* (рис. 26), и из нее кратчайшим путем выводятся все остальные формы костулы, встречающиеся в геометроидных семействах.

У дитризных чешуекрылых в качестве анцестрального положения для дорсальных мышц вальв на аннулусе Кузнецовым и Стекольниковым (2001) принято медианное крепление на переднем крае тегумена для m_2 и крепление на винкулуме для m_4 . При этом было подчеркнута очень устойчивое положение m_2 в пределах *Papilionomorpha*, однако для геометроидных чешуекрылых характерно как раз вторичное прикрепление этих мышц значительно латеральнее медианной части тегумена и даже вентральнее места прикрепления m_1 . Такое же латеральное положение мышц m_2 найдено нами и у *Axia olga*.

Исходной функцией мышц m_2 является отведение вальв (Кузнецов, Стекольников, 2001), и при перемещении места их прикрепления на аннулусе с дорсального на латеральное, для сохранения подобной функции требуется пропорциональное медиальное удлинение вальварной аподемы (костулы). К вершине такой аподемы и подходит дистальный конец этой мышцы. Таким образом, развитие гемитранстил у геометроидных чешуекрылых может быть коррелятивно связано с латеральным перемещением m_2 . Латеральное положение m_2 можно провизорно принять в качестве синапоморфии геометроидных чешуекрылых и *Cimeliidae*, поскольку подобное их положение ни в пиралоидной граде, ни в других семействах макрочешуекрылых не описано. У булавоусых (“*Rhopalocera*”) и ноктуоидных чешуекрылых мышцы m_2 не обнаружены, а в немногих известных случаях у бомбикоидных чешуекрылых они имеют положение, близкое к анцестральному (*Callidulidae*, *Sphingidae*, *Endromidae*), либо, при дорсолатеральном отхождении от тегумена, дистально прикреплены к мембране между дорсобазальными углами вальв, а не к костулам (*Brahmaeidae*, *Bombycidae* *Oberthueriinae*) (Кузнецов, Стекольников, 1985, 2001).

Мышцы m_4 у геометроидных чешуекрылых могут быть проксимально прикреплены как винкулуму, так и к тегумену, обычно к выраженной паратергальной пластинке. Первое положение считается первичным для дитризных чешуекрылых, и нет оснований не признавать его таковым и для геометроидных семейств, причем отходили эти мышцы, по-видимому, от дорсальных частей винкулума.

Вентральный край медиальной стенки вальвы, очевидно, был склеротизирован и представлял собой вполне оформленный саккулус

с двулопастным дистальным выростом квиллера – пресаккулусом. Минэ (Minet, 2002) относит наличие пресаккулуса к базальному плану строения *Drepanoidea* (*Drepanidae* + *Episcorpeidae*). У *Episcorpeidae* он (если имеется) двухвершинный и структурно близок пресаккулусам архаичных *Lasiocampidae* (например, *Poecilocampa populi* L.), *Sphingidae* (*Agrius convolvuli* L., *Kentrochrysalis* Stgr., *Laothoe* F. и др.; см. Чистяков, 2001), *Brahmaeidae*, *Aganaiidae*, *Agaristinae* и др. С учетом этого сходства, наличие пресаккулуса может быть отнесено и к базальному плану строения всех геометроидных чешуекрылых в качестве симплезиоморфии. Для тимпанотных геометроидных чешуекрылых пресаккулус примитивного типа не характерен. Модифицированный двухвершинный пресаккулус имеется только у некоторых *Thyatirinae* (*Mimopsestis* Matsumura, *Achlya* Billberg, *Shinploca* Kim) и *Larentiinae* (*Phihonoloba* Warr., *Hypocometa* Warr., *Rheumaptera* Hbn., *Triphosa* Steph., *Heterothera* Inoue), но перечисленные таксоны нельзя признать в качестве базальных в своих семействах. У *Uraniidae* и *Sematuridae* пресаккулус нам не известен. По-видимому, в тимпанотной группе семейств пресаккулус является вторичным образованием (инставрацией), характеризующим отдельные неродственные таксоны.

Внутри вальвы более или менее продольно пролегла умеренно длинная и неширокая, но достаточно крепкая мышца m_7 , которая начиналась от наиболее anteriовентральной части латеральной стенки вальвы и тянулась к ее медиальной стенке, к дорсопроксимальному краю квиллера. Класпер, по-видимому, был слабо дифференцирован и едва выступал над дорсальными краем саккулуса, как у современных *Episcorpeidae*. Широкое распространение среди геометроидных чешуекрылых перемещения проксимального конца m_7 на медиальную стенку саккулусов, юксту или винкулум объясняется тенденцией к ослаблению склеротизации латеральной стенки вальв (Стекольников, Кузнецов, 1982; Кузнецов, Стекольников, 2001). В отличие от *Episcorpeidae*, *Drepanidae* и *Sematuridae* (*Sematura* sp.), у *Uraniidae* и *Geometridae* мышцы m_7 , как правило, тянутся косо вверх (если сохраняют базальное прикрепление к саккулусам), а дистально прикрепляются в средней части медиальной стенки вальвы или вблизи ее кости, к сильно расширенному дорсально склериту квиллера. Наличие удлиненного дорсально квиллера, формирующего вентральную часть проксимального края вальвулы, и высокое дорсальное прикрепление к нему m_7 можно принять вероятной синапоморфией *Uraniidae* и *Geometridae*.

От пиралоидных семейств геометроидные чешуекрылые отличаются обычно дистальным (в сторону вершины кости) наклоном дорсальной части проксимального края внутренней стенки вальвы

выше места прикрепления конца интравальварной мышцы, так что формируется более или менее выраженный субкостальный угол аннелифера. Хотя этот признак выглядит апоморфным, его распределение среди макрочешуекрылых не выяснено, и мы воздержимся от его трактовки как синапоморфии геометроидных чешуекрылых и *Cimeliidae*. У большинства пядениц субкостальный угол аннелифера сильно сужен и удлинён, образуя протяжённую мембранозную складку вдоль вентрального края кости. Наличие длинной субкостальной складки аннелифера можно принять базальной автапоморфией *Geometridae*.

Юкста, по-видимому, представляла собой широкое пластинчатое образование, расположенное между саккулусами вальв. Возможно, имелся и умеренно развитый, не сросшийся с эдеагусом каулис, хотя наличие этой структуры у пяденицеобразных чешуекрылых факультативно. Вентральные эксцензоры вальв (мышцы m_3) были парные, более или менее широко расставленные, сравнительно длинные и дистально тянулись к дорсальному краю юксты. Место их базального прикрепления у современных форм широко варьирует от заднего края верхней стенки вентральной части винкулума или складки (обычно мембранозной) между винкулумом и юкстой до саккулусов и интервальварного склерита (Кузнецов, Стекольников, 1988, 1993; Minet, 2002). При этом прикрепление к саккулусам и интервальварному склериту (*intersaccular sclerite*) явно вторичное, тогда как прикрепление к складке, обнаруженное у *Sematuridae*, *Cyclidiinae* и некоторых *Uraniidae* (*Eversmannia exornata*, *Acropterus iphiata*), возможно, унаследовано от более древних предков пиралоидной грады. Во всяком случае, у *Cimeliidae* и *Thyrididae* (Кузнецов, Стекольников, 1979) m_3 также отходит от складки между винкулумом и юкстой.

Вероятно, пяденицеобразные чешуекрылые анцестрально имели умеренно развитые лопастевидные щетинистые вальвеллы, хотя в своем типичном состоянии они для группы и не характерны. У большинства *Thyatirinae* вентролатерально от медианной пластинки юксты имеются лопастеобразные выросты (*Juxtalappen*: Werny, 1966), которые легко выводятся из сравнительно типичных вальвелл *Cimeliidae* путем их умеренного вентрального смещения, сопровождаемого латеральным наклоном дорсального края вальвелл и обособлением от боковых краев медианной пластинки юксты. *Sematuridae* (*Sematura* sp.) демонстрируют еще более вентральное смещение вальвелл, которые стали расположены во фронтальной плоскости (рис. 28, 29). Щетинистые мембранозные области (кristы), расположенные латеральнее юксты, мы считаем гомологами вальвелл, представляющими собой одну из последних стадий их рудиментации. У *Cyclidia substigmata* на

месте вальвелл имеется область длинных щетинок (рис. 31), вполне соответствующая кристам пядениц. Возможной апоморфией вальвелл пяденицеобразных чешуекрылых могла быть их значительная обособленность от латеральных краев юксты при сохранении слитности с ее вентральным краем, как у современных слабо специализированных *Thyatirinae*. Основной же тенденцией развития вальвелл была, очевидно, их рудиментация и полная редукция.

Латерально в области анеллуса у геометроидных чешуекрылых ранее были выявлены продолговатые склериты, связывающие дорсобазальные углы вальв с латеральными сторонами юксты. Наличие непрерывной склеритной связи юксты с вальвами было предложено считать общей эволюционной тенденцией для *Geometroidea* и *Drepanoidea* (Кузнецов, Стекольников, 2001). Мине назвал эту “связь” вентральной ветвью костулы (*ventral arm of costula*: Minet, 2002) и рассматривал ее наличие в качестве автапоморфии *Drepanidae*. И упомянутая “связь”, и вентральная ветвь костулы, несомненно, соответствуют нашему пониманию лабид, которое было сформировано на основе изучения разнообразия склеритов анеллуса в семействах *Geometridae* и *Drepanidae* (Beljaev, 2006b). В данной работе лабиды идентифицированы также у *Uraniidae* и *Sematuridae* (рис. 28) и, таким образом, выявлены во всех геометроидных семействах, кроме *Epicoreiidae* (см. Minet, 2002). Однако у *Nossa palaeartica* между дорсолатеральными углами юксты и костью вальвы в области проксимального края субкостальной складки вальвулы имеются небольшие склеротизации, которые связывают юксту с костью и могут трактоваться как рудименты лабид. Кроме того, согласно Мине (Minet, 2002), в роде *Chatamla* Мооге на костуле имеется свободный каудально направленный вырост, которой также может быть гомологичен лабиде. Таким образом, лабиды принадлежат к базальному плану строения пяденицеобразных чешуекрылых, а их редукцию (или рудиментацию) можно принять в качестве апоморфии *Epicoreiidae*.

По-видимому, состояние, предшествующее формированию юксто-костального положения лабид геометроидного типа, имеется у *Cimeliidae*. Лабиды у *Axia olga* вентральным краем тесно сближены с вальвеллами, заходя своим основанием чуть медиальнее дорсального края основания последних, и осуществляя тем самым механическую связь между дорсобазальным углом вальвы и юкстой (рис. 26). Отсюда легко вывести строение склеритов анеллуса у *Thyatirinae*, которое получается в результате описанной выше трансформации вальвелл, сопровождаемой вентральным вытягиванием оснований лабид в направлении латеральных краев юксты в виде длинного узкого отростка.

Вентральный конец этого отростка оказывается расположенным дорсомедиальнее основания вальвелл в выемке между вальвеллой и медианной пластинкой юксты, сохраняя прямую механическую связь кости вальвы и юксты. Сама медианная пластинка юксты у большинства *Thyatirinae* довольно сильно модифицирована, однако у *Cyclidia* сохраняется прикрепление мышц m_3 к винкулуму и юксте, почти идентичное таковому у *Axia*. Сходные вентромедиальные отростки вальвелл, связанные с юкстой, имеются у *Sematuridae* и многих *Larentiinae*. У *Uraniidae* лабиды не имеют вентральных отростков, но, как и в предыдущих семействах, связаны с латеральными краями юксты. Очевидно, преобразование лабид в структуру, связывающую дорсобазальный угол вальвы с юкстой, которое сопровождается развитием длинного вентрального отростка лабиды, следует считать синапоморфией геометроидных семейств, а строение анеллуса у *A. olga* (с сочлененными друг с другом лабидами и вальвеллами) может свидетельствовать о ближайшем родстве *Cimeliidae* к геометроидным семействам.

Лабиды *A. olga* представляют собой непосредственное вентромедиальное разрастание проксимального края субкостальной складки вальвулы и почти не соединены с костулой, как и у *Thyrididae*. У *Sematuridae* лабиды также представляют собой прямое продолжение субкостальной складки вальвулы и не связаны с костулой, хотя не имеют выроста и представляют собой узкий длинный склерит, направленный к юксте. У *Cyclidiinae* и *Thyatirinae* лабиды в основном тоже в виде длинных узких склеритов, но иногда базально могут иметь сравнительно небольшой вырост, как у *Cimeliidae*. У *Cyclidia substigmata* и у базальных *Thyatirinae*, сохраняющих длинную костулу (*Thyatira batis* L.; *Horithyatira decorata* Moore: Holloway, 1998, рис. 150; *Habrona brunnea* V.-Baker: Forbes, 1936, fig. 12), лабиды отходят от основания костулы, сохраняя при этом довольно широкую связь с субкостальной складкой вальвулы. Широкая интеграция лабид с дорсобазальным краем вальвулы, характерная для большинства *Thyatirinae*, очевидно, является вторичной и связана с редукцией костулы и специфическим для подсемейства медиальным расширением вальвулы. У *Drepaninae* гениталии самцов, в том числе и область анеллуса, сильно модифицированы, что затрудняет установление гомологии перифаллических структур в подсемействе. Тем не менее, некоторые, возможно более базальные роды *Drepaninae* (например, *Leucoblepsis renifera* Wagt.: Holloway, 1998, fig. 36) имеют организацию выростов анеллуса, вполне сходную с таковой лабид базальных *Thyatirinae*. Свободные выросты вальвелл у *Drepaninae*, если имеются, всегда прочно связаны с дорсобазальным углом вальвы или костулой.

У *Uraniidae* и *Geometridae*, как и у *Drepanidae*, лабиды отходят от вентрального края базальной части костулы, однако их связь с ней ослаблена, а у ряда пядениц происходит и полное обособление лабид. В отличие от *Drepanidae*, у этих двух семейств лабиды обычно формируют свободный вырост, обособленный от субкостальной складки вальвулы и гибко связанный с костулой (за исключением немногих, по-видимому, вторичных случаев), что обеспечивает ему самостоятельную подвижность относительно дорсобазального угла вальвы. Выделение лабид в отдельную морфологическую структуру (парцеллизация) коррелирует с редукцией и морфологическим “подчинением” вентрального отростка их свободному выросту. У ураниид вентральный отросток лабид не найден, а у пядениц он имеется только у *Larentiinae* и всегда только в сочетании со свободным выростом лабиды. Иными словами, если у дрепанид свободный вырост лабиды является факультативным элементом, формирующимся в основании вентрального отростка лабиды, то у ураниид и пядениц свободный вырост лабиды становится ведущей морфологической структурой с отчетливой тенденцией к замещению вентрального отростка лабиды.

Вероятно, морфологическое обособление лабид в самостоятельную морфоструктуру, представляющую собой свободный лопастеобразный вырост, занимающий сублатеральное положение между основанием костулы и юкстой, является анцестральной синапоморфией *Uraniidae* и *Geometridae*.

В целом, выстраивается следующий основной ряд трансформаций лабид и вальвелл между *Cimeliidae* и семействами геометроидных чешуекрылых: образование механической связи между лабидами и вальвеллами (это состояние сохраняют *Cimeliidae*) → формирование длинных, направленных к латеральным сторонам юксты вентромедиальных выростов лабид, скоррелированное с латероventральной транслокацией вальвелл (это состояние лабид сохраняют *Sematuridae*, состояние юксты и вальвелл – *Cyclidiinae* и *Thyatirinae*) → медиальное смещение оснований лабид, сопровождающееся формированием их широкой связи с основанием костулы (это состояние сохраняют *Drepanidae*) → морфологическое выделение лабид в самостоятельные структуры, сопровождающееся утратой связи с субкостальной складкой вальвулы и ослаблением связи с костулой, рудиментация вальвелл (*Uraniidae*, *Geometridae*). Кроме того, у ураниид обычно наблюдается гиперплазия лабид, что можно принять в качестве вероятной автапоморфии семейства.

Эдегус обычно не демонстрирует устойчивых таксономических признаков высокого ранга, и для геометроидных чешуекрылых

невозможно указать какие либо особенные его свойства. Вероятно, в анцестральном для группы состоянии эдеагус представлял собой слабо изогнутую и умеренно склеротизированную трубку, косо срезанную дистально, причем дорсальная его сторона была склеротизирована слабее, чем вентральная, судя по широкому распространению такого явления среди всех геометроидных семейств, а также у Cimeliidae. Полная и сильная склеротизация эдеагуса выглядит вторичной и обычно связана с общим усилением склеротизации гениталий, либо односторонней гиперплазией эдеагуса. Базальный вырост эдеагуса, по-видимому, был развит, но о его размерах судить трудно; прямой трубкообразный эдеагус вообще нехарактерен для геометроидных чешуекрылых. Везика эдеагуса, вероятно, имела многочисленные небольшие слабо дифференцированные корнутусы, однако признаки ее вооружения слишком динамичны и склонны к реверсиям и не могут использоваться для выяснения филогении таксонов высокого ранга.

Мускулатура эдеагуса у геометроидных чешуекрылых мало изменчива и представлена в основном в 2 формах, отличающихся наличием 2 или 3 пар обслуживающих его мышц. Очевидно, наличие 2 пар мышц (m_5 и m_6) является плезиоморфным, однако реверсия строения мускулатуры с 3 до 2 пар мышц морфологически от этой плезиоморфии неотличима. Характер расположения 3 пар мышц эдеагуса очень похож в различных группах, и не всегда легко установить, расщеплением какой из мышц получена дополнительная третья пара. Использовать наличие дополнительной пары мышц эдеагуса в качестве синапоморфии можно только с сочетанием с другими апоморфиями.

Прикрепление мышц m_5 к наружной стенке вальв считается исходным для чешуекрылых (Кузнецов, Стекольников, 2001), однако справедливость этого утверждения в применении к геометроидным чешуекрылым остается дискуссионным. У всех исследованных Drepanidae, включая архаичную *Cyclidia substigmatica*, мышцы m_5 прикреплены к винкулуму, как и у Sematuridae (*Sematura* sp.). В пределах Uraniidae встречаются оба положения m_5 , причем ее прикрепление к винкулуму обнаружено у, вероятно, более архаичного подсемейства Uraniinae (*Lyssa zampa* Butl.). У пядениц прикрепление m_5 к вальвам встречается редко и спорадично, что не позволяет определенно судить о плезиоморфном характере этого состояния для семейства в целом. У двух видов эпикопеид с исследованной мускулатурой (*Nossa palaeartica* и *Epicopeia hainesii* Holland: Кузнецов, Стекольников, 1988, 1993) мышцы m_5 проникают глубоко в вальвы сходно с плезиоморфным для чешуекрылых состоянием, одиноко оба рода принадлежат терминальной сестринской паре в своем семействе (Minet, 2002), так

что подобное положение этих мышц может быть и их синапоморфией. У Cimeliidae (*Axia olga*, рис. 26, 27), возможно ближайшей к геометроидным чешуекрылым группе, мышцы m_5 прикреплены к наружной стенке вальв, однако вдоль их базального края, в непосредственной близости от винкулума. Таким образом, для предка геометроидных чешуекрылых представляется более вероятным прикрепление этих мышц к винкулуму, чем к наружной стенке вальв. Однако подобное прикрепление m_5 может быть базальным также для бомбикоидных и нокутоидных семейств, что не позволяет считать этот признак автапоморфией геометроидных чешуекрылых.

В гениталиях самок пядениц существенным для исследования филогенетических связей является строение сигнума на копулятивной сумке. В целом по геометроидным чешуекрылым, за исключением пядениц и некоторых ураниид, сигнумы однообразны и представляют собой почти плоскую или слабо вогнутую, непарную или парную, симметричную относительно продольной оси шиповатую пластинку, обычно вытянутую в сагиттальной плоскости, либо пару латеральных округлых пластинок такой же структуры, либо комбинацию из всех 3 элементов. Наличие сигнума в виде продолговатой шиповатой пластинки принимается нами в качестве анцестрального для геометроидных чешуекрылых состояния.

2.2.2.3. Особенности строения гениталий самцов в семействах геометроидных чешуекрылых

Drepanidae. Наиболее архаичным в составе Drepanidae признается подсемейство Cyclidiinae. У самцов *Cyclidia substigmatica* строение как скелета, так и мускулатуры гениталий (рис. 31, 32) очень генерализованное, за исключением отсутствия мышцы m_2 , наличия длинных склеротизированных соций, а также юксты, вентрально расширенной в виде моста между саккулусами (оба последних признака характерны для Drepanidae в целом). Отсутствие m_2 является апоморфным и характеризует также подсемейство Drepaninae, тогда как для Thyatirinae описаны обе дорсальные мышцы вальвы – m_2 и m_4 (Кузнецов, Стекольников, 1981б, 2001). Интравальварная мышца m_7 у Drepaninae не выявлена, а у Thyatirinae (*Habrosyne intermedia* Brem.: Кузнецов, Стекольников, 1981б) и у *C. substigmatica* она короткая и, в отличие от других пяденицеобразных чешуекрылых, наклонена дистальным концом к вентральному краю саккулуса. В последнем случае речь идет о явной апоморфии, однако из-за отсутствия мышцы у изу-

ченных Drepaninae не ясно, является ли это апоморфией всех серпокрылок или только двух их подсемейств.

Thyatirinae в основном сохраняют общий план строения гениталий, сходный с Cyclidiinae, за исключением тенденции к развитию сложных модификаций в области вентральной мембранозной стенки тегумента, происходящих, по-видимому, за счет редукций и слияний гнатоса, костул и субанальной пластинки. У Drepaninae гениталии очень сильно модифицированы, что делает проблематичной гомологизацию некоторых их частей.

Sematuridae. Гениталии самцов Sematuridae исследованы только у *Sematura* sp., где они мозаично сочетают черты генерализованного и специализированного строения. Ункус крепкий, с длинным клювовидным дистальным выростом и очень маленькими социями, на вершине с 3 характерными короткими выростами. Гнатос в виде пары широких, разделенных медиально ветвей, но на диафрагме медианно имеется отдельная склеротизированная пластинка, служащая упором для вершины ункуса в подогнутом состоянии. Вальвы широкие, с широкой костью, крепкой умеренно длинной костулой и слабо склеротизированным узким саккулусом и широким плоским квиллером, вдоль дорсального края которого расположен ряд тонких пальцевидных выростов, оканчивающихся щетинками. От дорсобазальных углов вальв к латеральным сторонам юксты тянутся тонкие склеротизированные тяжи – лабиды, сходные с таковыми у Drepanidae.

Юкста очень сильно модифицирована: короткая, крепкая, вентролатерально в паре длинных ложкообразных выростов, по положению и связям гомологичных вальвеллам. Эти выросты морфологически легко выводятся из вальвелл Thyatirinae, но значительно уже и длиннее их (по форме напоминают вальвеллы *Axia*) и занимают более вентральное положение по отношению к пластинке юксты. Эдегус маленький и базально сросшийся с каулисом (что редко встречается у геометроидных чешуекрылых), посредством которого подвижно сочленен с юкстой. Для мускулатуры гениталий самца характерны парные мышцы m_3 , которые отходят от склеротизированной, покрытой мелкими шипиками складки между винкулумом и юкстой и тянутся к крепким широко расставленным дорсолатеральным аподемам юксты.

Epicopeiidae. Скелет гениталий Epicopeiidae описан в работах Иное (Иное, 1992) и Мине (Minet, 2002), а мускулатура – Кузнецова и Стекольников (1988, 1993). Нами изучен скелет гениталий у двух видов, *Epicopeia mencia* Moore и *Nossa palaeartica*. В целом, гениталии самцов в семействе характеризуются следующими признаками: хорошо развитым унксом различного строения, без гиперплазии со-

ций; наличием всего спектра развития гнатоса от его примитивного типа до полной редукции; широкими простыми вальвами с обычно хорошо развитым саккулусом, оканчивающимся двухвершинным квиллером; отсутствием ясно выраженных лабид (возможно, за исключением рода *Chatamla* Moore); простой пластинчатой юкстой, дорсолатеральными краями сближенной с дорсобазальными углами вальв; наличием вентральнее юксты интервальварного склерита (Кузнецов, Стекольников, 1988, 1993; *intersaccular sclerite*: Minet, 2002), от которого отходят мышцы m_3 ; обычно небольшим эдегусом с хорошо развитым базальным выростом.

В качестве наиболее архаичного представителя семейства был принят вид *Deuveia banghaasi* Hering (Minet, 2002). Согласно описанию и изображению этого вида у Мине, гениталии самца этого вида имеют простой ункус с умеренно длинным дистальным выростом и также простой, клиновидный, медианно сросшийся гнатос; по-видимому, обе структуры близки к анцестральному для геометроидных чешуекрылых состоянию. Вместе с тем, гнатос выглядит непропорционально длинным, а тегумент явно вторично уплощен и латерально сужен. Вальвы простые, слабо склеротизированные; коста короткая, костула рудиментарная. Винкулум очень большой, расширен дорсально, без саккуса и, судя по строению, предполагает прикрепление мощных мышц. Обособленная интервальварная пластинка отсутствует.

Самой оригинальной частью гениталий, отличающей *Deuveia* Minet от других эпикопейд, является двучленная, сросшаяся с эдегусом юкста, вентральная часть которой имеет пару крупных ложковидных выростов, расположенных во фронтальной плоскости. Строение юксты и эдегуса у *D. banghaasi* почти идентично таковому у исследованной *Sematura* sp., причем ложковидные выросты легко гомологизируются с вальвеллами последнего вида, которые также расположены во фронтальной плоскости и отличаются только меньшими размерами. Наличие характерных дорсолатеральных аподем на юксте предполагает сходное прикрепление мышц m_3 в обоих родах. Строение юксты *Deuveia* и *Sematura* можно признать синапоморфным.

Если принимать монофилию *Deuveia* с эпикопейдами, хорошо обоснованную в работе Минэ (Minet, 2002), то следует признать утрату последними как лабид, так и вальвелл (у большинства представителей) вторичным явлением, а развитие длинных фронтально уплощенных вальвелл в вентральном положении – базальной синапоморфией Sematuridae и Epicopeiidae. При таком подходе становится ясным происхождение интервальварного (интерсаккулярного) склерита у Epicopeiidae, служащего базальным местом прикрепления мышц m_3 . Оче-

видным ее предшественником служит шиповатая межсаккулярная складка Sematuridae, которая тоже служит базальным местом прикрепления этих мышц. Интравальварные мышцы m_7 у обоих семейств сохраняют анцестральное базальное прикрепление к латеральной стенке саккулуса и продольное положение в вальве. Таким образом, строение гениталий самцов Sematuridae и Ericopeiidae свидетельствует о вероятном сестринском родстве этих семейств, что находит поддержку и молекулярно-генетическими данными (Roe, 2007).

Uraniidae. Самцы со слабо модифицированными гениталиями среди Uraniidae нами не найдены. Даже у видов с внешне простым, генерализованным строением скелета гениталий, сильно модифицированной оказывается мускулатура (*Eversmannia exornata* Ev.: рис. 33-35; *Oroplema plagifera* Butl.: рис. 36, 37). На основании анализа исследованных видов и опубликованных ранее данных (Janse, 1932; Кузнецов, Стекольников, 1981б, 1988, 2001; Holloway, 1998; Sohn, Yen, 2005) можно составить следующий набор вероятных анцестральных признаков гениталий самцов семейства ураниид: ункус простой, с длинным пальцевидным дистальным выростом и небольшими мембранозными социями, обычно не формирующими выростов; гнатос развит и, возможно, медианно объединен; вальвы простые, неширокие, со слабо выраженным саккулусом; класпер простой, без выростов, длинный, тянется от саккулуса до кости в связи с очень дорсальным прикреплением дистального конца интравальварной мышцы (возможная автапоморфия Uraniidae); костула узкая, длинная, соответствует гемитранстилле, правая и левая костулы соприкасаются вершинами. Основными тенденциями модификации ункуса являются его раздвоение на пару длинных лопастей (Microniinae) или десклеротизация, сопровождаемая признаками дегенерации (Auzeinae, Uraniinae).

Лабиды у ураниид обычно имеются и могут быть в виде крупных мембранозных щетинистых лопастей (многие Eripleminae, а также *Acropteris* Geyer и *Pseudomicronia* Moore из Microniinae) или в виде склеротизированных, более или менее пальцевидных выростов (*Decetia subflavata* Warr.: Holloway, 1998, рис. 183, из Auzeinae; *Eversmannia exornata* из Eripleminae; *Lyssa zampa* и *Urapteroides recurvata* Warr.: Janse, 1932, рис. 25, из Uraniinae). По-видимому, второй тип лабид ближе к исходному, так как мембранизация, сопровождающаяся сильным развитием щетинок, представляется нам вторичным явлением редукционного плана.

Отчетливо выраженные вальвеллы у Uraniidae нами не найдены. Предположительно, у предка этого семейства произошла крайняя рудиментация или полная редукция вальвелл, возможно, в результате их

вторичной интеграции с юкстой. В считающемся базальным подсемействе Auzeinae у *Decetia pallidaria* Pagenst. и *D. numicusarioides* Holl. (Holloway, 1998, рис. 173, 174) на юксте латерально, вентральнее ее сочленения с лабидами, имеются небольшие сосочки с несколькими щетинками, возможно, являющиеся рудиментами вальвелл.

Юкста у Eripleminae соединена с саккулусами узкими латеральными участками на значительном удалении от основания обеих структур (рис. 33, 36). Наиболее ярко эта связь выражена в роде *Dysaethria* Tpn., характеризующимся укороченной юкстой, которая в вершинной части латерально связана с саккулусами широкими склеротизированными пластинками (анастомоз между юкстой и вальвами по Кузнецову и Стекольникову, 1981: 22, рис. 1А, как *Epiplera erasaria* Chr.). Судя по фотографиям гениталий, в подсемействе Auzeinae юкста имеет такую же связь с саккулусами (Holloway, 1998, рис. 173, 174). Описанный способ сочленения юксты и саккулусов, несомненно, имеет апоморфный характер, поскольку типичной является связь между основаниями этих структур. В подсемействах Microniinae и Uraniinae юкста трансформирована глубоко и разнонаправленно, так что ее первичные связи однозначно установить трудно. Тем не менее, возможность трактовки дорсального сочленения юксты с саккулусами в качестве базальной апоморфии ураниид не исключена, поскольку модификации юксты у микроинин и ураниин могли быть основаны именно на таком типе связей обеих морфоструктур.

Происхождение дорсальной связи юксты с саккулусами у ураниид можно объяснить вторичным сужением в прошлом широкого моста между ними за счет разрастания вентральной выемки. Выдвижение этой гипотезы о сегогенезе юксты Uraniidae важно для понимания исходного состояния и трансформаций юксты и дериватов вальвелл (крест) у Geometridae.

Эдеагус у всех изученных ураниид обладает хорошо развитым базальным выростом, что, в соответствии с морфологическими корреляциями, предполагает исходное наличие развитого саккуса на винкулуме. Большой саккус имеется у Uraniinae и Auzeinae, и его практическое отсутствие у Eripleminae и Microniinae может быть принято за синапоморфию этих подсемейств. Для мускулатуры гениталий ураниид свойственен полный набор мышц, хотя m_{10} у Eripleminae и Microniinae не обнаружены. Характерным для семейства является высокое дорсолатеральное положение m_2 на тегумене и низкое вентролатеральное положение m_4 на винкулуме.

В целом строение скелета и мускулатуры гениталий демонстрирует большое сходство между Eripleminae и Microniinae (в том числе

по возможным синапоморфиям: редукции саккуса, развитию мембранозных щетинистых лабид, наличию характерно расположенных 3 пар мышц эдеагуса, вероятное отсутствие m_{10}) и резкое уклонение *Uranii*-нае. При этом строение скелета гениталий *Lyssa zampa* вполне соответствует таковому у *Urania* F., хотя в последнем роде они более специализированы. Гениталии *Auzeinae* нами не исследованы, но, судя по опубликованным изображениям (Holloway, 1998), проявляют тенденции развития, сходные с *Uranii*нае, а именно, дегенерацию ункуса и сильное развитие саккуса. Кроме того, эдеагус *Auzeinae* имеет характерные латеральные расширения на базальном выросте, также сходные с таковыми у ураниид. Таким образом, сестринское родство *Eripleminae* и *Micropiinae* представляется вероятным, как и более раннее обособление *Uranii*нае. Во всяком случае, гениталии самцов изученных видов не демонстрируют признаков, подтверждающих текущие представления о близком родстве *Uranii*нае и *Micropiinae*. Гениталии самцов *Auzeinae* обнаруживают черты сходства с *Uranii*нае неясного значения, в целом занимая промежуточное положение между ураниидным и эпиплемидным типами их строения.

Geometridae. Общий план строения гениталий самцов *Geometridae* настолько близок к набору вероятных анцестральных признаков ураниид, что указать возможные апоморфии пядениц довольно сложно. По-видимому, наиболее четкой апоморфией пядениц является наличие длинного и узкого субкостального угла анеллифера, отделяющего субкостальную складку вальвулы от ее вентральной части, и не обнаруженного у других геометроидных чешуекрылых. Другая особенность гениталий самцов пядениц, отличавшая их от ураниид, могла заключаться в строении лабид, так как мягкие длиннощетинистые, пальцевидные усеченные или раздвоенные лабиды больших размеров для семейства не характерны. Можно предположить, что анцестрально у пядениц имелись небольшие лопастеобразные лабиды, которые сохраняли вентральные отростки, по-видимому, утраченные ураниидами. Для обоих сравниваемых семейств, однако, это скорее симплезиоморфное состояние, переходное между дрепанидным и ураниидным типом лабид. Вальвелл плезиоморфного типа ни у ураниид, ни у пядениц не обнаружено. Дериватами вальвелл у пядениц, очевидно, являются кресты – щетинистые области, которые имеют морфологические связи, характерные для вальвелл, и обычно широко связаны с юкстой и/или саккулами. Широкая связь юксты, рудиментов вальвелл и саккулов вальв нами выше была принята в качестве исходной для *Uranii*дае. По-видимому, утрата морфологической самостоятельности

ности вальвелл в результате широкого слияния юксты и саккулов вальв является одной из базальных синапоморфий пядениц и ураниид.

2.2.2.4. Филогенетические связи семейств и подсемейств геометроидных чешуекрылых по данным сегогенезов копулятивных органов

Ниже суммированы выявленные нами и заимствованные из литературы базальные апоморфии копулятивных структур самцов в семействах и подсемействах геометроидных чешуекрылых.

1. Латеральная стенка вальвы широко мембранозная, за исключением небольшой области вдоль базального края вальвы (Кузнецов, Стекольников, 2001).

2. Мышцы m_2 отходят от тегумена дорсолатерально, на значительном удалении от его медианной части.

3. Лабиды вентральным краем связаны с дорсомедиальным краем основания вальвелл.

4. Лабиды имеют вентромедиальный вырост, сочлененный с латеральными краями юксты дорсомедиальнее основания вальвелл.

5. Вальвеллы с дорсальной стороны обособлены от латеральных краев юксты.

6. Мышцы m_3 базально прикреплены к склеротизированной складке между винкулумом и саккулами вальв.

7. Вальвеллы по отношению к юксте занимают почти вентральное положение и уплощены во фронтальной плоскости.

8. Эдеагус базально слит с каулисом.

9. Лабиды редуцированы.

10. Складка между винкулумом и саккулами преобразована в интервальварный склерит, от которого отходят мышцы m_3 .

11. Вальвеллы редуцированы; юкста в виде простой пластинки.

12. Лабиды отходят от основания вентрального края костулы.

13. Соции в виде длинных, направленных назад склеротизированных выростов.

14. Мышца m_7 наклонена дистальным концом к вентральному краю саккула.

15. Мышца m_2 отсутствует.

16. Квиллер расширен дорсально и формирует значительную часть склеротизации проксимального края вальвулы; мышца m_7 идет косо к дорсальной части квиллера.

17. Лабиды в виде самостоятельного лопастеобразного выроста между дорсобазальным углом вальвы и юкстой, который обособлен от субкостальной складки вальвулы и имеет гибкую связь с костулой.

18. Вальвеллы рудиментарные, в виде наибольших щетинистых пластинок (крист), широко слитых с юкстой и саккулами вальв.

19. Класпер формирует непрерывный дорсовентральный мост между костью и саккулусом; мышца m_7 дистальным концом прикреплена к класперу у края кости.

20. Лабиды гипертрофированы, без вентрального отростка.

21. Лабиды в виде мембранозных щетинистых лопастей.

22. Саккус отсутствует.

23. Анеллифер с узким субкостальным углом, глубоко рассекающим медиальную стенку вальвы вдоль вентрального края кости.

Результаты семогенетического анализа копулятивных структур самцов геометроидных чешуекрылых в графической форме представлены на рис. 2, а соответствующие апоморфии и их распределение по таксонам приведены на табл. 2.

Таблица 2. Распределение апоморфий строения копулятивных структур самцов по семействам и подсемействам геометроидных чешуекрылых

Таксоны	Апоморфии																						
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23
Cimeliidae	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Sematuridae	1	1	(1)	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Epicopeiidae (Deuveia)	1	1	(1)	(1)	(1)	(1?)	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Epicopeiidae	1	1	(1)	(1)	(1)	(1)	(1)	(1)	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Cyclidiinae	1	(1?)	(1)	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0
Drepaninae	1	(1?)	(1)	(1)	?	0	0	0	0	0	0	(1)	1	(1?)	1	0	0	0	0	0	0	0	0
Thyatirinae	1	1	(1)	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Uraniinae	1	1	(1)	(1)	(1)	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	(1)	?	1	1	0	0	0
Auzeinae	1	?	(1)	(1)	(1)	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	?	1	(1?)	(1?)	1	0	0	0
Microniinae	1	1	(1)	(1)	(1)	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	?	1	1	1	1	0
Epileminae	1	1	(1)	(1)	(1)	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	(1)	1	1	1	1	0
Geometridae	1	1	(1)	(1)	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	1

Обозначения как в примечании к табл. 1.

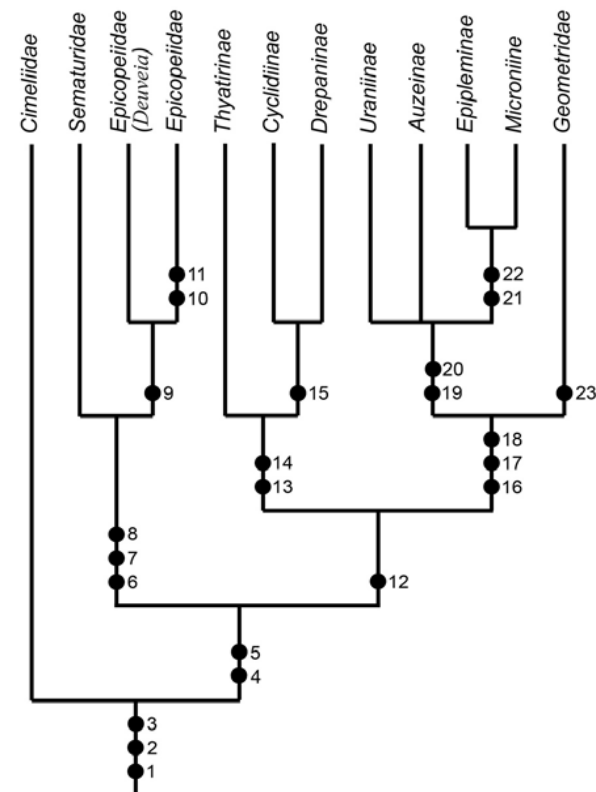


Рис. 2. Филогенетические связи семейств и подсемейств пяденицеобразных чешуекрылых на основании семогенезов копулятивных структур самцов.

Распределение признаков строения копулятивного аппарата поддерживает монофилию геометроидных семейств (в принятом нами составе), монофилию тимпанотных геометроидных семейств, сестринские положение Sematuridae и Epicopeiidae, монофилию Drepanidae и сестринские отношения Geometridae и Uraniidae. Семогенезы генитальных структур свидетельствуют о возможной монофилии Cyclidiinae и Drepaninae и поддерживают вероятную монофилию Microniinae и Epileminae. Семейство Cimeliidae по признакам гениталий занимает сестринское положение по отношению к остальным геометроидным чешуекрылым.

2.3. Филогения семейств и подсемейств геометроидных чешуекрылых и монофилия Geometridae

Филогенетические связи семейств и подсемейств геометроидных чешуекрылых, реконструированные по результатам семогенетического анализа передних сегментов брюшка и гениталий самцов, в основном совпадают, дополняя друг друга по неразрешенным кладам (рис. 1, 2). Сестринское по отношению к геометроидным чешуекрылым положение семейства Cimeliidae поддерживается 3 возможными синапоморфиями строения гениталий самцов, из которых наличие тесной связи лабид и вальвелл, вероятно, является уникальным среди чешуекрылых. Базальное положение цимелиид по отношению к геометроидным семействам было предложено Кузнецовым и Стекольниковым (2001) и не противоречит филогенетически неразрешенному положению семейства по Минэ (Minet, 1991; Yen, Minet, 2007). Сходство общего плана строения гениталий самцов Cimeliidae и Thyatirinae настолько велико, что Форбс даже предлагал объединить обе группы в ранге подсемейства Cimeliinae (Forbes, 1936). Согласно результатам молекулярно-филогенетических исследований (Roe, 2007), Cimeliidae образуют сестринскую пару с семейством Doidae (Noctuoidea), которая кластеризуется либо с Drepanidae, либо с Pyraloidea, но неизменно при очень низком значении бутстрапа (10–25), что позволяет не обсуждать эти данные.

Среди семейств геометроидных чешуекрылых первыми, вероятно, уклонились не имеющие тимпанальных органов Sematuridae и Epicoreiidae, сестринская связь которых поддерживается 3 вероятными базальными апоморфиями в строении гениталий самцов. Принимаемое нами положение Sematuridae и Epicoreiidae базальнее тимпанотных семейств не соответствует взглядам как Минэ, так и Кузнецова и Стекольниковых (2001). Ранее эти семейства непосредственно не сближались; сематуриды обычно включались в Uraniidae или сближались с ними, однако нам не удалось найти для этой пары возможных синапоморфий. Короткий прядильный сосочек гусениц, на основании которого сематуриды сближались с ураниидами и пяденицами, известен для единственного представителя семейства из рода *Homidiana* Strand (Minet, 1991; Minet, Scoble, 1998) и, возможно, является гомоплазией. Черты специального сходства Sematuridae и Epicoreiidae имеются и в строении задних крыльев, которые характеризуются наличием очень длинной жилки $Sc+R$, обычно превышающей по длине жилку $1-2A$ на передних крыльях. Вследствие этого у бабочек из обоих семейств передний угол задних крыльев выступает дистальнее

заднего угла передних крыльев, что не свойственно другим макрочешуекрылым и, возможно, также является синапоморфией Sematuridae и Epicoreiidae (см. изображения жилкования: Westwood, 1879; Hampson, 1895; Janet, Wytzman, 1903; Janse, 1932; Heppner, 1998; Minet, Scoble, 1998; Minet, 2002). У ураниид в сходных случаях сильное дистальное выступание переднего угла задних крыльев обеспечивается за счет удлинения жилки R при сравнительно короткой $Sc+R$. Монофилия Sematuridae и Epicoreiidae сравнительно уверенно (при значении бутстрапа 65–69) поддерживается также молекулярными данными (Roe, 2007).

Общий кластер тимпанотных семейств геометроидных чешуекрылых (Drepanidae + Uraniidae + Geometridae) поддерживается двумя синапоморфиями: наличием переднебрюшного тимпанального аппарата и медиальным смещением основания лабид на базальную часть костулы. Противоречит предлагаемой базальной кластеризации геометроидных семейств, по существу, только предложенная Минэ синапоморфия в строении мандибул гусениц у Epicoreiidae и Drepanidae (Minet, 1991). В соответствии с нашими представлениями этот признак следует считать гомоплазией, хотя нельзя исключить возможность и его симплезиоморфного характера для геометроидных чешуекрылых. По молекулярно-генетическим данным клада (Sematuridae + Epicoreiidae) кластеризуется с кладой (Uraniidae + Geometridae). Однако поддержка этого кластера значением бутстрапа настолько низка (23), что эти данные пока можно не принимать во внимание.

Кластеризация подсемейств Drepanidae по семогенезам структур базального отдела брюшка и гениталий самцов различна. Если по первой группе признаков она соответствует текущим взглядам о монофилии Thyatirinae и Drepaninae (Holloway, 1998; Minet, Scoble, 1998), то по второй группе признаков с Drepaninae кластеризуются Cycludiinae. Кроме отсутствия мышцы m_2 , у Cycludiinae и Drepaninae на передних крыльях вторично отсутствует *spinarea*, имеющаяся у Thyatirinae (Minet, Scoble, 1998). Молекулярно-генетические данные (Roe, 2007) не дают надежной поддержки какой-либо из гипотез о филогенетическом положении Cycludiinae, допуская, в том числе, и их кластеризацию с Thyatirinae, как было принято Кузнецовым и Стекольниковым (2001). Гипотезы о монофилии Cycludiinae с Drepaninae или с Thyatirinae допускают независимую интеграцию тимпанальной капсулы со 2-м стернитом, что не может быть полностью исключено в силу имеющихся различий в размерах дорсальной стенки малой субкапсулы у Drepaninae и Thyatirinae, а также наличия других небольших отличий в строении тимпанальной капсулы между ними. Таким

образом, пока нет оснований считать филогенетические связи подсемейств Drepanidae надежно разрешенными, что не мешает считать Cyclidiinae наиболее архаичными в семействе по совокупности признаков. Молекулярная кластеризация Drepanidae с Mimmallionidae или Pyraloidea (Roe, 2007) поддерживается очень низкими значениями бутстрапа (12 и <50 соответственно).

Кластеризация подсемейств Uraniidae по сегогенезам структур базального отдела брюшка и гениталий самцов не противоречит одна другой, и при их согласовании дает картину последовательного уклонения подсемейств в ряду Uraniinae, Auzeinae, Eripleminae, Microniinae. По нашим данным, более примитивное строение тимпанальной капсулы обнаружено у Uraniinae, тогда как Eripleminae, Microniinae и, вероятно, Auzeinae имеют более продвинутое синапоморфное строение тимпанальных органов самок. Близость Eripleminae и Microniinae по строению гениталий не вызывает сомнений. Auzeinae, судя по опубликованным изображениям гениталий, занимают промежуточное положение между Uraniinae с одной стороны, и Eripleminae и Microniinae, с другой. Это противоречит текущим представлениям о базальном положении Auzeinae и терминальном сестринском родстве Microniinae и Uraniinae (Minet, 1995; Holloway, 1998). Обосновывая свою точку зрения, Минэ (Minet, 1995) опирался главным образом на строение тимпанальных органов самцов, а признаки строения тимпанальных органов самок принимались им во внимание только для обоснования монофилии Uraniinae. Не вдаваясь в детальный критический разбор синапоморфий подсемейств по Минэ, укажем только, что в силу уникальности тимпанальных органов самцов ураниид невозможно применить метод внегруппового сравнения для поляризации морфоклин их отдельных структур, а критерий степени развития частей тимпанального аппарата, положенный в основу анализа Минэ, не надежен. То же относится и к наличию в заднегруди продолговатого апофиза на вторичной ветви фурки, принятому Минэ в качестве синапоморфии Eripleminae и (Microniinae + Uraniinae). Остальные 2 признака – утрата френулула и наличие на среднегрудном престернуме (*presternum*: Weber, 1928 = *mesoclidium*: Jordan, 1902 и Kristensen, 2003) коротких вентральных ветвей у Microniinae и Uraniinae – могут быть результатом гомоплазии, вероятно, связанной со вторичным сильным расширением крыльев в обоих подсемействах.

Не согласуются результаты наших исследований и с данными по молекулярной филогении ураниид, по которым Microniinae и Uraniinae кластеризуются в качестве терминальной сестринской группы с высокой поддержкой значением бутстрапа (93–95), и противопостав-

ляются Eripleminae в соответствии с филогенией Минэ (Roe, 2007). Однако следует отметить, что в качестве представителя эпиплемин в последней работе был избран вид *Syngria druidaria* Gn., который, по-видимому, не близок к эпиплеминам из Старого Света, изученным нами. Американские эпиплемины до сих пор не ревизованы и могут оказаться сборной группой, включающей и какие-то базальные роды семейства ураниид. Таким образом, филогенетические связи подсемейств ураниид являются дискуссионными. Заметим, однако, что принятие точки зрения Минэ предполагает либо вторичное обособление тимпанальных капсул у самок ураниид от стернита, либо 2- или 3-кратную их независимую и идентичную по форме интеграцию с этим стернитом; оба варианта представляются маловероятными.

Сестринская связь Uraniidae и Geometridae поддерживается сегогенезами обеих морфологических систем брюшка и не вызывает сомнений. Находит она поддержку, хотя и не очень уверенную (при значении бутстрапа 58–65), также по молекулярным данным (Roe, 2007).

Монофилия семейства Geometridae поддерживается по крайней мере 5 имагинальными апоморфиями, среди которых наличие тиббиального андрокониального аппарата, дополнительного тимпанума на заднегруди и переднебрюшных тимпанальных органов особого строения являются уникальными среди чешуекрылых, а рудиментарность передних тергоплейральных склеритов 2-го сегмента брюшка и наличие длинного субкостального угла анеллифера – среди геометроидных чешуекрылых (апоморфии 17–20 на стр. 60 и апоморфия 23 на стр. 84). Обычно приводится еще один почти уникальный признак личиночной стадии пядениц – редукция брюшных ног гусениц до 2 последних пар (на 6-ом и 9-ом сегментах), однако он присущ не всем представителям семейства.

Одним из следствий принятой нами гипотезы о филогении геометроидных чешуекрылых и Cimeliidae является предположение, что характерный “геометроидный” облик бабочек с широкими крыльями и сравнительно тонким телом, по-видимому, не является базальным для группы. Наибольшее и, очевидно, симплезиоморфное сходство внешнего облика демонстрируют Cimeliidae и Thyatirinae, которые сохраняют на передних крыльях *spinarea* (участвующую в фиксации крышеобразно сложенных крыльев в покое: Kristensen, 2003) и анцестральное жилкование задних крыльев с близким параллельным положением жилок *Sc+R* и *Rs*, расходящихся только после ответвления жилки *M*₁.

Приобретение геометроидными семействами “геометроидного” облика происходило, если вести учет по числу утрат *spinarea*, по крайней мере трижды: в кладе (Sematuridae + Epicoreiidae), в кладе (Drepaninae + Cycludiinae, если принимать монофилию этих подсемейств) и в кладе (Uraniidae + Geometridae). Однако среди пядениц еще сохраняются формы, обладающие “совкообразным” обликом с характерным крышевидным способом складывания крыльев (Archiearinae, ряд австралийских Ennominae), а также протяженным, хотя и завершающимся до ответвления M_1 , сближением $Sc+R$ и Rs (Archiearinae, большинство Oenochrominae и Ennominae). Характерное для геометроидных групп расширение крыльев обычно сопровождалось расширением переднего края их задней пары, скоррелированным с расширением промежутка между $Sc+R$ и Rs (нередко связанным с вторичным появлением короткой жилки R), и утратой френулула и ретинакулула. Последнее происходит во всех семействах независимо, а у пядениц – многократно в разных таксономических группах. Таким образом, предки каждого из семейств геометроидных чешуекрылых, в том числе и пядениц, должны были представлять собой умеренно крупных, сравнительно узкокрылых и умеренно толстотелых бабочек, напоминавших по облику цимелиид или мало специализированных пухоспинок. Подобный вывод противоречит заключению о том, что общий предок пядениц и группы семейств (Hedyloidea + Hesperioidea + Papilionoidea) мог быть тонкотелой сумеречной бабочкой, обладающей слабым полетом (Weller, Pashley, 1995).

3. ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА, СОСТАВ И РОДСТВЕННЫЕ СВЯЗИ ПОДСЕМЕЙСТВ СЕМЕЙСТВА GEOMETRIDAE

3.1. Диагноз семейства Geometridae

Монофилия семейства Geometridae не вызывает сомнений (см. раздел 2.3). Набор основных признаков, характерных, но не уникальных для семейства, либо характерных только для большинства его представителей, был суммирован ранее (Minet, Scoble, 1998; Кузнецов, Стекольников, 2001; Беляев, 2005) и выглядит следующим образом.

Хетозема имеется, наружные простые глазки обычно отсутствуют. Хоботок у основания без чешуек. Максиллярные щупики маленькие, обычно 1-, редко 2-сегментные. Передние ноги с эпифизом. Передние голени без шпор, средние голени с 1 парой шпор, задние – обычно с 2 парами шпор. Задние голени у самцов нередко утолщены и несут кисть андрокониальных чешуек, уложенную в желоб. Крылья

обычно широкие. На передних крыльях часто имеется 1 или 2 ареолы, формируемые жилками Sc , R и Rs_1 ; жилка Rs_4 на общем стебле с Rs_3 и Rs_2 , жилка M_2 обычно отходит ближе к M_1 , чем к M_3 , или посередине между ними; жилка CuP отсутствует. На задних крыльях жилка Sc уклоняется от Rs до или около конца дискальной ячейки. Переднекрыло-заднегрудного механизма фиксации крыльев в покое нет, о чем свидетельствует отсутствие области мелких шипиков в основании заднего края передних крыльев (*spinarea*). Метапостнотум обычно имеет увеличенное мембранозное медианное “окно” (*fenestra media*). В гениталиях самца наблюдается тенденция к переходу места прикрепления мышц m_7 с саккулусов на юксту; на анеллусе часто имеются парные (обычно латеральные) выросты – лабиды; эдеагус с развитым базальным выростом. У гусениц прядильный сосочек, как правило, короче прементума. Первичная хетотаксия брюшных сегментов гусениц обычно включает 4 латеральные (по: Hinton, 1946) щетинки; обилие вторичных щетинок встречается лишь в виде редкого исключения. У куколок максиллярные щупики не видны, кремастер обычно хорошо развит.

Такой диагноз представляет собой простое обобщение отличительных характеристик современных пядениц, которые присущи большинству их представителей, и не может быть принят в качестве списка анцестральных плезиоморфий и автапоморфий семейства (кроме нескольких вполне очевидных признаков, например, строения максиллярных щупиков или количества шпор на голених).

Предыдущая глава была посвящена выявлению анцестральных признаков передних сегментов брюшка и гениталий пядениц. Ниже проведен анализ вероятных апоморфий и плезиоморфий в этих отделах тела, а также в уникальной андрокониальной системе самцов семейства Geometridae. Кроме того, при анализе родственных связей подсемейств использованы также признаки строения головы, груди, крыльев и ног. При обсуждении филогенетического значения признаков нами используется текущая система Geometridae в составе подсемейств Archiearinae, Ennominae, Oenochrominae, Alsephelinae, Desmobaethrinae, Geometrinae, Sterrhinae и Larentiinae (Minet, Scoble, 1998), с некоторыми уточнениями. Так, Archiearinae мы ограничиваем голарктическими родами *Archiearis* Hbn. (включая *Boudinotiana* Leraut) и *Leucobrephephos* Grote. Oenochrominae, вслед за Скобле (Scoble, Edwards, 1990; Cook, Scoble, 1992; Minet, Scoble, 1998), рассматриваются в составе двух групп: Oenochrominae s. str., к которым относятся австралийские “толстотелые” формы, близкие к типовому роду подсемейства, и прочих его представителей (*sensu* Prout, 1910a), которыми, в частности,

являются изученные нами “тонкотелые” пяденицы из родов *Dichromodes* Gn., *Epidesmia* Duncan & Westw. и *Abraxaphantes* Warr. Эту вторую группу мы будем обозначать по тексту как *Oenochrominae g. m. (genera marginales)*. Объем *Desmobathrinae* принят по Беляеву (2005), в составе родов, предложенном Холловэем и Хаусманном (Holloway, 1996; Hausmann, 2001), но с добавлением таксонов, отнесенных Хаусманном к *Orthostixinae* (Hausmann, 2001). Остальные подсемейства приняты в составе родов по каталогу пядениц мировой фауны (Parsons *et al.*, 1999).

3.2. Сомогенетический анализ филогенетически значимых структур имаго *Geometridae*

3.2.1. Тиббиальный андрокониальный аппарат самцов

Тиббиальный андрокониальный аппарат самцов является второй после тимпанальных органов уникальной морфологической системой пядениц. Хотя андрокониальная природа тиббиальной кисти самцов пядениц экспериментальным путем пока не доказана, сомнений она не вызывает, учитывая сходство с аналогичными структурами других чешуекрылых (см. обзор: Hallberg, Poppy, 2003).

У пядениц тиббиальный андрокониальный аппарат самцов состоит из следующих компонентов: собственно пучок (кисть) андрокониальных волосовидных чешуек на основании задней голени; продольная складка на внутренней стороне голени, в которую эта кисть уложена в покое (рис. 19-25; имеется во всех подсемействах, кроме *Larentiinae*); выступ на заднем крае задней коксы и встречный ему антериолатеральный выступ 2-го стернита брюшка рядом с вентральным углом кавуса (*Sterrhinae*, *Larentiinae*) (Hashimoto, 1992, figs. 3, 5); пара направленных вперед крепких постериолатеральных, или маргиностеральных, выростов 2-го стернита (все подсемейства, кроме *Larentiinae*) (рис. 12; *lateral triangular protections*: Hashimoto, 1992, figs. 14, 15, 18, 19); пластинка с головчатыми, вероятно секреторными чешуйками в антериомедианной области 2-го стернита (*Sterrhinae*) (Hashimoto, 1992, fig. 2); выворачивающиеся мембранозные коремата той же локализации (*Larentiinae*); область крепких щетинок на 3-м стерните брюшка (*Archiearinae*, *Ennominae*, *Geometrinae*, *Desmobathrinae*).

Все эти структуры порознь описаны довольно давно, однако в единый комплекс их до сих пор никто не объединял. Предположения о функциональной связи щетинистых участков на 3-м стерните брюшка

и тиббиальной кисти у *Ennominae*, *Geometrinae* и *Desmobathrinae* высказывал Холловэй, который предположил, что щетинки на стерните служат для распространения запаха тиббиальной кисти (Holloway, 1994, 1996; Holloway *et al.*, 2001). Хасимото отметил участие заднекоксовых и брюшных переднестеральных выростов в направлении тиббиальной кисти к вентральной секреторной зоне на 2-ом стерните брюшка у *Sterrhinae* (Hashimoto, 1992). Заостренные же выросты, выступающие от 2-го брюшного стернита впереди кавуса (маргиностеральные выросты), ассоциировались с тимпанальным аппаратом без объяснения их функционального назначения (Minet, Surlykke, 2003), хотя еще Проут при описании этих выростов у пядениц предположил, что они способствуют разворачиванию тиббиальной кисти самцов (Prout, 1910a: 8).

Прижизненная функциональная связь всех перечисленных образований пока не исследована, но есть серьезные основания считать их целостным функциональным комплексом. Совпадение наличия тех или иных посттибиальных структур с наличием тиббиальной кисти уже неоднократно отмечалось различными авторами и имеет почти универсальный характер. Кроме того, нами установлено, что в подсемействах *Sterrhinae* и *Larentiinae* направленные друг к другу выступы коксы и 2-го стернита брюшка у вентрального края кавусов образуют зажим, направляющий тиббиальную кисть к секреторной области передней части 2-го стернита брюшка. Маргиностеральные выросты, очевидно, служат для укладки андрокониальной кисти в желоб на задней голени, а не для ее разворачивания, как предполагал Проут. Об этом можно судить по тому, что наличие выроста и желоба всегда коррелировано, а положение задних голени вдоль брюшка показывает близкое соседство этих структур; кроме того, у видов рода *Idaea* Tr., обладающих тиббиальной кистью, но не имеющих желоба в связи с крайней модификацией задних голени, эти выросты стернита оказываются рудиментарными. Области крепких щетинок на 3-м стерните брюшка у *Ennominae*, *Oenochrominae g. m.* и *Desmobathrinae*, по-видимому, могут служить для расчесывания волосков тиббиальной кисти при ее расправлении или укладке.

На тесную функциональную связь всех перечисленных структур косвенно указывает и то обстоятельство, что случаев постепенной или гетерохронной редукции частей тиббиального андрокониального комплекса практически не известно. Редкое исключение представляет лишь вид *Dithecodes erasa* Warr. (*Sterrhinae Rhodostrophini*), у которого на задних голени, имеющих нормальное строение, желоб утрачен, а кисть сохраняется. Маргиностеральные выросты при этом также со-

храняются, но направлены своими вершинами вперед и вверх, очевидно, в соответствии с измененной функцией “ухода” за кистью. Более обычным явлением оказывается отсутствие всех структур тибияльного аппарата, даже при наличии такового у морфологически близких видов. Так, у *Ectropis excellens* Butl. тибияльный андрокониальный аппарат вполне развит, а у едва отличимого по внешним признакам и очень сходного по строению гениталий вида *E. aigneri* Prt. он отсутствует нацело. Таким образом, несмотря на свою различную локализацию и различный состав (склериты, чешуйки, щетинки), все эти структуры реализуются в фенотипе как единое целое, то есть имеют ярко выраженные черты модульной организации, которая могла сформироваться только в результате длительной и тесной функциональной связи отдельных элементов системы.

Поляризация трансформационного ряда изменений андрокониального аппарата самцов пядениц затруднена уникальностью этого комплекса, не имеющего аналогов в других тимпанотных геометроидных семействах. Однако в семействе *Epicoreiidae*, вероятно, имеются морфологические предшественники маргиностернальных выростов пядениц – направленные вперед заостренные пластинки, отходящие от заднего края 2-го стернита и примыкающие вершиной к основанию мощной переднебрюшной андрокониальной кисти (рис. 7). Гомологами таких пластинок считаются сходные по функции и положению склериты у совков, называемые “рычагом” (*lever*) и несущие на вершине андрокониальную кисть. Андрокониальный аппарат именно такого типа приписывается исходному плану строения *Macrolepidoptera* (Minet, 1998a). Маргиностернальные выросты пядениц могут быть выведены из соответствующих пластинок *Epicoreiidae* как результат редукции плеуральной андрокониальной кисти и образования свободного участка на их переднем заостренном конце в связи приобретением новой функции обслуживания тибияльной андрокониальной кисти. Таким образом, наличие на задних голених самцов андрокониальной кисти, укладываемой в продольный желоб с помощью свободной вершины латеральных выростов 2-го стернита брюшка, следует приписывать базальному плану строения пядениц.

Первичный вид желоба на задней голени, по-видимому, сохраняется у *Oenochrominae g. m. (Dichromodes, Epidesmia*: рис. 21), голень которых удлинена, но не утолщена, а желоб проходит примерно по середине ее медиальной стороны. У *Ennominae* задние голени обычно утолщены, особенно в средней части (рис. 20), а у *Geometrinae* имеют, за редким исключением, дистальный вырост, в который заходит желоб (рис. 22, 23). У *Archiearinae* тибияльная кисть укладывается в заворот

дорсального края голени (рис. 19), а у *Sterrhinae*, напротив, в вентральный заворот (рис. 25).

Области крепких игольчатых щетинок на 3-м стерните брюшка у *Ennominae*, *Geometrinae* и *Desmobathrinae* подробно описаны Холлоуэем, и характер их расположения использован этим автором для установления филогенетических связей между подсемействами (Holloway, 1994, 1996, 1997; Holloway *et al.*, 2001). Нами впервые они были обнаружены у *Archiearinae (Archiearis parthenias*: рис. 12, и *A. notha* Hbn.), однако у них наблюдается постепенный переход от обычных к длинным щетинкам, причем все они остаются сравнительно тонкими и мягкими. По-видимому, самцы *Archiearis* сохраняют примитивное состояние щетинистых областей на 3-м стерните брюшка, а наличие игольчатых щетинок следует считать апоморфией трех других подсемейств. Холлоуэй в процитированных работах предлагает считать расположение игольчатых щетинок в виде крепкого поперечного гребня автапоморфией *Ennominae* (с чем трудно не согласиться), а наличие 2 латеральных областей таких щетинок – синапоморфией *Geometrinae* и *Desmobathrinae*. Обнаружение сходных парных полей щетинок у *Archiearinae* усложняет интерпретацию этого признака, что будет подробнее рассмотрено ниже в разделе, посвященном филогении соответствующих подсемейств. У *Sterrhinae* и *Larentiinae* щетинистые участки на 3-м стерните брюшка самцов не обнаружены. Их возможных предшественников за пределами пядениц также не известно. В связи с этим нет оснований приписывать наличие на 3-м стерните брюшка полей щетинок, связанных с обслуживанием тибияльной кисти, базальному плану строения пядениц, и их следует рассматривать как синапоморфию подсемейств *Archiearinae*, *Ennominae*, *Oenochrominae*, *Desmobathrinae* и *Geometrinae*.

В подсемействе *Sterrhinae* на задних голених самцов в большинстве случаев имеются 2 кисти: медиальная, соответствующая по положению таковой у предшествующей группы подсемейств, и дорсальная, расположенная на ребре голени рядом с ее базальным сочленением (рис. 25). Медиальная кисть укладывается в вентральный заворот голени (при его наличии) или остается свободной. В последнем случае имеет место сильное расширение дистальной части голени в результате “раскрытия” ее вентрального заворота. Маргиностернальные выросты у стеррин имеются и обычно изогнуты вершиной вниз и наружу, в соответствии с положением входа в заворот голени. Дорсальная кисть никогда не укладывается в желоб, а чаще всего находится латеро-вентрально в торако-абдоминальном пространстве, направляемая туда встречными выступами задних кокс и переднего края 2-го стер-

нита, как это хорошо проиллюстрировано Янсом (Janse, 1933–1935, fig. 54). В торако-абдоминальном пространстве кисть соприкасается с областью головчатых чешуек на передней части стернита, для которых предполагается продукция запаха (Holloway *et al.*, 2001).

У Larentiinae тиббиальная кисть имеется лишь в немногих родах, относящихся к трибе Trichopterygini (нам известна у *Emmesomia* Warren, *Epilobophora* Inoue, *Heterophleps* H.-S., *Lobogonia* Warren, *Lobophora* Curtis: рис. 24, *Lobophorodes* Hmps., *Naxidia* Hmps., *Nothocasis* Prt., *Phthonoloba* Warr., *Pseudeuchlora* Hmps., *Trichopterigia* Hmps. и *Trichopteryx* Hbn.). Эта кисть занимает обычное медиальное положение, сложена немногочисленными довольно грубыми упругими волосками и направлена, как и дорсальная кисть Sterrhinae, в торако-абдоминальное пространство посредством встречных выступов задних кокс и переднего края 2-го стернита. В торако-абдоминальном пространстве тиббиальная кисть контактирует с мембранозной выворачивающейся областью, расположенной медианно в передней части стернита, подобно области головчатых чешуек у Sterrhinae. Желоб на задних голених и маргиностернальные выросты у ларентиин отсутствуют.

Явное синапоморфное сходство между тиббиальным андрокониальным аппаратом у Larentiinae и Sterrhinae заключается в наличии встречных выступов задних кокс и переднего края 2-го стернита, а также расположенного антериомедиально на 2-ом стерните брюшка предположительно секреторного органа, к которому направляется тиббиальная кисть. При этом если Sterrhinae в основном сохраняют желоб на голени и маргиностернальные выросты, то Larentiinae обе эти структуры, по-видимому, утратили. Кроме того, различие между подсемействами заключается в положении тиббиальной кисти, направляемой в торако-абдоминальное пространство; у Larentiinae она имеет плезиоморфное медиальное положение, тогда как у Sterrhinae она отходит от дорсального края голени. Мы допускаем, что у стеррин это положение является результатом разделения тиббиальной кисти на две части, а морфологической основой для такого разделения послужило анцестральное расположение вершины маргиностернального выроста вблизи вентрального края кавуса, как это наблюдается у современных представителей рода *Archiearis*. При трении голени о маргиностернальный вырост часть волосков кисти могла захватываться в торако-абдоминальное пространство выступающим передним углом 2-го стернита, в результате чего произошло морфологическое разобщение тиббиальной кисти с сохранением обоих компонентов тиббиального андрокониального аппарата, нового и слабо измененного старого. Ут-

рата же тиббиального желоба и маргинотергитов произошла у ларентиин, по-видимому, еще при цельной тиббиальной кисти.

Таким образом, апоморфные особенности строения андрокониального аппарата самцов отчетливо маркируют основные филогенетические линии в семействе пядениц. Синапоморфией подсемейств Archiearinae, Ennominae, Oenochrominae *g. m.*, Desmobathrinae и Geometrinae является наличие на 3-м стерните брюшка самцов областей крепких щетинок. Синапоморфией Ennominae, Oenochrominae *g. m.*, Desmobathrinae и Geometrinae служит крепкий игольчатый вид таких щетинок, а апоморфией Ennominae – гребнеобразная форма и вентральное положение области их локализации. Синапоморфией Sterrhinae и Larentiinae является наличие тиббиальной кисти, направляемой к секреторному участку на 2-ом стерните брюшка посредством встречных выростов на задних коксах и на передних углах 2-го стернита. Раздвоение тиббиальной кисти на медиальную и дорсальную части служит апоморфией Sterrhinae, а утолщенность и упругость волосков тиббиальной кисти – возможной апоморфией Larentiinae.

3.2.2. Склериты основания брюшка и тимпанальные органы

Часть структур основания брюшка, входящих в тиббиальный андрокониальный аппарат, была рассмотрена выше. Латероventральные лопасти маргинотергитов у пядениц всегда рудиментарные, что можно принять в качестве автапоморфии семейства. Сравнительно длинные передние тергоплейральные склериты 2-го сегмента найдены только у Archiearinae, но при этом они, в отличие от других геометроидных семейств, узкие, что препятствует их трактовке в качестве плезиоморфии и может свидетельствовать о вторичном формировании. Все основные таксономически и филогенетически значимые признаки в этом отделе тела пядениц относятся к тимпанальным органам.

Гомология и происхождение тимпанальных органов пядениц были рассмотрены в предыдущей главе. Здесь будут рассмотрены возможное анцестральное состояние тимпанальных органов пядениц и вероятные пути эволюционной трансформации их кутикулярных частей. Однако предварительно следует сделать несколько замечаний по строению гомолога антериолатеральной аподемы 2-го стернита – ансы пядениц.

Анса представляет собой полый замкнутый вырост стенки кавуса. Внутренняя полость ансы (канал) обычно отчетливо видна вследствие пигментированности ее стенок (рис. 14-18). На дорсальной и вентральной стороне ансы часто имеет плоское и обычно слабо пиг-

ментированное расширение кутикулы своей стенки, которое имеет различную форму и протяженность в разных таксонах пядениц. Это расширение как самостоятельное образование в литературе практически не упоминается; обычно говорят только об общей форме ансы, не разделяя ее наружные очертания и форму имеющей внутренней канал осевой части, хотя различие этих структурных составляющих дает важные таксономические признаки. Мы предлагаем называть плоское краевое расширение крылом ансы (*ala ansae = lateral flange*: Holloway, 1996: 160; *lobes of ansa*: Beljaev, 2000: 241). Дорсальное крыло ансы имеется всегда, хотя иногда оно небольшое и слабо заметно на постоянных препаратах, будучи прикрыто телом ансы; поскольку во всех исследованных случаях к его краю прикреплен сколопарий, мы будем называть его сколопарным крылом ансы (*ala ansae scolopari*) (рис. 12, 14-18). Вентральное крыло ансы может иметь разную форму и размер, вплоть до широкой конической пластинки, пролегающей от вершины ансы до стенки кавуса (*Alsophila* Hbn., *Naxa* Wlk., *Orthostixis* Hbn. и др.: рис. 14, 16, 18), или полностью отсутствовать (например, у *Archiearinae*). У большинства пядениц анса в средней или базальной части расширена и образует некое подобие продолговатой или округлой, вогнутой с тимпанальной стороны “крыши” над средней частью тимпанума, к которой с дорсальной стороны прикреплен сколопарий. Специального названия эта структура не получила, кроме описательно обозначения “*Bügelverbreiterung*” (Kennel, Eggers, 1933). В силу важности формы и положения этого расширения для систематики пядениц мы предлагаем его назвать сколопарным расширением ансы (*dilatatio ansae scolopari*: рис. 17, 18). Вершина ансы обычно уплощена и наклонена по направлению к тимпануму и служит аподемой для мышечных волокон, идущих к кардолацинии и к метафурке груди. Это вершинное расширение ансы мы будем называть дистальной аподемой ансы (*apodeme ansae distalis*: рис. 12, 14-18). При изучении сухого материала может показаться, что вершина ансы слита с кавусом в непрерывную дугу, вследствие усыхания мышцы, прикрепленной к дистальной аподеме ансы. Это послужило основанием для ошибочного вывода об уникальном строении тимпанальных органов в роде *Callioratis* Felder (Staude, 2001).

Тимпанальные органы пядениц, несмотря на принятую нами гипотезу об их происхождении от тимпанальных органов ураниидного типа, резко отличаются от таковых у самок современных *Uranidae*, что затрудняет выяснение деталей их анцестрального для пядениц строения. Тем не менее, основные черты тимпанального аппарата предка пядениц вполне поддаются реконструкции.

Кавус, по-видимому, был сравнительно небольшим и округлым, близким по очертаниям и размерам к тимпанальной капсуле ураниид; большие и медиально сближенные кавусы, известные у *Archiearinae*, следует считать разросшимися вторично. Частные специализации кавуса, как правило, не характеризуют таксоны высокого ранга, и нами здесь не обсуждаются. Исключение составляют глубокая выемка на дорсальной стороне кавуса у *Oenochrominae s. str.* и особенности строения кавуса у *Alsophilinae* и некоторых *Desmobathrinae*, что будет рассмотрено при обсуждении состава и монофилии соответствующих подсемейств.

Анса (= передняя аподема 2-го стернита ураниид), вероятно, исходно была конической или пальцевидной, с более или менее широким основанием и без существенных расширений в средней и дистальной части. Подобная ровная, не дифференцированная на участки анса характерна для *Archiearinae*. От передней аподемы 2-го стернита ураниид ее отличают изогнутая форма и наличие узкого сколопарного крыла вдоль дорсолатерального края. Сколопарные крылья могут происходить от крыльев передней стеральной аподемы, сходных с имеющимися у *Lyssa zampa* Butl. Эти крылья сформированы продолжением стенки тимпанальной капсулы и служат для прочной связи тела капсулы, свободно прилегающего к стерниту, с его передней аподемой. Сколопарий ураниид прикреплен к тимпанальной капсуле таким образом, что при описанном выше преобразовании тимпанальных органов ураниидного типа в геометридные должен был переместиться на дорсальное крыло аподемы. Таким образом, есть основания допускать анцестральное наличие у предка пядениц крыльев с обеих сторон ансы.

Образование сколопарного расширения ансы и широкой дистальной аподемы следует, основываясь на критерии внегруппового сравнения, признать апоморфиями, развившимися в пределах семейства пядениц. Коническая анса с широким основанием, слабо намеченным или отсутствующим сколопарным расширением, длинным вентральным крылом, начинающимся от стенки кавуса, и небольшой дистальной аподемой обнаруживается во всех предположительно базальных группах разных подсемейств пядениц: *Oenochrominae s. str.*; многих родах *Desmobathrinae*; австралийских *Heliomystis* Meyr., *Hypobapta* Prt. и *Rhuma* Wlk. из *Geometrinae* *Pseudoterpnini* (Pitkin *et al.*, 2007); *Callioratis* (Staude, 2001) и *Cystidia* Hbn. из *Ennominae*; *Emmesomia* Warr., *Leptostegna* Chr. и *Naxidia* Hmps. из *Larentiinae* *Trichopterygini*. Таким образом, ансу анцестрального типа можно представить в виде изогнутого конического выроста без расширений, имеющего

небольшую пластинчатую дистальную аподему и длинные крылья по обеим сторонам, начинающиеся от стенки кавуса. Однако анса, полностью соответствующая такому описанию, у пядениц нами не найдена. У *Archiearinae* отсутствует вентральное крыло ансы. У *Ennominae*, *Alsophilinae*, *Desmobathrinae*, *Oenochrominae* и *Geometrinae* вершинная часть канала ансы резко сужена и образует сравнительно длинный участок с почти параллельными стенками, что можно признать синапоморфией перечисленных подсемейств; при этом в основании дистальной аподемы ансы часто имеется булавовидное расширение вершины канала.

Сколопарное расширение ансы обнаруживается во всех подсемействах пядениц, кроме *Archiearinae*. Оно может формироваться двумя главными путями: в результате срединного расширения и/или базального сужения крыльев ансы, в первую очередь, в вентральном направлении (*Ennominae*, *Geometrinae* и *Oenochrominae*, за единичными исключениями), либо в результате расширения канала ансы (*Larentiinae*, *Sterrhinae*). Ряд родов *Sterrhinae* (*Scopula* Schr., *Idaea* и некоторые другие) имеют широкое округлое сколопарное расширение ансы, сформированное только вентральным ее крылом (рис. 18). Наличие такого плотного крыла ансы мы считаем производным состоянием, поскольку по вентральному краю канала ансы при этом обычно имеются неравномерные выступы или ответвления (очень длинные, например, у *Rhometra* Meug.), что может свидетельствовать о вторичном слипании стенок сколопарного расширения ансы. Исходя из принятой нами гипотезы об анцестральном состоянии тимпанального органа пядениц, оба типа сколопарного расширения ансы – крыловой и канальный – следует считать апоморфиями, однако только канальный тип сколопарного расширения может служить синапоморфией подсемейств *Larentiinae* и *Sterrhinae*, тогда как крыловой тип, по-видимому, формировался в каждом из подсемейств независимо.

Дистальная аподема ансы у большинства *Larentiinae* и *Sterrhinae* сильно расширена, вследствие чего вершинная часть ансы напоминает по форме очертания молота (рис. 17, 18). Наличие “молотовидной” ансы было предложено считать синапоморфией этих подсемейств (Cook, Scoble, 1992), что не противоречит нашей гипотезе. При неширокой дистальной аподеме ансы волокна тимпанальной мышцы расходятся от нее веером, а при широкой – почти параллельно (Kennel, Eggers, 1933), что вполне может трактоваться как вторичная специализация.

С учетом возможной морфологической преемственности кардоляции от тимпанальной аподемы ураниид, анцестральная кардола-

ция могла представлять собой плоский или слабо изогнутый склерит на границе между тимпанумом и торако-абдоминальной мембраной. В этом случае, как полное отсутствие склерита, так и развитие большой складкообразной кардоляции следует считать производными состояниями. Наличие у *Oenochrominae*, *Geometrinae* и *Ennominae* кардоляции в виде округлой лопастевидной складки может рассматриваться в качестве синапоморфии этих подсемейств, хотя ее преемственность от менее развитой складчатой кардоляции архиеаринного типа не исключена. Тем не менее, пока нет оснований отказаться от трактовки уникальной кардоляции *Archiearinae* (см.: Cook, Scoble, 1992), имеющей форму глубокой и почти прямой складки, соединяющей дорсальный и передний углы наружного отверстия кавуса, в качестве автапоморфии этого подсемейства. Отсутствие складчатости кардоляции у *Larentiinae* и *Sterrhinae* может быть принято в качестве симплезиоморфии, а тенденция к редукции всего склерита – в качестве апоморфии локальных групп в этих подсемействах.

3.2.3. Гениталии самцов

Генитальный сегмент у пядениц образует непрерывное склеротизированное кольцо (аннулюс), в большинстве случаев отчетливо подразделенное латеральными перехватами на дорсальную область – тегумен, и вентральную область – винкулум. Наличие латеральных перехватов аннулуса обеспечивает подвижность тегумена относительно винкулума в сагиттальной плоскости, которая осуществляется посредством действия интерсегментальных мышц между 8-м и 9-м сегментами; эти мышцы у пядениц обычно прикреплены к заднему краю аннулуса дорсально в медианной области тегумена, латерально в области перехода тегумена в винкулум или вентрально к нижнему краю винкулума (см. Razowski, Woitusiak, 1981).

3.2.3.1. Тегминальный функционально-морфологический комплекс

Длина тегумена и глубина латеральных перехватов аннулуса у пяденицеобразных чешуекрылых коррелятивно связаны с длиной дистального выроста ункуса, который может подгибаться под тегумен только при условии соответствующей длины латеральных сторон последнего и способности тегумена отгибаться вверх для увеличения дистанции между унксом и эдеагусом. Другая распространенная корреляция строения тегумена и ункуса – сужение латеральных ветвей тегумена и тенденция к их дорсальному разобшению при большой

длине ункуса, либо, напротив, расширение тегумена и редукция латеральных перехватов аннулуса при уменьшении длины дистального выроста ункуса. Гнатос также входит в коррелятивную систему дорсальных генитальных придатков и обычно соответствует по длине дистальному выросту ункуса. Ранее дорсальный комплекс структур генитального сегмента самца, связанный с обеспечением функционирования ункуса и гнатоса, был назван тегминальным функционально-морфологическим комплексом (Пономаренко, 2005).

На основании анализа распространения общих признаков у пядениц, для которых предполагается базальное положение в своих подсемействах (Archiearinae: *Archiearis* (*Boudinotiana*), *Leucobrephos*; Oenochrominae: *Dichromodes*, *Parepisparis* B.-Baker, *Arhodia* Gn.; гнатосные Larentiinae: *Leptostegna*, *Emmesomia* Wagt., *Naxidia*, *Teinoloba* Yazaki, *Tyloptera* Chr., *Heterophleps*; Ennominae: *Mnesampela* Guest, *Plesanemma* McQuil., *Cystidia*; Geometrinae: *Heliomystis*, *Rhuma*; Sterrhinae из триб Cyllopodini и Rhodostrophini), можно выделить вероятный комплекс анцестральных черт строения тегминального функционально-морфологического комплекса для всего семейства. Сюда следует отнести длинный (но не гипертрофированный) пальцевидный или клювообразный дистальный вырост ункуса, небольшие мембранозные соции, а также характеристики тегумена, коррелятивно связанные с длиной дистального выроста ункуса: дорсальную цельность и умеренную продольную ширину, сопоставимую с шириной основания ункуса, наличие V-образного сагиттального ребра и сравнительно длинных и умеренно узких латеральных ветвей, которые обособлены от винкулума заметным, но неглубоким перехватом. Депрессоры ункуса (мышцы *m₁*) у предка пядениц, очевидно, были прикреплены к постериолатеральным сторонам основания ункуса симплезиоморфно с другими геометроидными семействами, как это имеет место у Larentiinae и Sterrhinae. Гнатос у предка пядениц, по-видимому, имел сравнительно узкие латеральные ветви, которые были медианно соединены неширокой шиповатой областью (наиболее распространенный тип в семействе). В основании он был сочленен, но не слит, с тегуменом и ункосом, а субанальная пластинка оставалась свободной, как это характерно для подсемейств Archiearinae, Desmobathrinae, Oenochrominae, Geometrinae и Ennominae и наблюдается также в сестринском семействе Uraniidae.

К производным признакам, характеризующим филогенетические связи подсемейств, можно отнести следующие особенности строения тегминального комплекса. У Larentiinae основание гнатоса обычно слито с тегуменом и латеральными углами ункуса, причем эта

слитность нарушается только у немногих родов ларентиин, имеющих вторичную гиперплазию ункуса и гнатоса (*Syzeuzis* Hmps., *Chrioloba* Prt., *Prygmatophora* Gumpb.). В подсемействе Sterrhinae наблюдается такое же состояние, утрачиваемое только у некоторых продвинутых видов из рода *Idaeva*, у которых гнатос направлен от основания назад (например, у *I. khankaensis* Beljaev, 2006a, fig. 4). Слитность основания гнатоса с тегуменом и ункосом мы принимаем в качестве синапоморфии Larentiinae и Sterrhinae. Субанальная пластинка у Larentiinae обычно хорошо выражена, длинная и при наличии гнатоса (хотя бы рудиментарного) передним концом соединена с его медианной частью. У Sterrhinae отчетливая субанальная пластинка развита редко, однако у Rhodostrophini (*Rhodostrophia vibicaria* Cl., *Dithecodes erasa*: рис. 92) она имеется и, как и у ларентиин, соединена с гнатосом. Связь субанальной пластинки с медианной частью гнатоса мы также считаем базальной синапоморфией этих двух подсемейств.

Для подсемейств Archiearinae, Desmobathrinae, Oenochrominae, Geometrinae и Ennominae, сохраняющих базально сочлененный гнатос, характерно глубокое вклинивание оснований ветвей гнатоса между ункосом и тегуменом, так что латеральные стороны основания ункуса широко опираются на основания гнатоса. Такое широкое сочленение ункуса с гнатосом является апоморфным относительно состояния, наблюдаемого у Larentiinae, Sterrhinae и других геометроидных семейств, когда гнатос неглубоко внедряется латерально между ункосом и задним краем тегумена и не служит посредником в сочленении ункуса с тегуменом (тегминальный тип сочленения ункуса: рис. 33).

У Archiearinae и большинства Ennominae (за исключением представителей Воармиини s. l. и родственных им триб, у которых наблюдается сильная модификация ункуса и вторичное широкое слияние его с тегуменом), ункос медиальнее сочленения с основаниями ветвей гнатоса обычно отделен от тегумена узкой мембранозной щелью, полностью свободной от склеротизаций, либо имеющей непарный медианный или пару сублатеральных участков слабой гранулярной склеротизации. У энномин такое сочленение ункуса с гнатосом и тегуменом особенно широко распространено в трибах Ennomini s. l. (по Беляеву, 2008), Nacophorini и Odontoperini, большинство представителей которых сохраняют строение тегминального комплекса, близкое к анцестральному. Если же между ункосом и тегуменом имеется медианное мембранозное "окно", то оно неширокое и латерально не достигает оснований гнатоса. Таким образом, у Archiearinae и Ennominae ункос имеет сочленовную связь как с основаниями гнатоса, так и с тегуменом (тегминально-гнатосный тип сочленения ункуса: рис. 43).

У Geometrinae со слабо модифицированным ункусом, включая, возможно, самых базальных (*Heliomystis*) и у большей части исследованных нами Oenochrominae s. str. (*Parepisparis*, *Arhodia* и *Oenochroma* Gn.) между тегуменом и ункусом имеется крупное “окно”, которое медианно пересекается продольной полосой гранулярной склеротизации таким образом, что по обеим сторонам от нее остаются широкие мембранозные области, достигающее до оснований гнатоса (рис. 67, 77). Эта полоса склеротизации слабо пигментирована у Geometrinae и более плотная у Oenochrominae s. str., что может быть связано с характерным для последнего подсемейства усилением системы ункус-гнатос. У *Gastrophora* Gn. и *Monoctenia* Gn. основание ункуса отделено от тегумена лишь узкой мембранозной щелью (как у Ennominae), но, как и у других исследованных Oenochrominae s. str., медианно соединено с тегуменом неширокой хорошо склеротизированной перемычкой. Это состояние сопровождается сужением оснований гнатоса и, по-видимому, развито вторично в результате сильного укрепления ункуса и гнатоса. По существу, у Geometrinae и Oenochrominae s. str., в связи с развитием широкого медианного “окна”, ункус сохраняет сочленовную связь только с основаниями гнатоса, в опоре на которые и происходит его наклон при сокращении m_1 , тогда как область между основаниями гнатоса играет роль гибкой связки, работающей на растяжение (гнатосный тип сочленения ункуса).

Такой же гнатосный тип сочленения ункуса имеется и у менее специализированных Desmobaethrinae, обладающих слабо модифицированными ункусом и гнатосом (*Eumegethes* Stgr., *Myinodes* Meyr.: рис. 52, 54). По-видимому, на базе этого типа сочленения развилась своеобразная модификация ункуса и гнатоса у более специализированных Desmobaethrinae. Типовые роды таксонов “Desmobaethridae” (*Ozola* Wlk. = *Desmobaethra* Meyr.) и “Orthostixidae” (*Orthostixis* Hbn.) имеют резко суженный у основания ункус, латерально опирающийся на вздутые основания гнатоса (рис. 60, 63) Такое строение системы ункус-гнатос уникально и служит надежной синапоморфией этих таксонов.

Мы считаем, что наличие гнатосного типа сочленения ункуса можно принять в качестве синапоморфии Desmobaethrinae, Oenochrominae и Geometrinae, а наличие в основании ункуса широкого медианного “окна” с продольной полосой склеротизации – в качестве синапоморфии подсемейств Oenochrominae s. str. и Geometrinae, поскольку такая структура не известна в других группах пядениц. Довольно широкое “окно” в основании гнатоса найдено нами также у тонкотелых Oenochrominae g. m. (*Epidesmia chilonaria* H.-S.: рис. 45, 46; *Abraxa-*

phantes perampla Swinhoe), однако оно не имеет медианной полосы склеротизации, как у Geometrinae и Oenochrominae s. str.

Характерной апоморфией в строении ункуса почти для всего подсемейства Geometrinae является гиперплазия соций. За пределами подсемейства она встречается очень редко и мозаично (отдельные роды Ennominae из триб Caberini и Ennomini s. l., в Sterrhinae – триба Scopulini, в Larentiinae – роды *Brabira* Moore и *Solitanea* Djak.: рис. 86, 87). Однако отсутствие соций у ряда наиболее базальных родов подсемейства (*Dysphania* Hbn.; австралийские *Rhuma*, *Protophyta* Trn., *Aelochroma* Prt., *Austroterpna* Gold., *Lophothorax* Trn.: см. Pitkin et al., 2007) препятствует принятию этого признака в качестве базальной апоморфии Geometrinae. Тем не менее, отсутствие соций уже само по себе является апоморфией, так как не соответствует принятому для пядениц исходному плану строения ункуса. С учетом того, что у очень архаичного австралийского рода *Heliomystis* имеются увеличенные соции (рис. 77), а “обычные” соции в подсемействе не известны, мы принимаем наличие гипертрофированных соций в качестве базальной апоморфии Geometrinae.

В отличие от Larentiinae и Sterrhinae, сохраняющих анцестральное латеральное прикрепление депрессоров ункуса (m_1) к его основанию почти напротив соций, у Archiearinae, Desmobaethrinae, Oenochrominae, Geometrinae и Ennominae наблюдается более дистальное и медиальное проникновение этих мышц в ункус. Для Archiearinae, Altophilinae и базальных Oenochrominae характерным является прикрепление m_1 широкой полосой вдоль вентрального края ункуса в сублатеральном положении, на участке между основанием соций и основанием дистального выроста ункуса, а частью волокон – субмедианно к вентральному краю дистального выроста ункуса. Подобное состояние найдено у *Archiearis parthenias* (Кузнецов, Стекольников, 1981б; Razowski, Woitusiak, 1981), *Leucobrephos middendorffii* Mén. (рис. 38), *Alsophila zabolne* Inoue (рис. 57), *Epidesmia chilonaria* (рис. 45) *Abraxaphantes perampla*, *Arhodia lasiocamparia* Gn.

Дальнейшее развитие данного типа прикрепления мышц m_1 прослеживается у Geometrinae, Ennominae, Desmobaethrinae и некоторых Oenochrominae. Так, у Geometrinae m_1 крепятся латерально к основанию дистального выроста ункуса (при его наличии) тонкими тяжами (рис. 77; см. также Стекольников, Кузнецов, 1981). У Ennominae (см.: Razowski, Woitusiak, 1981; Стекольников, Кузнецов, 1982) и продвинутых Oenochrominae (*Parepisparis multicolora* Lucas: рис. 66; *Oenochroma lissoscia* Trn., *Monoctenia* sp.) дистальные тяжи m_1 также тонкие, но они прикреплены медианно к вентральному краю дистального вы-

роста ункуса (иные варианты прикрепления m_1 у Ennominae наблюдаются при явно вторичных модификациях ункуса, сопровождающихся дегенерацией его дистально выроста). Среди исследованных Desmobaethrinae у *Eumegethes tenuis* Stgr. мышцы m_1 еще сохраняют латеральное прикрепление (рис. 54, 55), но уже у *Ozola sinuicosta* Prt. и *Orthostixis cribraria* Hbn. (рис. 60, 61, 63, 64) они крепятся на вентральном крае ункуса, очевидно, в связи с крайним сужением его основания. Судя по строению ункуса, в роде *Myinodes* следует ожидать плезиоморфное прикрепление m_1 широкими сублатеральными тяжами.

В целом, эволюционная трансформация мышц m_1 в семействе пядениц направлена в сторону сужения дистальных концов мышцы и их смещения к медианной части вентральной стенки дистального выроста ункуса, если не наблюдаются вторичные модификации строения ункуса, связанные с его ослаблением или редукцией выроста. Прикрепление депрессоров ункуса в области вентрального края его основания дистальнее соций (а не к латеральным стенкам напротив соций, как у Larentiinae и Sterrhinae) можно принять в качестве синапоморфии подсемейств Archiearinae, Desmobaethrinae, Oenochrominae, Geometrinae и Ennominae. Для Geometrinae характерно апоморфное прикрепление m_1 узкими тяжами к латеральным сторонам основания дистального выроста ункуса. В качестве апоморфии Ennominae можно принять медианное прикрепление m_1 к вентральному краю дистального выроста ункуса. Сходное крепление этой мышцы у некоторых Oenochrominae и Desmobaethrinae является гомоплазией, развившейся внутри подсемейств.

Ранее вторичный характер проникновения мышц m_1 в дистальную часть ункуса у пядениц был обоснован на примере Ennominae (Стекольников, Кузнецов, 1982; Кузнецов, Стекольников, 1987б). Кроме того, основываясь на общепринятом в те годы мнении о базальном положении Archiearinae в семействе пядениц, место прикрепления мышцы m_1 дистальнее основания ункуса у *Archiearis parthenias* было принято в качестве исходного для семейства Geometridae (Кузнецов, Стекольников, 1981б).

3.2.3.2. Вальварный функционально-морфологический комплекс

В этот комплекс у пядениц входят почти все вентральные части гениталий (кроме эдегуса и саккуса), а также передние части тегумента, служащие местом прикрепления дорсальных мышц вальв (Пономаренко, 2005). Анцестральный для пядениц набор признаков вальв, обоснованный в предыдущей главе, выглядит следующим образом.

Вальвы простые, с длинной мембранозной субкостальной складкой анеллифера, проникающей в вальву до 1/2–2/3 ее длины. Пресаккулус отсутствует. Интравальварная мышца (m_7) идет косо от вентральной части наружной стенки основания саккулуса к дорсопроксимальному краю вальвулы, образованному дорсально разросшимся передним краем квиллера. Костула в виде более или менее длинного, коническое, умеренно широкого склерита, возможно, со слегка нивагинированной вершиной, служащей аподемой мышцы m_2 . Мышца m_4 прикрепляется латеральнее m_2 к вентробазальной части костулы. На аннулусе мышца m_2 отходит дорсолатерально от переднего края тегумента, а m_4 – от паратергальной пластинки, входящей в состав винкулума.

Субкостальная складка анеллифера отчетливо видна у видов Larentiinae, обладающих простыми, немодифицированными вальвами (*Tyloptera*, *Heterophleps*, *Epirrita* Hbn., *Ecliptopera* Warr. и многие другие Cidariini, а также *Solitanea*, *Laciniodes* Warr. и др.). У некоторых ларентиин она может вторично редуцироваться в связи с модификациями внутренней стенки вальвы, чаще всего – в связи с развитием пресаккулуса. При этом обычно формируется прямой дорсовентральный склеротизированный мост поперек медиальной стенки вальвы, что особенно характерно для представителей трибы Rheumapterini. Субкостальная складка анеллифера также отчетливо выражена в роде *Archiearis* (Archiearinae) и у большинства Desmobaethrinae, Oenochrominae и Ennominae. В другом роде архиеарин, *Leucobrephos*, строение медиальной стенки вальвы видоизменено в связи с общим ослаблением ее склеротизации в дистальной половине. У большинства Sterrhinae вальвы глубоко модифицированы, что затрудняет реконструкцию их базального плана строения. Тем не менее, длинная узкая субкостальная складка анеллифера нами найдена у *Idaea aversata* L. Мембранозная медиальная стенка вальвы у Rhodostrophini (*Rhodostrophia* Hbn., *Dithecodes* Warr., *Organopoda* Hmps.) морфологически соответствует сильному расширению этой складки. Судя по этим примерам, базальный план строения вальвы стеррин был близок таковому у ларентиин.

В роде *Archiearis*, кроме субкостальной складки анеллифера, имеется еще широкая треугольная выемка между базисаккулусом и квиллером (последний в основном представлен собственно класпером), которую косо пересекает мышца m_7 . Сходный тип строения базальной части вальвы – с выраженными субкостальной и саккулярной выемками медиального края – имеется у Desmobaethrinae, Oenochrominae и во многих группах Ennominae (например, в роде *Cystidia*: Стекольников, Кузнецов, 1982, а также у *Odontopera bidentata* Cl. и *Eilicri-*

nia wehrlii Djak.: рис. 40, 43) и может быть принят в качестве синапоморфии перечисленных подсемейств и Archiearinae. В результате развития двух выемок, медиальный край вальвулы образует лопасть, которая у Desmobaethrinae и Oenochrominae обычно сильно вытянута в медиальном направлении вплоть до образования свободного выроста и может рассматриваться в качестве синапоморфии двух подсемейств. У энномин преобразования проксимального края вальвулы, ведущие к утрате таких выемок, связаны главным образом с переходом базального конца m_7 на юксту или винкулум, что происходит в подсемействе неоднократно и здесь рассматриваться не будет.

В подсемействе Geometrinae, очевидно, произошли редукция субкостальной складки анеллифера за счет прямого срастания вальвулы с костью (следы этой складки еще различимы у наиболее базальных геометрин: *Dysphania*, *Rhuma*, *Protophyta*, *Heliomystis*) и одностороннее развитие саккулярной выемки, которая почти достигает вентрального края вальвы. Характерным для геометрин является базальное прикрепление m_7 к медиальной стенке дорсальной части саккулула и дистальное прикрепление в области вершины саккулярной выемки медиальной стенки вальвы, в результате чего эта мышца пролегает почти параллельно вентральному краю вальвы (за исключением многих случаев вторичной модификации). По-видимому, вторичное слияние вальвулы с костью и развитие глубокой саккулярной выемки являются базальными автапоморфиями подсемейства Geometrinae.

Преобразования костулы у пядениц разнообразны, но в большинстве своем характеризуют группы рангом ниже подсемейств. Более устойчивыми и характерными являются места прикрепления мышц m_2 и m_4 . У Larentiinae и Sterrhinae мышцы m_4 почти во всех исследованных случаях плезиоморфно крепятся в области винкулума, то есть вентральнее наиболее узкой части аннулуса (см. также Кузнецов, Стекольников, 2001). Редкие исключения среди ларентиин наблюдаются у *Solitanea defricata* Pglr. (рис. 87), а среди стеррин – у *Dithecodes erasa* (рис. 92) и *Rhodostrophia vibicaria* (Rhodostrophini), у которых паратергальная пластинка обособлена перехватами аннулуса с двух сторон и выглядит самостоятельным элементом, расположенным между тегуменом и винкулумом. У Archiearinae m_4 отходят от паратергальных пластинок, которые, хотя и являются дорсальным продолжением винкулума, широко соединены с вентральными углами тегумена вдоль из заднего края и (вместе с основаниями мышц m_4) фактически входят в тегминальную область, поскольку наиболее узкая часть аннулуса находится вентральнее. По-видимому, именно такое положение паратергальных пластинок и связанных с ними мышц m_4 было унаследовано

Desmobaethrinae, Oenochrominae, Geometrinae и Ennominae, но в каждом из подсемейств оказалось по-своему модифицированным.

У Desmobaethrinae мышцы m_4 во всех исследованных случаях крепятся в тегминальной области, но узкий перехват между тегуменом и винкулумом вентральнее паратергальной пластинки, которая полностью интегрируется с тегуменом, развивается уже внутри подсемейства (*Ozola*, *Derambila* Wlk., *Orthostixis*, *Noreia* Wlk., *Gypsochroa* Hbn., *Naxa* и др.). У Geometrinae паратергальные пластинки интегрированы в состав тегумена, и m_4 отходят от последнего; исключением являются лишь немногие роды из продвинутой трибы Hemitheini sensu Beljaev, 2007, у которых паратергальные пластинки вновь обособлены в результате сильного сужения латеральных ветвей тегумена, а связанные с ней мышцы m_4 выглядят отходящими от винкулума (*Hemithea* Dup., *Chlorissa* Steph.: Стекольников, Кузнецов, 1981). У Oenochrominae s. str. обособление тегумена происходит тоже вентральнее паратергальных пластинок, тогда как у *Epidesmia chilonaria* (Oenochrominae s. l.) паратергальные пластинки вместе с основаниями m_4 входят в состав винкулума, а в роде *Dichromodes* из того же подсемейства паратергальные пластинки занимают положение, сходное с таковым у Archiearinae. Следовательно, дифференциация аннулуса у Oenochrominae происходила на основе его архиеаринного типа строения, который позволяет развиваться латеральному перехвату аннулуса как вентральнее, так и дорсальнее паратергальных пластинок. В подсемействе Ennominae тоже имеются как дорсальные, так и вентральные относительно паратергальных пластинок перехваты аннулуса, но наблюдается еще и развитие вторичного широкого аннулуса без латеральных перехватов. Очевидно, все перечисленные преобразования происходили на основе аннулуса архиеаринного типа, который широко представлен в морфологически более архаичных группах, например, в трибе Ennomini s. l. Таким образом, субтегминальное положение паратергальных пластинок можно принять в качестве базальной синапоморфии Archiearinae, Desmobaethrinae, Oenochrominae, Geometrinae и Ennominae, а образование в этих подсемействах глубокой перетяжки между тегуменом и винкулумом дорсальнее или вентральнее паратергальных пластинок – апоморфиями более низкого таксономического уровня, характеризующими группы ниже ранга подсемейства.

Изменения положения мышц m_2 на тегумене у пядениц также характеризуют таксономические группы ниже уровня подсемейства и здесь не анализируются. Следует отметить только, что петлеобразное утолщение в передней части тегумена, отходящее от его дорсального ребра по направлению к месту сочленения с винкулумом, наличие

которого рассматривают в качестве одного из главных диагностических признаков трибы Desmobathrini (Holloway, 1996), служит базальной аподемой широкой мышцы m_2 , как это выявлено нами у *Ozola sinuicosta* (рис. 63, 64).

В базальных группах Larentiinae сохраняется плезиоморфное строение костулы, которая обычно более или менее прямая, лентовидная или слабо расширенная (если достаточно длинная и не преобразована в транстиллу), с апикальным или субапикальным положением базального отростка, служащего аподемой мышц m_2 (рис. 79, 80, 83). У большинства Sterrhinae костулы сильно модифицированы. У *Scopula* они имеют вид тонких палочковидных структур, к которым прикреплена только одна мышца (по-видимому, m_4 : Razowski, Woitusiak, 1981). В трибах Timandriini, Cosymbiini и Rhodometriini костула рудиментарная, а у Sterrhini и Rhodostrophini она преобразована в широкую транстиллу. Тем не менее, места прикрепления мышц к транстилле у *Idaea aureolaria* Den. & Schiff. соответствуют их плезиоморфному положению (см. Razowski, Woitusiak, 1981). В трибе Rhodostrophini у *Rhodostrophia vibicaria* и *Dithecodes erasa* нами обнаружен апоморфный перекрест мышц m_2 и m_4 , сформированный в результате медиального удлинения m_4 и латерального перемещение места прикрепления m_2 вдоль расширенного вентрального края транстиллы. Производный характер этого перекреста у второго вида подчеркивается строением транстиллы, на которой медианно формируется вторичная поперечная складка, разделяющая дистальные концы широких и очень длинных мышц m_4 (рис. 93). У *Rh. vibicaria* мышцы m_4 значительно короче, лишь слегка выступают за медиальный край m_2 , и транстилла не имеет медианной складки. В силу отсутствия данных о таком перекресте в других группах подсемейства, мы принимаем, что у Sterrhinae костула анцестрално имела плезиоморфный план строения, близкий к Larentiinae.

Для *Leucobrephos* из Archiearinae и для большинства Desmobathrinae, Oenochrominae, Ennominae и Geometrinae характерна широкая гемитранстилла более или менее обратнотреугольной формы, к дорсальной лопасти которой прикреплена мышца m_4 , а к вентральной лопасти – мышца m_2 . При этом формируется характерный перекрест мышц m_2 и m_4 (рис. 38, 46, 66, 70), производный характер которого для энномин был принят Стекольниковым и Кузнецовым (1982). Однако, в отличие от Rhodostrophini, вентральная лопасть гемитранстиллы является здесь прямым продолжением склеротизированного вентрального ребра медиальной стороны косты и гомологична базальному отростку, а дорсальная лопасть представляет собой медиальное расши-

рение дорсального края костулы вдоль вентральной мембраны тегмиальной области. Это строение гемитранстиллы может быть принято в качестве базальной синапоморфии перечисленных подсемейств. Отсутствие же дорсальной лопасти гемитранстиллы в роде *Archiearis*, вероятно, следует признать вторичным явлением, связанным с сужением и вытягиванием вальвы. Во всяком случае, у энномин вторичная стержневидная форма костулы с дистальным прикреплением к ней мышцы m_2 отчетливо коррелирует с узкой формой вальвы (например, у *Synegia* Gn. и *Lycia* Hbn.).

Вальвы у пядениц вдоль наружной своей стенки сочленены с медиальной стенкой винкулума. Дорсально основание косты и прилегающая часть винкулума часто образуют специальное сочленение суставного типа, имеющееся во многих подсемействах. Хотя распределение форм этого сочленения остается слабо изученным, очевидно, что подсемейства они не характеризуют. Вентральный край вальвы обычно не образует специальных сочленовных структур с винкулумом, но, в случае развития на наружной стенке вальвы больших коремат, между саккулусами может формироваться сагиттальный склеротизированный мост, соединяющий основание юксты с винкулумом. Такой мост имеется, например, в родах *Epione* Dup., *Scardamia* Gn. и *Corymica* Wlk. из Ennominae. С наличием коремат связывают и развитие направленного назад выроста винкулума у Geometrinae, который, в составе признака, сформулированного как “наличие крестообразного винкулума”, предлагают считать синапоморфией Dysphaniini с остальными геометринами (Holloway, 1996, стр. 185). Не возражая против трактовки этого признака в качестве базальной апоморфии для Geometrinae, следует отметить, что рассматриваемый вырост является продолжением склеротизации вентральной стенки винкулума и выглядит связанным с основанием саккулусов только на раскрытом препарате гениталий, прижатом стеклом. В действительности же он лежит свободно между вентральными краями вальв и никак не связан с корематами.

3.2.3.3. Анеллярный субкомплекс вальварного функционально-морфологического комплекса

К вальварному комплексу гениталий самцов у пядениц относятся и морфологические структуры анеллуса – лабиды, вальвеллы и юкста, поскольку они приводятся в движение, непосредственно или опосредованно, вальварной мускулатурой. С другой стороны, перифаллическое положение этих образований и участие в копуляции в качестве вспомогательных структур при введении эдегуса в половые пути

самки позволяет выделить их в особый анеллярный функционально-морфологический субкомплекс. У Gelechiidae, на примере которых были выделены функционально-морфологические комплексы структур гениталий самцов (Пономаренко, 2005), анеллярный субкомплекс не рассматривается в качестве самостоятельного элемента, поскольку в этом семействе он морфологически и функционально интегрирован с фаллическим комплексом.

Анцестральные особенности анеллярного субкомплекса гениталий самцов пядениц могут быть охарактеризованы следующим образом: анеллус мембранозный; лабиды представлены парой морфологически самостоятельных более или менее лопастевидных сублатеральных выростов анеллуса, обособленных от субкостальной складки вальвулы, гибко связанных с костулой и имеющих узкий вентральный отросток, сочлененный с юкстой; вальвеллы в виде рудиментарных щетинистых пластинок (крист), широко связанных с медианной пластинкой юксты и с саккулусами вальв; мышцы m_3 парные, тянутся от заднего края дорсальной стенки вентральной части винкулула к средней или дорсальной части юксты.

Предполагаемый сегогенез лабид по подсемействам пядениц был кратко описан ранее (Beljaev, 2006b), а здесь будет рассмотрен подробнее. Состояние лабид, близкое к анцестральному для семейства в целом, по-видимому, имеется у многих ларентиин, у которых сохраняется тесная связь выроста лабиды с основанием костулы, а связь лабиды с юкстой обычно осуществляется посредством отчетливого вентрального отростка, подвижно сочлененного с краем юксты. В качестве примеров можно назвать представителей родов *Palaeomystis* Wagn., *Emmesomia* (рис. 81), *Heterophleps*, *Naxidia*, *Triphosa* Steph., *Ecliptopera* Wagn., *Scotopteryx* Hbn., *Solitanea* (рис. 86), *Laciniodes* Wagn. и др., обладающих в целом умеренно модифицированным скелетом гениталий самцов. Тем не менее, признать строение лабид ларентиин анцестральным для семейства не позволяют наличие прослеживающейся по всему подсемейству тенденции к дорсомедиальному (и притом отдельно от костулы) расширению дорсального края основания лабид над эдеагусом, а также в целом дорсокаудальная ориентация продольной оси свободных выростов лабид выше эдеагуса. В отдельных случаях лабиды даже сливаются дорсальнее анеллуса, что является уникальной чертой ларентиин. Вероятно, морфологической основой данной тенденции служит существование у базальных родов ларентиин (*Leptostegna*, *Naxidia*, *Heterophleps*, *Trichopteryx*, *Solitanea*, *Triphosa*, *Scotopteryx* и др.) мембранозной складки между вентральным краем костулы и дорсальным краем лабиды, которая позволяет лаби-

дам трансформироваться в дорсальном направлении отдельно от костулы. Наличие такой складки, отделяющей лабиду от костулы, мы принимаем в качестве базальной апоморфии подсемейства Larentiinae. Ранее эта апоморфия была сформулирована нами как наличие у лабид тренда к медиальному смещению дорсальнее эдеагуса (Beljaev, 2006b). По-видимому, основная функция лабид в подсемействе заключается в расширении входа в вагинальный синус, который у ларентиин почти всегда мембранозный; дорсальное положение выростов лабид предполагает их взаимодействие при копуляции с генитальной областью брюшка самок позади (дорсальнее) остиума.

Кроме ларентиин, хорошо развитые лабиды имеются и у многих энномин, однако для последних характерны вентральная слитность лабид с юкстой, а также артикуляционная связь с костулой либо полное обособление от нее. Выросты лабид обычно пальцевидной или рогообразной формы, своим основанием удалены от дособазального угла вальв и расположены латерально или вентролатерально относительно эдеагуса. Исключение составляют несколько родов, сближаемых с трибами Vartini и Caberini, у которых лабиды расположены сравнительно дорсально и непосредственно связаны с основанием костулы (*Aspilobapta* Djak., *Theria* Hbn., восточноазиатские виды рода *Eilicrinia* Hbn.: рис. 40). Вероятно, положение лабид в этой группе энномин является вторичным, поскольку они ориентированы почти фронтально, а не вдоль сагиттальной плоскости, как в плезиоморфном состоянии. Таким образом, мы принимаем дорсальную сочленовную связь лабид с костулой и их вентральную слитность с дорсолатеральными сторонами юксты в качестве базальной автапоморфии Ennomiinae. Вентральная слитность лабид с юкстой служит основанием для распространенной ошибочной их трактовки как выростов юксты.

В подсемействе Archiearinae наличие лабид дискуссионно. Только у *Archiearis parthenias* латерально на анеллусе нами найдена пара небольших округлых пластинок, которые связаны с вентральным краем костулы, но не имеют связи с юкстой. Возможно, эти пластинки являются рудиментами лабид, однако их положение нехарактерно для последних, что допускает возможность вторичного происхождения данных склеротизаций анеллуса. Кроме того, ни у менее специализированного *Archiearis notha*, ни у *Leucobrephephos* никаких следов лабид не обнаружено.

У Geometrinae лабиды в виде выростов развиты редко и, по-видимому, во всех случаях возникают как инставация, поскольку известны только в сравнительно продвинутых родах (например, в *Talassoides* Gn.: Inoue, 2005, 2006). Обычно же они представлены в виде

рудиментарных пластинок и/или щетинистых участков, занимающих анцестральное для пядениц положение (см., например, *Heliomystis electrica* Меуг.: рис. 77). У *Oenochrominae s. str.* лабиды не обнаружены, хотя латеральные склеротизации анеллуса, связанные с костулами и юкстой и характерные для многих родов этой группы, могут быть интерпретированы в качестве их рудиментов. Не исключено, что рудиментами лабид являются и широкие округлые пластинки, лежащие латеродорсально на анеллусе и примыкающие к вентральному краю гемитранстилл у *Gastrophora henricaria* Gn. У *Oenochrominae g. m.* (*Epidesmia chilonaria*, *Dichromodes ainaria* Gn.) лабиды, возможно, интегрированы с юкстой, сформировав ее длинные дорсолатеральные выросты, резко отличающиеся от пластинки юксты иным качеством склеротизации (рис. 45, 48, 50). Возможный путь интеграции лабид в состав юксты указывает строение анеллуса у *Eumegethes tenuis*, лабиды которого, дорсолатерально сохраняя характерную, хотя и слабую кутикулярную связь с основанием костулы, располагаются субвентрально непосредственно дорсальнее юксты; с последней они сочленены, но не слиты в общую пластинку (рис. 54).

У типового для *Desmobathrinae* рода *Ozola* Wlk. с медиальной стороны вальв базально имеется широкая склеротизированная лента, тянущаяся от основания косты к большому выросту, расположенному у основания саккулуса. Дорсально эта полоса имеет склеротизированные лопастевидные выступы, сходные с лабидами (рис. 63). По-видимому, эти выросты являются, как и у части *Geometrinae*, вторичными, поскольку склеротизация, на которой они находятся, связана не с юкстой, а с саккулусом вальвы. У других родов десмобатрин лабиды не известны.

В целом, для подсемейств *Oenochrominae*, *Desmobathrinae* и *Geometrinae* характерна рудиментация или полная редукция лабид. Утрата лабид может быть объяснена и их ассимиляцией в составе юксты или/и анеллуса на ранних стадиях эволюции подсемейств либо еще у общего предка, на что указывает наличие вполне сходных с лабидами вентролатеральных выростов анеллуса у *Eumegethes tenuis* и латеральных пластинок склеротизированного анеллуса, связывающих костулу с юкстой, у *Oenochrominae s. str.* Однако мы воздержимся от принятия гипотезы о синапоморфии перечисленных подсемейств по этому признаку до широкого изучения морфологии гениталий в подсемействе *Oenochrominae*.

В подсемействе *Alsophilinae* у восточноазиатских видов рода *Alsophila* (*A. japonensis* Warr., *A. vladimiri* Viid., *A. bulawskii* Beljaev и др.) имеются обособленные округлые лабидоподобные склериты меж-

ду дорсобазальным углом вальвы и дорсальным краем юксты, а в родах *Inurois* Butl. и *Phthorarcha* Меуг. латерально от юксты по направлению к дорсобазальным углам вальв отходят склеротизированные отростки, вздутые на вершине и тоже напоминающие лабиды. По-видимому, эти образования развились вторично в результате дифференциации цельной юксты, возможно, в качестве инставрации ранее ассимилированных лабид. Об этом говорит их отсутствие у морфологически наиболее архаичных представителей подсемейства (американской *Alsophila pometaria* Harris и восточноазиатской *A. zabolne*), юкста которых очень широкая и латерально перекрывает собой область расположения лабидообразных склеритов.

Подсемейство *Sterrhinae* в целом характеризуется сильно модифицированными гениталиями самцов, что затрудняет гомологизацию перифаллических структур (см. Sihvonen, Kaila, 2004). Лабиды у стеррин не идентифицированы, хотя у представителей родственных триб *Cosymbiini* и *Timandriini* (*Timandra* Dup., *Cyclophora* Hbn., *Perixera* Меуг.: см. Holloway, 1997) имеются небольшие щетинистые вздутия у дорсобазального угла вальвы, которые по своему положению сходны с лабидами, но не имеют связи с юкстой. Не исключено, что эти вздутия являются синапоморфными новообразованиями двух упомянутых триб.

Согласно принятой выше гипотезе о сегогенезе вальвелл, гомологами их у пядениц являются кристы. Хотя эти структуры непостоянны, анализ их положения, как и в случае лабид, важен для прояснения родственных связей подсемейств пядениц. У ларентиин вероятное анцестральное строение юксты близко к таковому у *Thyatiridae*. В различных группах подсемейства имеется трехлопастная юкста, латеральные пластинки которой часто покрыты щетинками (*Triphosa*, *Rheumaptera* Hbn., *Eustroma* Hbn., *Ecliptopera* Warr., *Laciniodes* Warr., *Lithostege mesoleucata* Pglr., *Paleomystis* Warr., *Heterophleps*, *Naxidia*, *Emmesomia bilinearia* Leech: рис. 81, и др.). Вентральные отростки лабид у ларентиин подходят к юксте, как и у *Thyatiridae*, в области выемки между медианной и латеральными долями юксты. Особенно сходна с таковой у *Thyatiridae* юкста у рода *Solitanea*, который по ряду признаков может быть отнесен к группе базальных родов в подсемействе. У *Solitanea defricata* кристы отделены от юксты глубокими выемками, и вентральные выросты лабид достигают дна этих выемок; сами же кристы представляют собой овальные щетинистые пластинки, очень сходные с вальвеллами пухоспинок (рис. 86). Однако, в отличие от последних, кристы здесь широко соединены с саккулусами. Хотя большая глубина выемок между юкстой и кристами у *Solitanea*, веро-

ятно, развита вторично в связи с большой толщиной эдеагуса, структура юксты в этом роде не оставляет сомнений при гомологизации ее частей с таковыми у Thyatiridae. Пример состояния, близкого к предполагаемому анцестральному, можно найти также у *E. bilinearia*, кристы которого слиты с медианной пластинкой юксты и широко связаны с саккулусами вальв (рис. 81). Таким образом, латеральные доли юксты ларентиин по критериям гомологии отвечают вальвеллам Thyatiridae, уплощенным и вторично широко слитым с медианной пластинки юксты и саккулусами.

У Ennominae кристы имеются во многих родах и чаще всего представляют собой более или менее обширные группы длинных щетинок, расположенных в складке между латеральными краями юксты и саккулусами. Исходя из принятого выше в качестве анцестрального для пядениц типа связи юксты и саккулусов, за примитивное для энномин состояние следует принять широкую склеротизированную связь латеральных сторон юксты с саккулусами вальв. Действительно, такая связь наблюдается у вероятных архаичных энномин (австралийские *Mnesampela* и *Plesanemma*, восточноазиатские *Cystidia*, *Obeidia* Wlk. и *Metacrocallis* Beljaev, центральноазиатский *Scodiomima* Stgr. и др.), у которых кристы расположены на дорсальной склеротизированной стенке юксто-саккулярной складки, широко слитой с основаниями саккулусов. При мембранизации этой складки кристы могут занимать промежуточное положение (как у большинства *Voarmini*), либо оказываться в более тесной связи с саккулусами (характерно, например, для *Saberini*) или с юкстой (*Bartini*, *Camraeini*), предоставляя важные признаки для прояснения филогенетических связей триб и родов.

Для Geometrinae кристы не характерны и обычно проявляются в связи с вторичной дифференциацией медиальной стенки вальвы (*Ornithospila* Wag. и др.); в роде *Thalassodes* Gn. кристы вместе с инставрированными лабидами образуют лопастевидные выросты вокруг анеллуса. Среди базальных геометрин, относящихся к трибе *Pseudoterpnini sensu Pitkin et al., 2007*, развитие кристы имеются только у *Heliomystis electrica* и расположены, как и у базальных Ennominae, на дорсальной стороне складки между юкстой и саккулусами, фактически на дорсобазальном углу саккулуса (рис. 77).

У Archiearinae отчетливо выраженных щетинистых крист нет, однако у *Archiearis puella* Esp. имеется небольшая группа щетинок в характерном для крист положении на участке гранулярной склеротизации, связывающей саккулусы с юкстой. Эта группа щетинок свидетельствует в пользу базального сходства строения юксто-саккулярной области Archiearinae с таковым у Ennominae и Geometrinae; у двух по-

следних юкста представлена только собственно медианной пластинкой, а кристы анцестрально ассоциированы с саккулусами вальв.

В подсемействе Oenochrominae кристы встречаются редко и спорадично. У *Dichromodes* sp. они представлены полосой редких щетинок на пластинке, пролегающей вдоль дорсального края саккулуса (рис. 48, 50). У *Dichromodes ainaria* Gn. щетинки крист собраны в компактную группу, находящуюся в положении, идентичном положению выроста саккулуса у *Ozola* (Desmobathrinae), где этот вырост тоже расположен на пластинке, отличающейся от саккулуса характером склеротизации (рис. 63). Это позволяет предположить гомологичность выростов саккулуса *Ozola* кристам *Dichromodes* и их появление в качестве инставрации ранее утраченных вальвелл. Сходная узкая пластинка вдоль дорсального края саккулуса имеется и у лишенной крист десмобатрины *Eumegethes tenuis* (рис. 54). У *Oenochroma lissoscia* кристы представляют собой широкие латеральные пучки густых и длинных щетинок, расположенных на широкой пластинке, выступающей от саккулуса в дорсодистальном направлении (рис. 69). Общим для всех случаев проявления крист у Oenochrominae и Desmobathrinae является их интеграция с саккулусами.

У большинства Alsophilinae с их сильно модифицированными вальвами кристы не обнаруживаются даже в виде следов. Только у *Alsophila pometaria*, вероятно, самого базального вида в подсемействе, вдоль дорсального края саккулусов имеется дорожка щетинок, напоминающая таковую у *Dichromodes* sp.

У Sterrhinae крист нет, а вальвеллоподобные структуры в основании юксты в трибе *Scopulini* обычно трактуются как латеральные лопасти или выросты либо юксты, либо анеллуса. Мышцы m_3 подходят к юксте дорсальнее этих выростов (см. Razowski, Woitusiak, 1981), что характерно для юксты и вальвелл у Thyatirinae. Однако признать первичный характер этих образований у *Scopulini* не позволяет их общий облик жестких склеротизированных выростов, плавно слитых с юкстой и винкулумом и лишенных щетинок. Скорее всего, они возникают вторично, хотя и могут быть инставрацией вальвелл. Если принять последнее предположение, то исходное состояние вальвелл (крист) Sterrhinae, по-видимому, мало отличалось от анцестрального для семейства пядениц в целом.

Таким образом, в подсемействе Larentiinae строение юксты близко к предполагаемому анцестральному для пядениц типу, однако уже у самых базальных форм намечается апоморфная тенденция отделения крист от саккулусов и их более тесная интеграция с медианной пластинкой юксты. Рудименты вальвелл (кристы), по-видимому, утра-

чены еще у предковой формы Sterrhinae на стадии эволюционной трансформации этих придатков, близкой к таковой у базальных Larentiinae. Группа подсемейств Archiearinae, Ennominae, Geometrinae, Oenochrominae, Desmobaethrinae и, вероятно, Alsophilinae характеризуются противоположной ларентиинам тенденцией апоморфного обособления крист от юксты и установления их более тесной связи с саккулусами. Юкста в этой группе гомологична только медианной части юксты ларентиин, за исключением немногих достаточно очевидных случаев вторичной связи крист с юкстой. Подсемейства Geometrinae, Oenochrominae и Desmobaethrinae сближает полная интеграция крист с саккулусами, которая, по-видимому, базально была характерна и для Alsophilinae.

Положение мышц m_3 у пядениц в целом устойчиво, и у большинства они плезиоморфно отходят от винкулу. Главный модус преобразования m_3 – переход их оснований на основания саккулусов, который определено является базальным для Geometrinae, так как известен для самых архаичных представителей этого подсемейства (*Heliomystis electrica*, рис. 77; см. также: Стекольников, Кузнецов, 1981). Мышцы m_3 переходят на саккулусы также у Oenochrominae s. str. и у некоторых специализированных энномин (Aреііні: Стекольников, Кузнецов, 1982).

3.2.3.4. Фаллический функционально-морфологический комплекс

У пядениц в фаллический функционально-морфологический комплекс входят винкулум и собственно эдеагус с обслуживающими его мышцами – протракторами (m_5) и ретракторами (m_6) эдеагуса. Иногда он дополнен основанием наружной стенки вальв, к которому крепится базальный конец мышцы m_5 . Анцестральному состоянию структур комплекса, по-видимому, отвечает наличие умеренно большого цилиндрического эдеагуса с небольшим базальным выростом и склеротизированной более или менее лопастевидной вершиной, вытянутой на вентральной стороне. Присутствие вооружения везики эдеагуса в анцестральном состоянии установить невозможно в силу крайней морфологической подвижности этого признака. Мышц привода эдеагуса исходно было 2 пары (m_5 и m_6), и их расщепление на 3 пары в ряде групп, очевидно, происходило вторично. Саккус, вероятно, был умеренно развит, что коррелировало с умеренной длиной эдеагуса. Модификации фаллического функционально-морфологического комплекса в большинстве своем характеризует таксономические группы ниже уровня подсемейства, за исключением характерной для почти

всех Geometrinae апоморфной ложковидной формы эдеагуса с мембранизированной дорсальной стенкой и тонким, расширенным на конце базальным выростом.

3.2.4. Гениталии самок

В гениталиях самок пядениц единственной более или менее информативной структурой при анализе родственных связей подсемейств является форма сигнума в копулятивной сумке. Его плезиоморфный тип в виде склеротизированной продольной шиповатой пластинки, почти идентичной таковой у многих Drepanidae и Uraniidae, имеется у большинства ларентиин из триб Cidariini, Rheumapterini и у многих других представителей подсемейства, включая архаичный *Solitanea defricata*. Остальные типы сигнумов пядениц следует считать производными.

У Sterrhinae, очевидно, основные типы сигнумов могут быть выведены из таковых у *Leptostales oblinataria* Möschler и *Pseudaselodes fenestraria* Gn. (см. Sihvonen, Kaila, 2004, figs. 8: R, S, T). Сигнум этих видов представляет собой крупную шиповатую продольно вытянутую пластинку, приближенную к основанию протока копулятивной сумки и обладающую медианным склеротизированным ребром. Своим большим размером и наличием такого ребра он, собственно, и отличается от примитивного сигнума ларентиин. Сигнум *Scopula* в виде широкой эллиптической области мелких конических склеритов явно образован из цельного сигнума путем разобщения отдельных шипиков, как это параллельно наблюдается у некоторых Uraniidae Epipleminae (*Chundana exangulata* Warr., *Ch. rufinervis* Holl.: Holloway, 1998, figs. 200, 201). В трибах Cosymbiini, Rhodometrini и Timandrini происходит инвагинация пластинки сигнума вдоль медианного ребра, а у Rhodostrophini – ее разобщение на 2 параллельные части. По-видимому, именно наличие на сигнуме продольного медианного ребра можно принять в качестве базальной апоморфии ныне признаваемых триб подсемейства Sterrhinae.

Для Ennominae автапоморфным является “грибовидный” сигнум (Holloway, 1994), который представляет собой глубоко пузыреобразно инвагинированную шиповатую пластинку, имеющую по периметру корону из более крупных шипиков. Этот тип сигнума прослеживается до самых базальных энномин, гусеницы которых обладают полным набором брюшных ног (*Mnesampela*, *Plesanemma*, *Callioratis*). Морфологическим предшественником сигнума энноминного типа мог быть сигнум, характерный для *Archiearis* (подрод *Boudinotiana*) и

имеющий вид хорошо склеротизированной умеренно вогнутой пластинки с отчетливыми краями и редкими шипиками, которые на переднем крае увеличены и косо погружены под стенку копулятивной сумки. Разнообразие сигнумов энномин Юго-Восточной Азии проиллюстрировано Холловэем (Holloway, 1994).

У Oenochrominae s. str. (Scoble, Edwards, 1990; Holloway, 1996) и наиболее базальных Geometrinae (*Rhuma subaurata* Wlk.: Pitkin et al., 2007, fig. 160) имеется небольшой сигнум в виде округлой шиповатой пластинки, сходство которой с рудиментарным сигнумом некоторых энномин подчеркнуто Холловэем (Holloway, 1996: 156). Однако в этих группах сигнумы не имеют короны шипиков по периметру, следы которой обычно сохраняются даже в случае глубокой рудиментации сигнума у энномин. У Desmobaethrinae в роде *Orthostixis* сохраняется довольно примитивный плоский сигнум, в общих чертах сходный с таковым у Archiearinae из подрода *Boudinotiana*. У Alsophilinae сигнумы не известны.

В целом, базальные ларентиины сохраняют примитивный сигнум общегеометроидного типа. У Sterrhinae сигнум несет медианное ребро, ставшее основой других его модификаций. Умеренно большой сигнум в виде хорошо склеротизированной, цельной, умеренно вогнутой шиповатой пластинки можно рассматривать в качестве базальной синапоморфии подсемейств Archiearinae, Ennominae, Desmobaethrinae, Oenochrominae и Geometrinae. При этом Ennominae отчетливо характеризуются анцестральным наличием грибовидного сигнума со звездчатой короной шипов по периметру. Для Oenochrominae и Geometrinae, по-видимому, свойственен рудиментарный сигнум с тенденцией к полной редукции.

3.3. Филогенетические связи подсемейств семейства Geometridae

3.3.1. Базальная дихотомия в семействе Geometridae (апоморфии 1-14)

По комплексу производных признаков имагинальной стадии развития семейство пядениц делится на 2 большие части, одна из которых включает подсемейства Larentiinae и Sterrhinae (ларентиинный комплекс), а другая – остальные принимаемые нами 5 подсемейств (геометринный комплекс).

Монофилия геометринной линии подсемейств (Archiearinae, Ennominae, Oenochrominae, Desmobaethrinae и Geometrinae) поддерживается серией из 8 производных признаков (апоморфии 1–8, стр. 84),

вероятно, свойственных их общему предку. При этом наличие на 3-м стерните брюшка у самцов с тибиальным андрокониальным аппаратом пары областей (реже одного вентрального участка) крепких щетинок, по-видимому, участвующих в расчесывании тибиальной кисти (апоморфия 1), является достаточно универсальной чертой. Большинство остальных синапоморфий этой группы подсемейств выявлены в гениталиях самцов (апоморфии 2–7), причем ни одна из них не является вполне универсальной, претерпевая различные трансформации в терминальных группах каждого из подсемейств. Вместе с тем, все они имеются или выступают как непосредственные сегогенетические предшественники морфоструктур в тех родах, комплексы признаков которых можно признать базальными в своих подсемействах по критериям внегруппового сравнения и сходимости морфоклин. В гениталиях самок может быть названа лишь 1 потенциальная синапоморфия перечисленных подсемейств – наличие сигнума в виде сравнительно небольшой цельной шиповатой пластинки с отчетливо оформленными краями (апоморфия 8). Примеры такого сигнума можно обнаружить в родах *Archiearis* и *Orthostixis*, и из него выводятся как грибовидные сигнумы Ennominae, так и рудиментарные сигнумы Oenochrominae и Geometrinae.

Монофилия подсемейств Larentiinae и Sterrhinae поддерживается 6 вероятными апоморфиями (апоморфии 9–14, стр. 84). Во внешнем строении к их числу относится наличие у самцов на задней голени андрокониальной кисти, направляемой через вентральное торако-абдоминальное пространство посредством специализированных выростов на задних коксах и у нижнего угла тимпанального отверстия. Наличие такой кисти коррелирует с модификацией антериомедианной части 2-го стернита, с которой соприкасаются тибиальные кисти самца. Возникающие здесь бугорчатые плоские или погруженные площадки с видоизмененными головчатыми чешуйками у Sterrhinae и выворачивающиеся мешки (коремата) у Larentiinae, по-видимому, имеют секреторную запаховую природу (Holloway et al., 2001). У некоторых Larentiinae из трибы Trichopterygini коремата сильно развиты и сохраняются даже в отсутствие тибиальной кисти (*Carige* Wlk., *Celonoptera* Led., *Sauris* Gn., *Episteria* Warr. и др.). Отсутствие тибиальной кисти и модификаций 2-го стернита у стеррин в линии Timandrini sensu Hausmann, 1993 (Timandrini, Cosymbiini и Rhodometrini) и в нетрихоптеригинных трибах ларентиин, очевидно, является вторичной редукцией, поскольку монофилия каждого подсемейства хорошо поддерживается иными апоморфиями. Ранее модифицированный 2-ой стернит брюшка самцов в качестве синапоморфии Larentiinae и Ster-

rhinae предложил рассматривать Холловэй (Holloway, 1997). Близкое родство Larentiinae и Sterrhinae было поддержано и на основании вентрального положения зуфрагмального отверстия тергальной фрагмы (Fänger, 1999).

В качестве еще одной возможной синапоморфии Larentiinae и Sterrhinae рассматривалось наличие молотовидной ансы (Cook, Scoble, 1992), однако расширение дистальной аподемы ансы эпизодически встречается и в других подсемействах: у некоторых Caberini и Vartini (Ennominae), у Dysphaniini, Eumeleini и некоторых Pseudoterpnini (Geometrinae), а также у *Abraxaphantes* (Oenochrominae g. m.). Более надежной синапоморфией обоих подсемейств представляется пустотелость сколопарного расширения ансы. Этот признак очень устойчив (хотя и не вполне универсален) в подсемействе Larentiinae, а в подсемействе Sterrhinae полная или почти полная пустотелость сколопарного расширения ансы наблюдается у Timandriini, Cosymbiini и Rhodostrophini. Плотнотелое сколопарное расширение ансы у *Scopula* и *Idaea*, как уже отмечалось, мы считаем производным от пустотелого расширения.

В гениталиях самцов Larentiinae и Sterrhinae нами выявлены только 2 вероятные синапоморфии (апоморфии 17, 18), которые могут иметь сцепленный характер. Это слитность основания гнатоса с тегуменом и ункусом (иногда только с ункусом или только с тегуменом), и слитность переднего края субанальной пластинки с медианной частью гнатоса. Первый признак нарушается только в редких случаях вторичного усиления гнатоса, а у многих ларентиин и стеррин отсутствует в явном виде в связи с редукцией гнатоса. Второй признак у стеррин отчетлив только при отсутствии дегенерации субанальной пластинки и гнатоса (триба Rhodostrophini).

Многие черты сходства имаго Larentiinae и Sterrhinae, по нашему мнению, имеют симплезиоморфный характер. К ним можно отнести: отсутствие складчатой тимпанальной кардолацинии (Cook, Scoble, 1992); наличие дополнительных ячеек на передних крыльях; прикрепление депрессоров ункуса (m_1) дистальным концом напротив соций; отсутствие (за редким исключением) перекреста мышц m_2 и m_4 при прикреплении к гемитранстилле или транстилле; отсутствие глубокой сакулярной выемки на медиальной стенке вальвы; винкулярное положение паратергальной пластинки и базального конца мышцы m_4 ; наличие плоского сигнума с мелкими шипиками и слабо оформленным краем. Слитность жилок Sc и Rs на задних крыльях, по-видимому, является гомоплазией, поскольку в роде *Ametris* Hbn., который мы считаем наиболее базальным в подсемействе Sterrhinae (см. ниже), эти жилки тесно сближены, но не слиты.

3.3.2. Состав и монофилия подсемейства Archiearinae (апоморфии 15-22)

Подсемейство Archiearinae, по-видимому, первым уклонилось от общего геометринного ствола. Формальное название ему было дано Флетчером (Fletcher, 1953), хотя задолго до этого широко использовались номенклатурно непригодные названия Brepheides, Brepheidae и Brepheinae (Herrich-Schäffer, 1843-1855; Snellen, 1867; Hulst, 1896; Spuler, 1908; Prout, 1910a, 1912a, 1912–1916, 1930–1938; McDunnough, 1938; Forbes, 1948 и др.), основанные на неверной идентификации типового вида рода *Brephe* Hbn. (Ochsenheimer, 1816). В семейство пядениц род *Archiearis* (как *Brephe*) впервые был включен только в конце XIX в. (Gumpfenberg, 1887; Meyrick, 1890), а в ранге подсемейства пядениц архиеарины (как Brepheinae) утвердились со времени публикации работы Проута в серии “Genera Insectorum” (Prout, 1910a). До ассоциации с пяденицами род *Archiearis* обычно включался в особую группу, промежуточную между совками и пяденицами (Noctuphalaenides: Boisduval, 1840; Phalenoidei: Guenée, 1841; Phalenoidea: Duponchel, 1845; Tutt, 1892 и др.), или даже в семейство совок. Положение *Archiearis* и *Leucobrephe* среди совок принималось некоторыми авторами вплоть до начала XX в. (Кожанчиков, 1923, 1924).

Кроме голарктических родов *Archiearis* и *Leucobrephe* (Prout, 1910a, 1912a), в подсемейство были включены также мексиканский род *Caenosynteles* Dyar (Dyar, 1912), южноамериканские *Archiearides* Fletch. и *Lachnocephala* Fletch. (Fletcher, 1953), а также австралийские *Acalyphes* Trn. и *Dirce* Prt. (McQuillan, 1986). Впрочем, Проут, формально сохранив *Caenosynteles* в составе “Brepheinae”, указывал на отсутствие достаточных оснований для такого решения (Prout, 1932–1938). Недавно Юнг на основании проведенного молекулярно-генетического и морфологического анализа предложила перенести *Acalyphes*, *Dirce*, *Archiearides* и *Lachnocephala* в подсемейство Ennominae (Young, 2006a), с чем трудно не согласиться. Бабочки *Caenosynteles haploaria* Dyar лишены тимпанального аппарата (Dyar, 1912) и, возможно, вообще включены в семейство пядениц ошибочно (Young, 2006a). В результате, в настоящее время к подсемейству Archiearinae надежно отнесены только 2 рода, *Archiearis* (с *Boudinotiana* в качестве подрода) и *Leucobrephe*, которые включают в общей сложности всего 9 видов (см. обзоры: McGuffin, 1988; Hausmann, 2001; Leraut, 2002).

Обособленное таксономическое положение архиеарин исторически основывалось на наличии необычных для пядениц признаков: совкообразного общего облика и манеры складывать крылья “доми-

ком”, полного набора брюшных ног у гусениц (из которых первые две пары слабо развиты) и скрытного образа жизни гусениц среди стянутых шелковиной листьев. Уже будучи ассоциированными с Geometridae, они продолжали рассматриваться в качестве морфологически наиболее архаичного подсемейства, сестринского по отношению к остальным пяденицам. Это мнение поддерживалось не только наличием полного набора брюшных ног у гусениц, но и присутствием открытых лабиальных щупиков у куколки (Nakamura, 1987), архаичной мускулатурой гениталий самцов (Кузнецов, Стекольников, 1981б, 2001), наличием узкого медианного окна заднегруди (Minet, 1983) и отсутствием дополнительного тимпанума (Cook, Scoble, 1992).

Впервые базальное положение архиеарин в семействе было поставлено под сомнение в работе по молекулярной филогении пядениц, в которой *Archiearis* был поставлен в качестве сестринского таксона по отношению к исследованным представителям подсемейств Ennominae, Alsophilinae и Geometrinae, а Larentiinae и Sterrhinae оказались расположенными базальнее (Abraham *et al.*, 2001). Почти одновременно с этой работой была показана возможность вторичной утраты дополнительного тимпанума в связи с избеганием преследования летучими мышами путем перехода к дневному образу жизни бабочек (Nasenfuss, 2000). Наличие открытых лабиальных щупиков куколок не было подтверждено на европейских архиеаринах (Patočka, Zach, 1994). Возможный производный характер “примитивных” признаков Archiearinae проанализирован в работе Юнг (Young, 2006а), однако вероятных синапоморфий подсемейства с какой-либо группой пядениц предложено не было.

Монофилия родов *Archiearis* и *Leucobrephos* тоже не очевидна. Большинство признаков их сходства относятся к так называемому “синдрому зимних пядениц” (Беляев, 1996; Beljaev, 2000): опушенное тело, удлинённые дискальные ячейки на крыльях, укороченные ноги. Яркая окраска задних крыльев связана с дневным образом жизни. Не исключено, что характерные для Archiearinae уменьшенные овальные сложные глаза тоже сформировались независимо в результате адаптации к специфическим условиям активности имаго, однако этот признак все же можно принять в качестве синапоморфии этих двух родов в силу его редкости у пядениц. Среди внешних признаков апоморфией Archiearinae, вероятно, является наличие заворота дорсального края задней голени, служащего для укладки тиббиальной кисти, но у самцов *Leucobrephos* тиббиальный андрокониальный аппарат отсутствует.

Тимпанальные органы у *Archiearis* и *Leucobrephos* устроены очень сходно, и в качестве синапоморфий обоих родов можно принять

сильную суженность медианного окна заднегруди и связанное с этим отсутствие дополнительного тимпанума, увеличенные кавусы, отсутствие вентрального крыла ансы и характер кардоляции, которая в виде почти прямой глубокой склеротизированной складки, напоминающей поперечную балку, соединяет медиальные края кавуса. Кроме того, в отличие от других пядениц, в обоих родах имеются умеренно длинные узкие передние тергоплеуральные склериты 2-го сегмента, что тоже можно принять в качестве синапоморфии.

Гениталии самцов, при сходной внешней конфигурации, имеют ряд существенных отличий, в том числе и в мускулатуре (*Archiearis parthenias*: Кузнецов, Стекольников, 1981б: 22, рис. 4, А, Б; 2001: 293, рис. 96, А, Б; Razowski, Woitusiak, 1981: 259, figs. 1–4; *Leucobrephos middendorffii*: рис. 38, 39). Так, у *Archiearis* костула узкая и длинная, с последовательно расположенными мышцами m_2 и m_4 , тогда как у *Leucobrephos* она широко треугольная, с перекрещенными m_2 и m_4 . Юкста у *A. parthenias* узкая, с цельной m_3 , а у *L. middendorffii* очень широкая, с раздельными пучками m_3 . Интравальварная мышца m_7 у последнего вида отходит от латеральной стенки вальвы значительно более широкой полосой, чем у *A. parthenias*. Общие для двух родов признаки – характер прикрепления мышц m_1 к ункусу, m_2 и m_4 к аннупусу, а также организация мышц эдеагуса (m_5 и m_6) – являются, скорее всего, симплезиоморфиями. Таким образом, в гениталиях самцов общих производных признаков нами не найдено.

Гениталии самок у *Archiearis* и *Leucobrephos* имеют сходный общий план строения, за исключением сильно модифицированных анальных сосочков в номинативном подроде *Archiearis s. str.* Они характеризуются широким воронковидным вагинальным синусом с вентральной склеротизацией, соединенной с антериовентральными углами 8-го тергита, коротким обручевидным антрумом и пластинчатым сигнумом с редкими шипами, из которых 2–4 передних увеличены и погружены под стенку копулятивной сумки. Последний признак можно принять в качестве синапоморфии этих родов (для *Leucobrephos* он приводится по оригинальной фотографии гениталий самки *L. brephoides* Wlk., любезно предоставленной Дж. Трабриджем).

В преимагинальных стадиях развития синапоморфий *Archiearis* и *Leucobrephos* не обнаруживается; напротив, между ними имеется множество различий (см. Young, 2006а).

Таким образом, *Archiearis* и *Leucobrephos* демонстрируют глубокие морфологические отличия, свидетельствующие о давней дивергенции этих родов. Большинство сходств в их внешнем строении, по видимому, являются симплезиоморфиями, модифицированными в

результате адаптации имагинальной стадии развития к активности в дневное время в прохладный сезон. Основные синапоморфии двух родов найдены в строении тимпанального аппарата, но их интерпретация сильно зависит от содержания гипотезы о сегогенезе тимпанальных органов в семействе пядениц в целом.

Отсутствие лабид и слабое развитие крист в гениталиях самцов *Archiearis* и *Leucobrephos* можно рассматривать как в качестве широко распространенной гомоплазии, так и в качестве синапоморфии *Archiearinae* с более узкой группой подсемейств, включающей *Desmobathrinae* (в нашей новой трактовке, см. ниже), *Oenochrominae* и *Geometrinae*. Кроме того, гусеницы *Archiearis*, несмотря на наличие уменьшенных ножек на 3-м и 4-ом брюшных сегментах, передвигаются типичным для пядениц петлеобразным способом, тогда как базальные энномини (*Callioratis*, *Mnesampela*, *Plesanemma*) ползают, как обычные гусеницы (Krüger, 2003a). В целом мы полагаем, что, хотя возможность монофилии *Archiearinae* с группой подсемейств *Oenochrominae*, *Desmobathrinae* и *Geometrinae* не исключена, пока нет достаточных оснований отказываться от поддерживаемого нами положения подсемейства базальнее *Ennominae*. Для решения этого вопроса требуется широкое исследование морфологии родов, относимых к *Oenochrominae g. m.*

В своем современном таксономическом и морфологическом разнообразии *Archiearinae* явно тяготеют к территории древнего Средиземноморья. Всем представителям подсемейства свойственны дневной образ жизни и ранневесенняя активность имаго, причем *Leucobrephos* демонстрирует феноменальную холодостойкость, летая над снеговым покровом (Кожанчиков, 1924).

3.3.3. Монофилия группы подсемейств *Ennominae*, *Oenochrominae*, *Desmobathrinae* и *Geometrinae* (апоморфии 23–25)

Монофилия этой группы подсемейств поддерживается двумя вероятными базальными синапоморфиями: крепкими утолщенными, почти игловидными щетинками на 3-м стерните брюшка самцов, обладающих тиббиальным андрокониальным аппаратом, и утонченной, с очень узким внутренним каналом, вершиной ансы, часто загнутой в сторону кардолацинии.

Первый признак выглядит почти универсальным, хотя в случае дегенерации щетинистых полей на 3-м стерните составляющие их щетинки могут сильно уменьшаться, не обнаруживая, однако, перехо-

да к обычным щетинкам. Переход от обычных к длинным и более крепким щетинкам, которые при этом остаются сравнительно гибкими (не игловидными), наблюдается у *Archiearis*, что мы и принимаем в качестве плезиоморфии *Archiearinae* относительно других подсемейств рассматриваемой группы. Возможно, что в отличие от *Archiearis*, у общего предка всех четырех подсемейств имелся единый вентральный пучок щетинок, как это наблюдается у энномин и наиболее базальных десмобатрин (*Dichromodes*, *Epidesmia*, *Heteralex* Warr.), однако этот вопрос требует изучения на более широком материале.

Истончение внутреннего канала в вершинной части ансы дистальнее срединного расширения (при его наличии) идентифицируется достаточно легко и обнаружено почти у всех исследованных видов; немногие вторичные уклонения отмечены в родах *Abraxaphantes* и *Dindica* Moore, у которых внутренний канал ансы сильно расширен и занимает весь объем срединного расширения, как у ларентиин. В обоих родах *Archiearinae* внутренний канал ансы плавно сужен к вершине, что наблюдается для передних аподем 2-го стернита у сестринских к пяденицам *Uraniidae*.

Имеется один признак, объединяющий *Ennominae*, *Oenochrominae* и *Geometrinae*, но отсутствующий у *Desmobathrinae* – наличие кардолацинии в виде широкой лопастеобразной складки. В рамках нашей гипотезы о филогении этих подсемейств отсутствие складчатой кардолацинии следует принимать либо в качестве апоморфии *Desmobathrinae*, либо в качестве плезиоморфии, но тогда требуется допущение о не менее чем двукратном независимом развитии лопастевидной кардолацинии у *Ennominae* с одной стороны, и у *Oenochrominae* и *Geometrinae* – с другой (о филогении перечисленных подсемейств см. ниже). Мы склоняемся к мнению о вторичной утрате лопастевидной кардолацинии у десмобатрин, и, следовательно, о базальной апоморфности ее наличия у общего предка всех 4 подсемейств. Для подтверждения этой гипотезы требуется широкое исследование представителей *Oenochrominae g. m.*

3.3.4. Состав и монофилия подсемейства *Ennominae* (апоморфии 26–31)

Первым в группе из четырех перечисленных выше подсемейств, по-видимому, уклонились *Ennominae*. Систематике энномин посвящено большое количество работ, среди которых следует выделить следующие: Meyrick, 1892 (как *Selidosemidae*); Hampson 1895 (как *Boarminae*); Prout, 1910a, 1912–1916, 1932–1938 (как *Geometrinae*); Janse,

1932 (как Geometrini); Wehrli, 1939–1954 (как Geometrinae); Forbes, 1948; McGuffin, 1972, 1977, 1981, 1987; Rindge, 1975, 1983, 1986, 1990; Sato, 1984; Holloway, 1994; Krüger, 2001, 2002; Pitkin 2002; Scoble, Krüger, 2002). Скелетно-мышечный аппарат гениталий самцов описан для серии родов палеарктической фауны (Razowski, Woitusiak, 1981; Стекольников, Кузнецов, 1982; Hashimoto, 1992; Беляев, 1998). Кроме того, нами исследована мускулатура гениталий самцов у значительного количества восточноазиатских родов энномин, которые здесь не обсуждаются, но также способствовали формированию наших представлений о филогенетических связях в подсемействе (Беляев, 1994); из них в настоящей работе впервые проиллюстрированы *Eilicrinia wehrlii* Djak. и *Odontopera bidentata* Cl. (рис. 40–44).

Несмотря на очень большое таксономическое и морфологическое разнообразие, подсемейство отчетливо определяется апоморфным отсутствием на задних крыльях жилки M_2 . Исключения имеются, но они единичны, распределены мозаично и не характеризуют какую-либо группу; жилка M_2 в таких случаях, как правило, тонкая и не трубчатая, то есть дегенеративная. Единичность синапоморфии, которая в случае инставрации M_2 дает состояние, неотличимое от плезиоморфного, и значительное разнообразие строения тимпанального аппарата послужили основой для высказывания сомнений в монофилетичности подсемейства в его текущем составе (Cook, Scoble, 1992; Holloway, 1994; Minet, Scoble, 1998; Hausmann, 2001). Еще двумя вероятными апоморфиями энномин являются наличие поперечного гребня крепких направленных назад щетинок на вентральной стороне 3-го сегмента брюшка у самцов с андрокониальной тибальной кистью и наличие у самок на копулятивной сумке глубоко вдавленного пузырьвидного или грибовидного сигнума со звездообразно расположенными шипами (Holloway, 1994). Первый признак обнаружен только у Ennominae, однако у ряда неотропических родов выявлена его варибельность от гребня до парных щетинистых областей, сходных с таковыми у Geometrinae (Pitkin, 2002). По-видимому, у неотропических энномин наблюдается реверсия этого признака, о чем говорит как отсутствие определенной таксономической привязки наличия парных пучков щетинок (встречается в неродственных трибах), так и присутствие в некоторых родах гребня, парных или непарного пучков щетинок (*Bryoptera* Gn., *Lacaria* Orf. & Schaj., *Physocleora* Warr., *Syn-ecta* Warr., *Zeuctostyla* Warr.). Наличие вздутого звездчатого сигнума тоже не универсально для подсемейства, но все прочие типы сигнумов энномин могут быть выведены из этого базального типа. За пределами энномин вдавленный сигнум известен у *Heteralex rectilineata* Gn., что

послужило поводом для ассоциации рода с Ennominae (Holloway, 1996: 300, fig. 52). Однако основание сигнума в этом случае почти квадратное, а край короны мелкозубчатый (пильчатый), что не характерно для энномин, у которых основание сигнума почти всегда округлое, а его край крупнозубчатый.

К приведенным выше вероятным базальным апоморфиям подсемейства мы можем прибавить еще 3 признака. Во внешнем строении это характерная для энномин вздутость задних голеней самцов при наличии тибальной кисти. Голень у них расширена по всей окружности, тогда как в остальных подсемействах она дорсовентрально расширена и уплощена. Хотя признак не у всех энномин отчетливо выражен, он не найден нами у других пядениц. Два других признака относятся к строению гениталий самца. Прикрепление мышц m_1 узкими тяжами к вентральному краю дистального выроста ункуса отмечено в подсемействе во всех случаях, если ункус не утратил дистальный вырост или не имеет выраженных признаков дегенерации. Второй признак связан с наличием лабид, которые свойственны многим энноминам и обычно расположены значительно вентральнее, чем у Larentiinae, дорсально подвижно сочленены с гемитранстиллою, а вентрально слиты с юкстой. Такие лабиды, или парные латеральные выросты анеллуса, считаются апоморфией трибы Nacophorini (Rindge, 1983; Pitkin 2002), хотя гомологичные структуры имеются во многих других трибах энномин; их наличие мы относим к апоморфиям базального плана строения подсемейства. У Nacophorini сохраняется тип строения лабид, близкий к анцестральному для подсемейства. В целом, как нам представляется, сочетание приведенных апоморфий достаточно для признания монофилии подсемейства в текущем составе триб, включая проблемный таксон Diptychini, но за исключением трибы Cheimoptenini, отнесенной ниже к Desmobathrinae.

К морфологически наиболее архаичной группе энномин, вероятно, следует отнести австралийские роды *Mnesampela* и *Plesanemma* (McQuillan, 1984, 1985), а также африканский род *Callioratis* из Diptychini (Staude, 2001). Для этих родов показано наличие у гусениц развитых ложных ног на брюшных сегментах с 4-го по 6-й (*Mnesampela* и *Plesanemma* сохраняют также уменьшенные ножки на 3-м сегменте). Кроме того, бабочки имеют типичное для энномин жилкование, причем в роде *Mnesampela* самцам свойственен еще и типичный для энномин гребень на 3-м стерните брюшка, а самкам – типичные грибовидные сигнумы. В гениталиях самцов характерны крупные пальцевидные лабиды, заостренный на вершине эдеагус и медианно рассеченная юкста; последний признак, возможно, является синапоморфией

этих родов и ряда других энномин, относимых в Австралии к трибе Nacophorini (*sensu* McQuillan, Edwards, 1996; Young, 2006a). Возможность родства Diptychini и австралийских Nacophorini обсуждается (Krüger, 2003a, 2003b). Мускулатура гениталий всех этих родов не исследована, однако по строению скелета можно предположить, что она не сильно отличается от таковой у *Cystidia stratonice* Stoll (см.: Стекольников, Кузнецов, 1982; Кузнецов, Стекольников, 2001).

Подсемейство Ennominae включает около половины известных представителей семейства пядениц (более 9800 описанных видов). Распространено оно практически всемирно (кроме Антарктиды) с максимальным разнообразием в лесах тропической зоны. Энномини заселяют также аридные, субарктические и высокогорные территории, где имеют множество “зимних” форм. Вероятные наиболее базальные группы подсемейства встречаются в южной половине Африки и в Австралии.

3.3.5. Монофилия группы подсемейств Oenochrominae, Desmobaethrinae и Geometrinae (апоморфии 32–35)

Монофилия этой группы подсемейств поддерживается четырьмя вероятными синапоморфиями. Наиболее определенной инновационной синапоморфией Oenochrominae *s. str.*, Desmobaethrinae и Geometrinae является наличие гнатосного типа сочленения ункуса. У продвинутых Desmobaethrinae этот тип сочленения, очевидно, утрачен вторично в связи с сужением основания ункуса и модификацией оснований гнатоса. Другая возможная синапоморфия этих подсемейств – вероятное базальное отсутствие у них лабид (в их первичном для пядениц виде выростов, расположенных латеральнее или дорсолатеральнее эдеагуса) – хотя и универсальна, но является редукцией, характерной также для Sterrhinae, Archieaginae и многих Ennominae. Не исключено, что у общего предка рассматриваемой группы подсемейств лабиды сместились вентромедиально под эдеагус и в дальнейшем вошли в состав юксты (у Desmobaethrinae) или широко склеротизированного анеллуса (у Oenochrominae *s. str.* и Geometrinae). Такое предковое состояние легко выводится из состояния лабид, принятого в качестве базального у Ennominae. Тип строения лабид у энномин в этом случае следует считать синапоморфным для всего комплекса геометринных подсемейств (возможно, за исключением Archieaginae), как это было принято нами ранее (Beljaev, 2006b, апоморфия 2), а смещение лабид под эдеагус можно трактовать в качестве надежной инновационной синапоморфии Oenochrominae *s. str.*, Desmobaethrinae и Geometrinae. Однако

для подтверждения этой гипотезы требуется исследование дополнительных материалов.

Третьей синапоморфией этой группы подсемейств может служить наличие свободного медиального выступа вальвулы, который обычно вооружен крепкими щетинками или склеротизирован в виде лопасти или рога. Такой выступ характерен для большинства Desmobaethrinae и имеется у менее специализированных Oenochrominae *s. str.*, хотя бы в виде рудимента (*Gastrophora*, *Arhodia*). У базальных Geometrinae такого выроста нет, и лишь у *Eumelea* Duncan & Westw. на дорсобазальном крае вальвулы имеется небольшая медиальная лопасть с продольным зубчатым гребнем, которую можно интерпретировать в качестве рудимента этого выроста (рис. 75). Однако похожий по положению вырост или широкая лопасть вновь появляется в продвинутой трибе Hemitheini (*sensu* Holloway, 1996), что вряд ли можно принять в качестве первичного состояния; скорее, их следует трактовать как следствие инстабации базальной синапоморфии обсуждаемых подсемейств. Характерно, что в других подсемействах пядениц таких лопастей нет.

Последней вероятной синапоморфией Oenochrominae *s. str.*, Desmobaethrinae и Geometrinae можно считать окончательную интеграцию крист с саккулусами вальв. В противоположность этим подсемействам, у энномин кристы, хотя и обнаруживают более тесную связь с саккулусами, чем с юкстой, сохраняют еще значительную морфологическую обособленность, что проявляется в возможности их выделения в отдельную структуру или вторичной интеграции с юкстой. Слабость этой апоморфии состоит в редкой морфологической реализации крист во всех трех подсемействах.

Среди других сходств в пределах всей группы подсемейств следует указать уникальную для пядениц склонность к сближению основания жилки M_2 с M_1 на задних крыльях, встречающуюся у Oenochrominae, Desmobaethrinae и характеризующую всех Geometrinae. Однако признать этот признак базальной синапоморфией этих подсемейств пока нет оснований.

Таким образом, монофилия Oenochrominae *s. str.*, Desmobaethrinae и Geometrinae вполне вероятна, хотя большинство выявленных синапоморфий не очень отчетливы. С другой стороны, кроме обсужденной выше формы кардолатинии, нет признаков, которые могли бы быть интерпретированы в качестве синапоморфии какого-либо из подсемейств с Ennominae. Филогенетические связи внутри этой группы подсемейств будут рассмотрены после анализа состава и монофилии каждого из них.

3.3.6. Состав и монофилия подсемейства Oenochrominae (апоморфии 44–46)

В своей наиболее широкой трактовке (по: Prout, 1910-1939) подсемейство Oenochrominae продержалось почти до конца XX в., когда было показано, что в таком составе оно представляет собой сборную группу. В ходе ревизии подсемейства из него были выделены семейство Hedyliidae, оказавшееся родственным булавоусым чешуекрылым (Scoble, 1986) и подсемейство Alsophilinae (Herbulot, 1962; Вийдалепп, 1986), а ряд родов перенесен в подсемейства Ennominae (*Doratoptera* Hmps., *Epirranthis* Hbn., *Paraptychodes* Warr., *Phyllometra* Boisd.), Geometrinae (*Aplasta* Hbn., *Heliothea* Boisd.), Larentiinae (*Odezia* Boisd., *Palaeomystis* Warr.) и Sterrhinae (*Cartaletis* Warr.).

Тем не менее, Oenochrominae остались таксоном, не обладающим ни одним специализированным признаком. Поэтому было предложено выделить в подсемействе группу родов “тостотелых” пядениц, монофилия которых с типовым родом подсемейства наиболее вероятна, в качестве Oenochrominae s. str., оставив остальные роды “тонкотелые” пядениц в составе Oenochrominae s. l., во избежание формирования обширного списка родов неясного систематического положения (Scoble, Edwards, 1990). В этой работе к Oenochrominae s. str. были отнесены роды *Parepisparis*, *Gastrophora*, *Arhodia*, *Oenochroma*, *Monoctenia*, *Phallaria* Gn., *Sarcinodes* Gn., *Palaeodoxa* Warr. и *Circopetes* Prt. В дальнейшем некоторые роды из числа тонкотелых энохромин были перенесены в подсемейство Desmobaethrinae (Holloway, 1996), и независимо – в подсемейство Orthostixinae в составе родов, перекрывающимся с Desmobaethrinae Холловэя (Hausmann, 1996). Совокупность оставшихся в подсемействе тонкотелых родов пядениц выше было предложено обозначить как Oenochrominae g. m.

Несмотря на проведенную работу, в составе Oenochrominae s. l. до сих пор остаются неревизованными более 40 родов, населяющих главным образом Австралию и Новую Зеландию. Нам удалось исследовать большинство типовых родов таксонов группы семейства, синонимизированных в свое время с Oenochrominae (Prout, 1910b), за исключением новозеландского Lutceidae с типовым родом *Xyridacta* Meug. (Meurick, 1884), а также некоторые дополнительные материалы по родам из Восточной Азии и Австралии.

Группа толстотелых Oenochrominae s. str. в литературе диагностирована одной вероятной апоморфией – наличием в тимпанальном аппарате большой кардоляции в виде широкой округлой лопасти, ориентированной параллельно тимпануму, и 2-мя дополнительными

признаками в гениталиях самцов – хорошо развитыми унксом и гнатосом и обычно хорошо склеротизированным и слитым с костулой и юкстой анеллусом (Scoble, Edwards, 1990; Cook, Scoble, 1992). В строении гусениц отмечается также наличие на 5-ом брюшном сегменте уменьшенных ложных ног (Minet, Scoble, 1998).

Наши исследования видов из родов *Parepisparis* (рис. 66-68), *Gastrophora*, *Arhodia*, *Oenochroma* (рис. 69-71) и *Monoctenia* (рис. 14) подтверждают вероятную монофилию этой группы. Следует, однако, отметить, что предложенная Куком и Скобле апоморфия подсемейства в строении кардоляции объединяет только роды, непосредственно близкие к *Oenochroma*, тогда как у *Parepisparis* и *Gastrophora* кардоляция развита заметно слабее. Нами в строении тимпанального аппарата найден еще один признак – наличие глубокой выемки на дорсальной стороне кавуса между его антериодорсальным выступом и тимпанальной рамой, который характеризует все перечисленные роды и может быть принят за автапоморфию Oenochrominae s. str. (рис. 14).

В гениталиях самцов список вероятных апоморфий Oenochrominae s. str. можно дополнить наличием М-образного винкулума, вентрально рассеченного узкой мембранозной щелью, и усилением придатков тегминального функционально-морфологического комплекса, проявляющимся в формировании толстого и крепкого дистального выроста ункуса и хорошо склеротизированного, изогнутого вершиной назад гнатоса, а также в уменьшении медиальных углов основания гнатоса, вклинивающихся между укусом и тегументом (параллелизмы с энноминами трибы Voarmini *sensu* Holloway, 1994). Кроме того, Oenochrominae s. str. характеризуются устойчивым отсутствием тибальной андрокониальной системы у самцов.

Кроме перечисленных выше родов, к Oenochrominae s. str. следует отнести и род *Protophyta* Tm., недавно помещенный в базальную группу родов трибы Pseudoterpnini подсемейства Geometinae (Pitkin *et al.*, 2007: 404, figs. 39, 86, 123, 159), хотя даже по внешнему облику его бабочки резко отличаются от других представителей подсемейства. Типовой вид этого рода, *P. castanea* Lower, в гениталиях самца имеет толстый ункс, отогнутый назад гнатос, вальвулу с глубокой субкостальной и неглубокой саккулярной выемками, склеротизированный анеллус и короткий базальный вырост эдеагуса, а в гениталиях самки – неширокий вагинальный синус с характерной небольшой округлой стеригмой позади остиума, антрум с небольшим вентральным вздутием у устья тела копулятивной сумки и длинные задние апофизы. Тибальная андрокониальная комплекс у самцов отсутствует. Сближенность основания жилки M_2 с M_1 на задних крыльях у *Protophyta* не

препятствует сближению его с Oenochrominae s. str., поскольку этот признак имеется и у некоторых вполне типичных представителей данного подсемейства: *Arhodia lasiocamparia*, *Monoctenia falernaria* Gn. (Young, 2006a) и *Sarcinodes* Gn. (Sommerer, 1995). По-видимому, род *Protophyta* может быть сближен с *Parepisparis*.

В целом, Oenochrominae s. str. представляют собой субэндемичную австралийскую группу пядениц, и только род *Sarcinodes* Gn. в своем распространении охватывает также Восточную и Юго-Восточную Азию. Гусеницы представителей подсемейства трофически связаны с Myrtaceae и Proteaceae (Holloway et al., 2001).

3.3.7. Состав и монофилия подсемейства Desmobathrinae (апоморфии 36–40)

Подсемейство Desmobathrinae было описано еще Мейриком (Meurick, 1886), но с начала XX в. рассматривалось в качестве младшего синонима Oenochrominae (Prout, 1910b, 1912a, 1920–1941). Холловэй вновь выделил это подсемейство из числа тонкотелых Oenochrominae s. l., но уже в ином таксономическом составе, сгруппировав роды в 2 трибы – Desmobathrini и Eumeleini (Holloway, 1996). В трибу Desmobathrini он включил роды *Alex* Wlk., *Antozola* Herbulot, *Apatadelpha* Prt., *Brachytrita* Swinhoe, *Caledophia* Holl., *Callipotnia* Warr., *Celerena* Wlk., *Conolophia* Warr., *Derambila*, *Derxena* Wlk., *Dolerophyle* Warr., *Dolichoneura* Warr., *Encryphia* Trn., *Entogonia* Warr., *Foveabathra* Holl., *Leptoctenopsis* Warr., *Noreia* Wlk., *Ophiogramma* Hbn., *Ozola* Wlk., *Panagropsis* Warr., *Physetostege* Warr. и *Pycnoneura* Warr. Для этой трибы им были указаны следующие диагностические признаки: тегумен в передней части с петлеобразным утолщением, отходящим от дорсального ребра тегумена по направлению к месту сочленения с винкулулом; брюшко обычно очень стройное, вытянутое, с парой продолговатых пучков щетинок на каждой стороне 3-го стернита; анса тимпанального аппарата обычно простая, коническая, иногда со слабыми латеральными крыльями (*flange*). Положение трибы Eumeleini и рода *Celerena* будет рассмотрено при анализе подсемейства Geometrinae.

Позже с подсемейством Desmobathrinae нами было синонимизировано подсемейство Orthostixinae – по причине наличия у типовых родов обоих подсемейств, *Orthostixis* и *Ozola* (=Desmobathra), уникальной синапоморфии, заключающейся в сильно суженном основании ункуса, латерально от которого расположены вздутые основания ветвей гнатоса (Беляев, 2005). Этот признак отчетливо выражен также у *Naxa* и *Derambila*, близких к типовым родам. Совокупность других

признаков, как генитального аппарата, так и жилкования крыльев, не противоречит объединению Desmobathrinae и Orthostixinae. Первым на вышеозначенную специализацию строения ункуса и гнатоса у Desmobathrinae (как Orthostixinae) и на морфологическое сходство их типовых родов указал Хаусманн, который ошибочно ассоциировал вздутия оснований гнатоса с социями (Hausmann, 1996: 9, 10). Монофилия *Orthostixis* и *Ozola* поддерживается не только строением скелета гениталий, но и их мускулатурой. В обоих родах мышцы m_1 отходят от тегумена на значительном удалении от его переднего края, а мышцы m_3 разделены на 2 группы: вентральную (парную у *Ozola* и непарную у *Orthostixis*), идущую от медианной части винкулула, и парную дорсальную, мышцы которой тянутся широкими лентами от латеральных ветвей винкулула к юксте (к ее латеральным сторонам у *Ozola* и к основанию дистального выроста у *Orthostixis*: рис. 60–65). К этой же центральной группе родов, несомненно, относится и род *Gypsochroa*, который ранее рассматривался в составе Larentiinae и сближался с родом *Chesias* Tr., затем был ассоциирован с Ennominae (Вийдалепп, 1990) и только недавно был корректно сближен с родом *Derambila* и отнесен к Orthostixinae (Hausmann, 1996; Viidalepp, 1996). Кроме того, к центральной группе Desmobathrinae следует также отнести монотипический род *Barrama* Warr. (типовой вид *B. impunctata* Warr.), который как по внешним признакам, так и по строению гениталий самцов настолько близок к *Derambila sensu* Holloway, 1996, что вряд ли заслуживает статуса самостоятельного (подробное описание см. Janse, 1933–1935: 409, fig. 125, pl. 10: fig. 15, pl. 15: figs. 15, 16).

Наше понимание Desmobathrinae (включая Orthostixinae) соответствует более поздней трактовке подсемейства Мейриком, которое было поддержано Хэмпсоном (Meurick, 1892; Hampson, 1895). Трактовка Orthostixinae (в составе *Orthostixis* и *Naxa*) в качестве группы, родственной Ennominae (Holloway, 1996; Holloway et al., 2001), ошибочна, поскольку основана на мнении о сходстве сигнума самок в этих родах с таковым у энномин; на самом деле, их сигнулы сходны (вероятно, симплезиоморфно) с таковыми у самок *Archiearis* и *Leucobrephe* из Archiearinae, представляя собой почти плоские овальные пластинки без признаков апоморфной для энномин грибвидности.

Другие роды Desmobathrinae из Юго-Восточной Азии (*Alex*, *Conolophia*, *Foveabathra* и *Noreia*), вероятно, образуют монофилетическую группу, обладающую апоморфным строением 8-го сегмента брюшка с парой широких продольных мелко морщинистых латеральных зон (Holloway, 1996: 160). Наличие в этих родах поперечного ребра в задней части тегумена указывает на прикрепление базальных

концов мышц m_1 вдали от переднего края тегумена, что является синапоморфией с *Orthostixis* и *Ozola*. Ункус и задняя часть тегумена в этих родах сильно модифицированы, что затрудняет установление их первичного состояния. Однако род *Alex*, имеющий морфологически наименее модифицированные гениталии, обладает широким основанием ункуса и простыми основаниями ветвей гнатоса, что позволяет рассматривать эту группу в качестве сестринской по отношению к группе родов *Orthostixis*, *Naxa*, *Ozola* и *Derambila*.

Роды *Myinodes* Meug. и *Eumegethes* Stgr., сначала включенные Хаусманном в *Orthostixinae* (Hausmann, 1996), а затем в *Desmobathrinae* (Hausmann, 2001), очевидно, занимают более базальное положение, чем рассмотренные выше роды. Они обладают обычным плезиоморфным гнатосом (оба рода), широким основанием ункуса (*Myinodes*), длинными мышцами m_1 , начинающимися от переднего края тегумена (*Eumegethes* и, судя по строению тегумена, *Myinodes*) и простыми парными мышцами m_3 (*Eumegethes* и, возможно, *Myinodes*: рис. 52-56). Род *Eumegethes*, по-видимому, сохраняет первичные лабиды (сдвинутые, однако, к дорсальному краю юксты), утраченные у всех других палеарктических и ориентальных *Desmobathrinae* (у *Ozola* предполагается их инставрация). В жилковании задних крыльев оба рода сохраняют плезиоморфное положение *Sc* и *Rs*, которые соприкасаются на значительной дистанции, тогда как в более продвинутой группе родов наблюдается более или менее широкое расхождение этих жилок.

Хаусманн настаивает на близком родстве *Myinodes* и *Eumegethes* (Hausmann, 1994, 1996), однако большинство перечисленных им сходств, по-видимому, являются симплезиоморфиями. В обоих родах очень сходны гениталии самок, обладающие длинными передними апофизами и узкой копулятивной сумкой без сигнумов, углом отходящей от протока копулятивной сумки, однако не ясно, являются ли эти сходства истинно синапоморфными. С другой стороны, у *Eumegethes* наблюдается узкое основание ункуса, что можно трактовать в качестве синапоморфии с центральной группой родов подсемейства; вместе с тем, этот признак не сочетается с вздутыми основаниями гнатоса, что позволяет трактовать его и в качестве гомоплазии. Таким образом, сестринское родство *Myinodes* и *Eumegethes* хотя и возможно, но пока не доказано.

Общими производными признаками всех перечисленных выше родов *Desmobathrinae* можно считать прикрепление базальных концов мышц m_4 в области тегумена (у *Myinodes* паратергальная пластинка, служащая аподемой этой мышцы, интегрирована с тегминальной об-

ластью) и наличие модифицированных укороченных костул с редуцированной дорсальной лопастью. Мышцы m_4 при этом вторично прикреплены к основанию костулы, а m_2 – к ее медиальному краю, что соответствует принятому нами плезиоморфному положению этих мышц. Однако в роде *Eumegethes* сохраняется положение m_4 на костуле дорсальнее места прикрепления m_2 , что свидетельствует о былом перекресте обеих мышц. Аналогичные преобразования мускулатуры наблюдаются у энномин трибы *Boarmiini* при дорсальном перемещении мышц m_4 в область тегумена.

Строение тимпанального аппарата в пределах *Desmobathrinae* довольно изменчиво, и его характеристика, данная Холловэем для трибы *Desmobathrini*, остается актуальной и для нашего понимания подсемейства. Среди локальных специализаций тимпанального аппарата обращает на себя внимание наличие широкой склеротизированной стенки между задним краем тимпанума и основанием ансы в родах *Eumegethes*, *Myinodes*, *Orthostixis* и *Naxa*. Эта стенка почти перпендикулярна плоскости тимпанума и сопоставима по своей высоте с его шириной. Однако нет уверенности в синапоморфном характере развития этой стенки в перечисленных родах, поскольку у *Orthostixis* и *Naxa* она формирует передний край основания ансы, которая сохраняет характерную изогнутую форму, тогда как у *Eumegethes* и *Myinodes* она углублена в полость кавуса, а анса почти прямая и отходит у края этой стенки вдоль медиальной стенки кавуса. Кроме того, в обоих родах латеральная стенка кавуса сильно расширена и вытянута в anteriодорсальном направлении. Сочетание широкой латеральной стенки кавуса, широкой “утопленной” притимпанальной стенки и выпрямленной ансы создает тимпанальный аппарат характерной и явно апоморфной формы.

Среди пядениц тимпанальные органы такого же строения найдены только в подсемействе *Alsophilinae* (рис. 16), положение которого до сих пор остается дискуссионным. Формально это подсемейство было выделено Эрбуло (Herbulot, 1962), однако впервые диагностировано и поддержано в ранге почти 25 лет спустя Вийдалеппом, который принял его в составе родов *Alsophila*, *Alsophiloides* Inoue, *Inurois* и *Phthorarcha* (Вийдалепп, 1986). Мускулатура гениталий самцов исследована только у 2 представителей подсемейства, *Alsophila zabolne* (рис. 57-59) и *A. aescularia* Den. & Schiff. (Razowski, Woitusiak, 1981: 260, figs. 5–8). До последнего времени *Alsophilinae* числились одним из базальных подсемейств пядениц с неясными филогенетическими связями (Holloway, 1997; Minet, Scoble, 1998; Hausmann, 2001; Holloway et al., 2001; Беляев, 2005).

По нашему мнению, ближайшим к альзофилинам таксоном является среднеазиатский пустынный монотипический род *Cheimoptena* Danil., относимый в настоящее время к подсемейству Ennominae в составе монотипической трибы Cheimoptenini (Стекольников, Кузнецов, 1982: 347, рис. 96: А, Б; 2001, рис. 96: В, Г). Этот род обладает уникальным набором пумилистических признаков, в результате которой бабочки утратили все характерные признаки жилкования крыльев пядениц и даже тимпанальный аппарат. Фактически, принадлежность *Ch. pennigera* Danil. к пяденицам была установлена по строению гусениц, а к энноминам род был отнесен по сходству с некоторыми представителями трибы Bistonini в ряде адаптаций к зимним условиям активности имаго (Данилевский, 1969).

Род *Cheimoptena* разделяет с Alsophilinae следующие признаки: лопастеобразный ункус, широко склеротизированный с вентральной стороны; рудиментарный гнатос (более полный у *Cheimoptena*); широкий куполовидный тегумен (характерен для базальных альзофилин *Alsophila pometaria* и *A. zabolne*); модифицированная вальва с укороченной костью, выступающей дорсально в виде выроста, и с более дистальным выростом на дорсальном крае (отсутствует, скорее всего вторично, только у *A. zabolne*); пластинчатая, широкая, сильно склеротизированная юкста с глубоким медианным вырезом на заднем крае (у *Cheimoptena*, очевидно, слитая с транстиллой); тонкий эдеагус с семенным протоком, впадающим в него почти прямо спереди (исключением являются только 2 близких европейских вида – *Alsophila aescularia* и *A. aceraria* Den. & Schiff., у которых на эдеагусе имеется короткий базальный вырост); дистальное прикрепление мышц m_1 широким краем к переднему ребру вентральной стенки ункуса (сохраняется у базальных альзофилин, не имеющих признаков дегенерации ункуса и тегумена); прикрепление мышц m_4 к тегумену; прикрепление дистальных концов мышц m_3 к базальной части юксты и косое положение мышц m_7 , дистальный край которых крепится почти к дорсальному краю вальвы; глубокая редукция крыльев (до неразличимых под покровом чешуек рудиментов) и тимпанального аппарата у самок; ярко выраженный “зимний” образ жизни имаго.

Среди перечисленных признаков копулятивного аппарата синапоморфными можно признать строение ункуса и вальвы. При этом происхождение пары дорсальных выростов на вальве у Alsophilinae, не имеющих аналогов у других пядениц, становится понятным при сравнении с вальвой *Cheimoptena*: базальный вырост альзофилин соответствует дорсальному выступу сильно укороченной кости *Cheimoptena*, дистальный вырост – выступающему наружу выросту внутрен-

ней стенки вальвы, отходящему от дорсального края класпера (по принятой нами терминологии), а дистальная лопасть вальвы – мембранозной вальвуле. Собственно, вальва Alsophilinae отличается лишь большей длиной выростов и вторичной общей сильной склеротизацией. Во внешнем облике среди общих признаков специализации следует назвать глубокую рудиментацию крыльев, нехарактерную для микроптерных самок из других групп пядениц.

Сочетание симплезиоморфных признаков у Alsophilinae и *Cheimoptena* обнаруживает сходство с таковым у родов *Myinodes* и *Eumegethes*. В строении мускулатуры гениталий самца это прикрепление мышц m_1 к переднему краю тегумена, прикрепление мышц m_4 к терминальной области и основанию кости, медиальное положение дистального конца мышц m_2 и длинные косые мышцы m_7 , приближающиеся к области вершины укороченной кости вальвы. О первичности для Alsophilinae гнатосного типа сочленения ункуса свидетельствуют очень широкие основания рудиментарных ветвей гнатоса у *Alsophila zabolne* (рис. 57), как у *Myinodes* (рис. 52) и *Eumegethes* (рис. 54).

Таким образом, опираясь на синапоморфное строение тимпанального аппарата и широкий набор других сходств, Alsophilinae и Cheimoptenini следует выводить единой ветвью от общего корня со средиземноморскими Desmobathrinae. Впервые альзофилины были связаны с десмобатринами Фэнгером на основании синапоморфного сходства эуфрагмального отверстия тергальной фрагмы у *Alsophila aescularia* и у *Ozola macariata* Wlk. (Fänger, 1999: 182).

Среди исследованных нами австралийских тонкотелых представителей Oenochrominae *g. m.* сходство с представителями подсемейством Desmobathrinae обнаруживают роды *Epidesmia* и *Dichromodes* (рис. 45-51), близость которых друг к другу не вызывает сомнений. В гениталиях самцов эти роды характеризуются набором плезиоморфных признаков, филогенетически ставящих их базальнее рассмотренных выше родов десмобатрин: немодифицированные ункус и гнатос с гнатосным типом сочленения ункуса; широкая гемитранстилла с перекрестом мышц m_2 и m_4 ; паратергальная пластинка, ассоциированная с винкулумом (*Epidesmia*) или занимающая нейтральное положение (*Dichromodes*), отвечающее нетерминальному положению основания m_4 ; кость вальвы не укорочена и не обособлена у вершины. Как и большинство десмобатрин, они обладают крупной медиальной лопастью вальвулы, однако этот признак, по-видимому, является симплезиоморфией с Oenochrominae *s. str.* От последней группы *Epidesmia* и *Dichromodes* хорошо отличают стройное телосложение, наличие выростов на юксте, возможно, являющихся гомологами связанных с

юкстой лабид *Eumegethes*, и отсутствие развитой кардоляции в тимпанальном аппарате. Эти отличия являются, в то же время, чертами сходства *Epidesmia* и *Dichromodes* с *Desmobathrinae*.

Кроме того, самцы обоих родов, обладающие тибияльным андрокониальным аппаратом, имеют удлиненные и слегка расширенные, но не утолщенные во фронтальной плоскости задние голени (рис. 21), сходные с таковыми у других представителей подсемейства *Desmobathrinae*; они лишь не оттянуты к вершине, как это наблюдается в родах *Ozola* и *Derambila*. На 3-м брюшном стерните у *Epidesmia* имеется треугольный пучок игловидных щетинок, сходный с таковым в роде *Derambila* (Holloway, 1996, figs. 71, 72), но не разделенный надвое и более короткий. У *Dichromodes* этот пучок расположен значительно антериальнее, в передней трети стернита.

В целом, *Epidesmia* и *Dichromodes* имеют больше сходств с *Desmobathrinae*, чем с *Oenochrominae s. str.*, Так что эти роды можно включить в первое подсемейство в качестве наиболее базальной группы. Основными диагностическими признаками *Desmobathrinae* являются: стройное телосложение; у самцов с андрокониальным аппаратом – длинные и тонкие задние голени с параллельными краями или оттянутой вершиной и треугольный непарный или пара разделенных продольно вытянутых пучков игловидных щетинок на вентральной стороне 3-го стернита брюшка; отсутствие лопастеобразной кардоляции в тимпанальном аппарате; гнатосный тип сочленения ункуса (при отсутствии модификации тегминального комплекса) без продольной склеротизации его медианного “окна”; наличие, как правило, большого медиального выроста вальвулы.

В соответствии с приведенными диагностическими признаками род *Heteralex*, сближаемый Холловэем с *Ennominae*, может рассматриваться в составе базальной группы подсемейства *Desmobathrinae* по наличию треугольного пучка щетинок на 3-м брюшном стерните и гнатосному типу сочленения ункуса (Holloway, 1996: 160, fig. 54). При отсутствии тибияльного андрокониального аппарата у самцов, принадлежность к подсемейству может быть установлена на основании синапоморфного сходства с надежно включенными родами по другим признакам. Так, изолированный восточноазиатский род *Abraxaphantes*, не имеющий андрокониального аппарата у самцов, может быть сближен с базальными *Desmobathrinae* по строению гениталий. Вероятными синапоморфиями с родом *Epidesmia* у него являются очень сильное развитие дорсальных лопастей гемитранстил (так что последние имеют почти ромбическую форму) и наличие крепкого склеротизированного крюкообразного медиального выроста вальвулы. Оба этих

производных признака сочетаются с общей плезиоморфной основой – гнатосным типом сочленения ункуса, сублатеральным прикреплением мышц m_1 к ункусу широким тяжем, отхождением мышц m_4 от винкулума, отсутствием развитой кардоляции и др. Собственно, по строению гениталий самцов род *Abraxaphantes* резко отличается только уникальным строением юксты, которая погружена дистальным краем внутрь брюшка и имеет очень широкую мышцу m_3 , тянущуюся длинной полосой вдоль всего ее края.

В принятом нами составе *Desmobathrinae* представляют собой весьма диверсифицированную группу с широкой амплитудой морфологических и биомических различий, не превышающей, однако, амплитуду различий в таких крупных подсемействах, как *Ennominae* и *Larentiinae*. Основная группа родов включает представителей *Desmobathrini sensu* Holloway, 1996, *Orthostixinae sensu* Hausmann, 1996 (включая *Eumegethes* и *Myinodes*), *Cheimoptenini* и *Alsophilinae* и может быть обозначена как *Desmobathrinae s. str.* Монофилия этой группы достаточно вероятна и поддерживается 3 синапоморфиями в гениталиях самцов: тенденцией к обособлению дистальной части косты вальвы и превращению ее в вырост; продольно широким тегуменом с прикрепленными к нему мышцами m_4 ; наличием укороченных гемитранстил с редуцированной дорсальной лопастью (апоморфии 38–40). Во внешних признаках у родов, самцы которых обладают тибияльным андрокониальным аппаратом, синапоморфией являются продольно вытянутые участки игловидных щетинок на 3-м стерните брюшка (апоморфия 37).

Филогенетические связи в выделенной нами базальной группе родов (*Abraxaphantes*, *Dichromodes*, *Epidesmia* и *Heteralex*) нуждаются в дополнительном изучении. В качестве возможной синапоморфии между ними и представителями *Desmobathrinae s. str.* пока можно назвать только отсутствие лопастеобразной кардоляции в тимпанальном аппарате (апоморфия 36). Эту базальную, или краевую, группу десмобатрин можно обозначить как *Desmobathrinae g. m. (genera marginales)*.

Роды подсемейства *Desmobathrinae* распространены преимущественно в субтропических и тропических широтах Старого и Нового Света, и лишь единичными представителями проникают в суббореальную зону Палеарктики. Не исключено, что значительная часть родов тонкотелых австралийских *Oenochrominae g. m.* также принадлежит к *Desmobathrinae* в нашем понимании, и тогда центр разнообразия подсемейства окажется смещенным в австралийский регион.

3.3.8. Состав и монофилия подсемейства Geometrinae (апоморфии 47–58)

Подсемейство Geometrinae (другое распространенное до 1957 г. название – Hemitheinae) в текущем понимании представляет собой морфологически достаточно хорошо очерченную группу преимущественно зеленых ширококрылых пядениц, основными диагностическими признаками которых служат особенности жилкования крыльев: расположение жилок Rs_1 – Rs_4 на общем стебле на передних крыльях; контакт или слияние $Sc+R$ и Rs на короткой дистанции и отхождение M_2 от срединной ячейки ближе к M_1 , чем к M_3 , на задних крыльях (Meurgick, 1892; Hampson, 1895; Prout, 1912–1939; Inoue, 1961; Ferguson, 1969, 1985; Вийдалепп, 1981; Common, 1990; Scoble, 1992; Holloway, 1996; Pitkin, 1996; Minet, Scoble, 1998; Hausmann, 2001; Holloway *et al.*, 2001; Беляев, 2005).

Холловэй, предлагая новую концепцию таксономической структуры подсемейства Geometrinae по материалам фауны Юго-Восточной Азии, предложил выделить в нем только 2 трибы, монотипическую Dysphaniini и номинативную Geometrini, включающую все остальные роды подсемейства, а ранг других традиционно принимаемых триб понизить до подтриб (Holloway, 1996; Holloway *et al.*, 2001). Подобная система не была принята другими авторами (Pitkin, 1996; Hausmann, 2001), и мы присоединяемся к мнению о необходимости более дробной трактовки триб (Beljaev, 2007). Тем не менее, Холловэй убедительно показал слабую разработанность системы подсемейства, что и побудило его объединить большинство родов в одну трибу.

Обсуждая базальный план строения представителей Geometrinae, Холловэй (Holloway, 1996) назвал только 3 признака, общих для обеих выделенных им триб: (1) наличие в крыльях большого количества особого пигмента гевердина (по Cook *et al.*, 1994); (2) редукцию склеротизации эдегуса до продольного вентрального желоба; (3) наличие “крестообразного” винкулума в результате присутствия на вентральной стороне последнего, наряду с направленным вперед саккусом, еще и направленного назад узкого выроста. Для трибы Geometrini (то есть для всех геометрин, за исключением рода *Dysphania* Hbn.) этот автор предложил следующие признаки общего плана строения: зеленая окраска крыльев (4); тенденция к редукции френулюма (5); наличие парных групп щетинок у самцов на 3-м брюшном стерните (6); сильно развитые соции, часто с параллельной редукцией дистального выроста ункуса (7); косые, папиллозные анальные сосочки (8); двурогий сигнум (9).

Питкин (Pitkin, 1996) ревизовала предложенные Холловэем признаки на примере неотропической фауны геометрин и пришла к заключению, что признаки 1, 2, 6 и 8 можно принять в качестве апоморфий подсемейства (исключая проблемных *Dysphaniini*). Действительно, зеленая окраска крыльев может быть принята в качестве апоморфии трибы Geometrini *sensu* Holloway, 1996, но только если будет показан вторичный характер отсутствия зеленой окраски крыльев у *Pseudoterpnini sensu* Pitkin *et al.*, 2007; тенденция к редукции френулюма является легко гомоплазирующим признаком, и с ней вряд ли следует связывать формирование подсемейства; двурогий сигнум, вероятно, является апоморфией лишь более продвинутых групп геометрин. Однако наличие сильно развитых соций можно сохранить в качестве базальной апоморфии подсемейства, поскольку, хотя этот признак и имеет мозаичное распределение, в случаях слабого развития соций имеются основания предполагать их вторичную редукцию. Кроме ревизии апоморфий Холловэя, Питкин в цитированной выше работе указала еще одну вероятную апоморфию геометрин в строении тимпанального аппарата: анса узкая у основания, расширенная посредине и суженная к вершине (по Cook, Scoble, 1992). Однако позже была показана неустойчивость этого признака в трибе *Pseudoterpnini* (Pitkin *et al.*, 2007), что ставит под сомнение его базальный характер в подсемействе.

Нам удалось дополнить представления о базальном плане строения бабочек в подсемействе Geometrinae на основании исследования скелетно-мышечного аппарата гениталий самца одного из его наиболее архаичных представителей – *Heliomystis electrica*, а также благодаря анализу опубликованного детального обзора родов трибы *Pseudoterpnini*, включившего большинство наиболее базальных родов геометрин (Pitkin *et al.*, 2007). В составе этой трибы Питкин с соавторами выделили группу австралийских родов (*Aelochroma* Prt., *Australoterpna* Gold., *Heliomystis*, *Lophothorax* Trn., *Protophyta* Trn. и *Rhuma*), которая была охарактеризована наличием немодифицированного ункуса, а также отсутствием или рудиментарностью соций, либо их слитностью с анальным конусом. Род *Protophyta* был выше ассоциирован нами с *Oenochrominae s. str.*, а роды *Aelochroma*, *Australoterpna* и *Lophothorax*, хотя и имеют довольно сильно модифицированные гениталии самцов, по основным признакам вполне соответствуют подсемейству Geometrinae. Роды *Heliomystis* и *Rhuma* выглядят наиболее архаичными в трибе и, возможно, в подсемействе в целом. В гениталиях самцов они обладают почти полным набором признаков, симплезиоморфных с группой подсемейств *Archiearinae*, *Ennominae*, *Oenochrominae s. str.* и

Desmobathrinae, за исключением характерного геометричного строения юксты и наличия базального выроста эдеагуса.

Исследование скелетно-мышечного аппарата гениталий самца *H. electrica* (рис. 77, 78) показало, что основные признаки мускулатуры, выявленные Стекольниковым и Кузнецовым (1981) на более продвинутых представителях подсемейства, прослеживаются и у самых базальных геометрин. К числу таких признаков относятся прикрепление дистальных концов мышц m_7 узкими тяжами к латеральным сторонам основания дистального выроста ункуса, продольное положение мышцы m_7 вдоль дорсального края медиальной стенки саккулуса и отхождение мышц m_3 от саккулусов вентральнее проксимального края m_7 . Кроме того, у *Heliomystis* вальвула дорсально слита с костулой (сохраняя рудимент субкостального угла анеллифера в виде проксимальной выемки и отходящей от нее продольной складки), а вентрально имеет широкую и глубокую саккулярную выемку, как это свойственно остальным геометринам. Юкста имеет вогнутую полулунную форму, характерную для большинства Pseudoterpnini и многих других геометрин, от которой можно вывести глубоко погруженные чащеобразные формы юксты (например, в роде *Pingasa* Moore). Сходная полулунная юкста с мышцами m_3 , идущими от саккулусов, имеется у Oenochrominae s. str.

Винкулум у *Heliomystis* вентрально имеет хорошо развитый задний вырост вентральной стенки. На этом признаке следует остановиться подробнее. Как уже отмечалось, Холловэй предложил считать наличие “крестообразного” винкулума одной из черт базального плана строения Geometrinae (Holloway, 1996). Питкин не поддержала это мнение, сославшись на большое число родов геометрин, у которых такая форма винкулума не выражена. Действительно, разнообразие форм строения переднего края вентральной части винкулума в подсемействе велико, и далеко не всегда его можно назвать крестообразным. Однако для большинства геометрин характерно наличие узкого, часто хорошо склеротизированного заднего выроста вентральной стенки винкулума, образующего заднюю часть упомянутого “крестообразного” винкулума. Таким образом, этот признак вполне можно принять в качестве одной из базальных апоморфий подсемейства.

Род *Rhuma* (судя по описаниям бабочек и изображению гениталий 3 видов в работе Питкин с соавторами, и 1 – у Юнг: Young, 2006a, fig. 29, как *Sterictopsis* sp.) может рассматриваться как группа, еще более базальная, чем *Heliomystis*. В гениталиях самцов его представители имеют умеренно развитую саккулярную выемку вальвулы, узкие основания саккулусов (что, возможно, свидетельствует об ином ха-

рактере прикрепления базальных концов мышц m_3 и m_7), широкий полусклеротизированный анеллус, поддерживаемый латерально узкими склеротизированными пластинками, связанными с основанием гемитранстил (по-видимому, эти пластинки гомологичны лабидам, а пигментированные латеральные полоски анеллуса у *Heliomystis* являются рудиментами латеральных склеритов анеллуса у *Rhuma*), широкий задний вырост вентральной стенки винкулума, а также сохраняют склеротизацию в средней части трубки эдеагуса. В гениталиях самок анальные сосочки не усеченные и слабо папиллозные. Анса у *Rhuma*, как и у ряда других австралийских родов геометрин (*Cyneoterpna* Prt., *Heliomystis*, *Hypobapta*: Young, 2006a) тоже отличается от типично геометричной формы своим постепенным сужением от широкого основания, что свойственно Oenochrominae s. str. Самцы, однако, имеют вполне типичные для подсемейства задние голени с развитым дистальным выростом и 3-й стернит брюшка с парой щетинистых участков (больших и слитых вентрально у *Rh. subaurata*), что доказывает монофилию рода с Geometrinae.

Наличие дистального выроста на голених самцов отмечено в качестве уникальной черты Geometrinae (Ferguson, 1985), однако в трибе Pseudoterpnini такой вырост имеется не во всех родах, в которых самцы обладают тиббиальным андрокониальным аппаратом (Pitkin et al., 2007). Судя по мозаичному отсутствию этого признака в пределах трибы, не характеризующему определенно какую-либо группу родов, а также по наличию хорошо развитых выростов в наиболее базальном роде *Rhuma*, мы предполагаем вторичность утраты дистального выроста в некоторых родах трибы Pseudoterpnini.

Таким образом, суммируя апоморфии подсемейства, предложенные другим авторами и выявленные в результате наших исследований, можно привести 12 доводов в поддержку монофилии подсемейства Geometrinae в его текущем понимании (апоморфии 47–58). При этом наличие апоморфий 50 и 53 в роде *Rhuma* остается под вопросом в силу неизученности мускулатуры гениталий его представителей; апоморфия 52 у *Rhuma* выражена умеренно; апоморфия 56 имеется почти всегда, за исключением случаев сильной модификации эдеагуса; апоморфия 57, возможно, вторично утрачена у ряда представителей Pseudoterpnini, эдеагус которых трубчатый в базальной части; апоморфия 58 отсутствует у *Rhuma* и в некоторых родах, включаемых в Geometrini.

Монотипическая триба Dysphaniini, связь которой с подсемейством считалась спорной (Cook, Scoble, 1992; Cook et al., 1994; Holloway, 1996; Pitkin, 1996), обладает большинством приведенных апо-

морфий подсемейства, кроме последней (апоморфия 58). Мускулатура гениталий самцов у представителей трибы не исследована, но скелет гениталий предполагает расположение мышц, характерное для геометрин. Пучок щетинок на 3-м брюшном стерните самцов, хотя и выглядит у них единым, медианно имеет лишь несколько слабых щетинок, что свидетельствует о его парном происхождении. Среди типичных геометрин вентральная слитность щетинистых участков на 3-м стерните имеется в некоторых родах трибы Pseudoterpnini, таких как *Pingasa*, *Rhuma*, *Metallolophia* Warr., *Sundadoxa* Holl., *Orthorisma* Prt., *Actenochroma* Warr. (Pitkin *et al.*, 2007). Таким образом, монофилия Dysphaniini с Geometrinae у нас не вызывает сомнений. По молекулярно-генетическим данным, Dysphaniini образуют группу, сестринскую остальным Geometrinae в составе Geometrini *sensu* Holloway, 1996 (Young, McQuillan, 2006).

Монотипическая триба Eumeleini традиционно рассматривалась в составе подсемейства Oenochrominae *s. l.*, пока Холловэй не перевел ее в Desmobathrinae (Holloway, 1996), отметив отсутствие явных синапоморфий между Eumeleini и Desmobathrini. В качестве общих для них признаков он привел только стройное тело с длинными конечностями, и модификацию тегумена. Позже этот же автор уточнил признаки сходства Eumeleini и Desmobathrini, указав, что в обеих трибах тегумен выдается вентральнее (фактически – антериальнее) места сочленения с винкулумом и имеет дополнительное поперечное утолщение в передней части (Holloway *et al.*, 2001: 306).

Нами исследовано скелетно-мышечное строение гениталий самца *Eumelea florinata* Gn. (рис. 75, 76), которое показало, что по большинству признаков они отвечают апоморфиям Geometrinae и не демонстрируют апоморфных сходств с Desmobathrinae. С геометринами *Eumelea* разделяет следующие апоморфии (4, 5, 7–12): соции крупные; вальвула слита с костью от основания (но, в отличие от других геометрин, саккулярная выемка вальвулы развита слабо); юкста глубоко вогнутая, чашевидная; склеротизированный анеллус широко отделен от юксты; склеротизация эдеагуса редуцирована до вентральной пластинки; винкулум со свободным направленным назад выростом; дистальные концы мышц m_1 прикреплены узкими тяжами к латеральным сторонам основания дистального выроста ункуса; мышцы m_4 отходят от тегумена (Стекольников, Кузнецов, 1981); мышцы m_7 отходят от верхнего края внутренней стенки саккулуса дорсальнее m_3 ; мышцы m_3 отходят от саккулусов вальв. Эдеагус не обладает базальным выростом, но его передняя часть сужена таким образом, что по форме напоминает базальный вырост эдеагуса, типичный для геомет-

рин. Ункус имеет гнатосный тип сочленения и широкое медианное “окно” с продольной полосой склеротизации (синапоморфия Geometrinae и Oenochrominae *s. str.*).

Основные отличия *Eumelea* в структуре гениталий от обычного для геометрин типа состоят в крестообразной форме дистального выроста ункуса, очень сильно развитых петлях винкулума, поддерживающих огромные коремата, и заметно вытянутом вперед тегумене. Все перечисленные особенности этого рода не препятствуют сближению его с Geometrinae. Форма зуфрагмального отверстия тергальной фрагмы у *Eu. rosalia* Stoll также определено энноминно-геометринного, а не десмобатринного типа (Fänger, 1999).

Отмеченное Холловэем поперечное утолщение тегумена у *Eumelea* не гомологично внутреннему петлевидному утолщению тегумена у Desmobathrinae: у последних это действительно утолщение, от которого отходит мышца m_2 (см. *Ozola sinuicosta*: рис. 63, 64), тогда как у *Eumelea* утолщением на препарате выглядит задний край вентральной стенки кармановидной передней части лопастей тегумена, в которую погружен проксимальный конец m_2 (рис. 75). Анальные сосочки у *Eu. obesata* Felder & Rogenhofer хотя и не папиллозные, но косо срезанные, как у большинства геометрин. Тимпанальный аппарат представителей рода обладает хорошо развитой лопастеобразной кардолатицией, что не свойственно Desmobathrinae. Анса у *Eumelea* длинная, тонкая, посредине с округлым расширением, сформированным крыльями (внутренний канал ансы не входит в расширение), и с молотообразным расширением на вершине, что не соответствует типичному для геометрин строению. Однако сходная, расширенная на вершине анса имеется у *Dysphania* и в ряде родов Pseudoterpnini: *Dindica*, *Hypobapta*, *Paraterpna* Gold. и некоторых других (Pitkin *et al.*, 2007).

Таким образом, гениталии самцов *Eumelea* содержат серию синапоморфий с геометринами, а признаки других структур не противоречат сближению этого рода с названным подсемейством. Все это дает основания рассматривать трибу Eumeleini в составе подсемейства Geometrinae. Соединение у *Eu. florinata* оснований транстиллы со склеротизированным анеллусом посредством дорсовентральных лентовидных склеритов (лабид) сходно с таковым у *Parepisparis multicolora* Lucas из Oenochrominae (ср. рис. 66 и 75) и может свидетельствовать в пользу базального положения Eumeleini среди Geometrinae.

Триба Pseudoterpnini в трактовке Питкин с соавторами (Pitkin *et al.*, 2007) является, по нашему мнению, сборным парафилетическим таксоном, характеризующимся симплезиоморфными признаками. Ни одной апоморфии, поддерживающей монофилию Pseudoterpnini, авто-

рами приведено не было, за исключением указания на гомогенность трибы по плотному телосложению и рисунку крыльев (Pitkin *et al.*, 2007: 360). Включаемые в эту трибу роды морфологически сильно диверсифицированы, причем анцестральные и производные признаки распределены в ее пределах очень мозаично. По-видимому, некоторые из таких признаков либо многократно развивались независимо (иллюстрируя закон гомологических рядов Вавилова), либо многократно реверсировали. Особенно это касается степени склеротизации дорсальной стенки эдеагуса, наличия дистального выроста на задних голенях самцов и характера вентральных щетинистых участков на 3-м стерните брюшка. Не вдаваясь в детальный анализ родственных связей внутри трибы, можно заметить, что, судя по строению скелета гениталий самцов и самок, род *Rhuma* может занимать более базальное положение в семействе, чем *Eumeleini* и *Dysphaniini*. Род *Heliomystis*, несмотря на сходство внешнего вида бабочек и общих очертаний гениталий обоих полов с *Rhuma*, обладает большими социями (необычно для геометрин слитыми с анальным конусом), дорсально мембранозным эдеагусом и другими признаками организации гениталий самцов, настолько сходными с продвинутой группой геометрин, что его обособление можно представить только уже после уклонения *Eumeleini* и *Dysphaniini*.

В неотропической фауне имеется 2 рода, *Dichorda* Warr. (*D. obliquata* Warr.: Pitkin, 1996, figs. 94, 143) и *Tachyphyle* Butl. (*T. acuta* Butl.: Pitkin, 1996, figs. 130, 179), по организации гениталий самцов близкие к *Rhuma*. Эти роды характеризуются немодифицированным укусом с умеренно развитыми социями и сложным анеллусом с латеральными склеротизациями. В отличие от других геометрин, они имеют широкий базальный вырост эдеагуса, сходный с таковым у *Oenochrominae s. str.*, а бабочки имеют зеленую окраску и совершенно не похожи на представителей трибы *Pseudoterpnini*.

Положение в системе пядениц рода *Celerena*, большинство представителей которого распространены на Новой Гвинее, дискуссионно. Холловэй исключил его из *Oenochrominae* и поместил в трибу *Desmobathrini* (Holloway, 1996), однако нами не обнаружено синапоморфий этого рода с десмобатринами ни в скелете, ни в мускулатуре гениталий самцов (изучена у *C. signata* Warr.: рис. 72-74). Сходство гениталий самцов *Celerena* и родов, отнесенных Холловэем к трибе *Desmobathrini*, чисто внешнее и основано на сходной по очертаниям (но не по деталям строения) модификации задней части тегумена и укуса, зашедшей настолько глубоко, что гомологизация частей тегминального комплекса затруднительна. Сближение *Celerena* с *Desmo-*

bathrinae s. str. (*Desmobathrini sensu* Holloway, 1996 + *Orthostixinae sensu* Hausmann, 2001) невозможно по причине в этом роде плезиоморфного отхождения мышц m_1 от переднего края тегумена и наличия отчетливого перекреста мышц m_2 и m_4 .

Таким образом, строение гениталий самцов в роде *Celerena* соответствует уровню наиболее базальных *Desmobathrinae* в нашем, широком понимании подсемейства. Единственное сходство в скелете гениталий самцов между *Celerena* и *Desmobathrinae* обнаруживается в наличии гребенки шипов на дорсопроксимальном крае вальвулы, однако свободная лопасть, на которой в последнем подсемействе обычно расположены такие шипы или крепкие щетинки, у рассматриваемого рода отсутствует. Строение тимпанального аппарата у *C. signata*, обладающего сильно уплощенными, почти блюдцеобразными кавусами и очень длинной пальцеобразной ансой, не обнаруживает прямого сходства с какой-либо группой пядениц. Вместе с тем, у *Celerena* имеются 2 отчетливые синапоморфии с *Geometrinae* – высокая концентрация гевердина и длинный дистальный вырост на задних голенях самцов, в который укладывается вершина громадной андрокониальной кисти. Не исключено, что род этот следует рассматривать в качестве таксона высокого ранга (по крайней мере, трибы), возможно, занимающего наиболее базальное положение в подсемействе *Geometrinae*. Однако мы воздерживаемся от принятия номенклатурного решения по этому вопросу до более широкого исследования морфологических признаков в пределах рода, ассоциировав *Celerena* с *Geometrinae* в качестве таксона неясного положения (*incertae sedis*).

Подсемейство *Geometrinae* – четвертое по объему среди пядениц, насчитывая около 2350 описанных видов. Геометрины распространены почти всемирно, однако наблюдается явное избегание ими высоких широт и больших высот. Подсемейство экологически связано, главным образом, с лесными ландшафтами и не образует специализированных “зимних” форм. Наиболее богато представлено оно в тропиках, особенно в Южной и Юго-Восточной Азии. Базальные группы геометрин распространены здесь же и в Австралии, но некоторые, возможно, встречаются и в Неотропической области.

3.3.9. Филогенетические связи в группе подсемейств *Desmobathrinae*, *Oenochrominae s. str.* и *Geometrinae* (апоморфии 41–43)

Филогенетические связи между *Oenochrominae s. str.*, *Desmobathrinae* и *Geometrinae* с трудом поддаются анализу. Холловэй предложил монофилию *Geometrinae* и *Desmobathrinae* на основании высокой

концентрации гевердина и наличия пары латеральных пучков щетинок на 3-м стерните брюшка у самцов, обладающих тибиальной кистью (Holloway, 1996, 1997; Holloway *et al.*, 2001). Однако второй признак нами обнаружен также у Archiearinae, а для Geometrinae показана значительная его вариабельность в базальной трибе Pseudoterpnini (Pitkin *et al.*, 2007). Кроме того, цельные вентральные пучки щетинок найдены нами и у базальных Desmobathrinae. В результате не ясно, является ли парность пучков щетинок унаследованной симплезиоморфией Desmobathrinae и Geometrinae, гомоплазией, либо истинной синапоморфией, претерпевшей реверсию в некоторых базальных родах обоих подсемейств. К тому же тибиальная андрокониальная система самцов отсутствует у Oenochrominae *s. str.*, что не позволяет оценить положение последнего подсемейства относительно двух других. Что касается высокой концентрации гевердина, то наличие его у Desmobathrinae было фиксировано только включением в состав подсемейства рода *Celerena*, который мы предлагаем сблизить с Geometrinae. Таким образом, предложенные Холловэем синапоморфии Desmobathrinae и Geometrinae в действительности не проясняют филогенетические связи этих подсемейств.

Попытка обоснования сестринского родства Geometrinae с Oenochrominae *s. str.* была предпринята на основании молекулярно-генетических и морфологических данных (Young, 2006a). При этом выдвинуты следующие вероятные синапоморфии 2 подсемейств: на задних крыльях (в оригинале “in forewing”, что, очевидно, является опиской) жилка M_2 отходит ближе к M_1 , чем к M_3 (признак имеется не у всех Oenochrominae *s. str.*, но встречается и у некоторых Desmobathrinae, то есть может быть гомоплазией); сочетание редукции френулула с расширением гумеральной лопасти задних крыльев (легко гомоплазирующий признак, слабо указывающий на родственные связи даже внутри Geometrinae: Ferguson, 1969); базальный вырост эдеагуса длинный и стройный (сходство не настолько определенное, чтобы отличить базальный вырост эдеагуса у Oenochrominae *s. str.* от такового у многих энномин); корнутусы редуцированы (очень широко распространенная гомоплазия у пядениц). Возможными синапоморфиями гусениц являются очень короткие и головчатые щетинки в первом возрасте, папиллозный интегумент и притупленные щетинки у взрослых гусениц, а также наличие 3 латеральных щетинок на ложных ножках 6-го сегмента брюшка. Признаки преимагинальных стадий в нашей работе не обсуждаются, но первые 3 апоморфии гусениц выглядят довольно сильными.

Таким образом, имагинальные признаки, предложенные Юнг в качестве синапоморфий Geometrinae и Oenochrominae *s. str.*, хотя и могут свидетельствовать о родстве, не являются вполне надежными. Вместе с тем, в скелете гениталий самцов имеется 2 общих для обоих подсемейств признака, которые можно признать синапоморфными. Это наличие гнатосного типа сочленения ункуса в сочетании с его широким дорсальным “окном”, пересеченным продольной полосой склеротизации, и наличие короткой полулунной вогнутой юксты, во многих родах геометрин более или менее глубоко инвагинированной. У всех исследованных Geometrinae (кроме проблемного рода *Celerena*) последний признак сочетается с прикреплением оснований парной мышцы m_3 к саккулусам вальв. В пределах Oenochrominae *s. str.* прикрепление мышц m_3 к саккулусам обнаружено в 3 родах из 4 исследованных (*Parepisparis*, *Arhodia*, *Oenochroma*), а для рода *Monoctenia* можно допустить вторичный переход m_3 на винкулум в связи с сильным развитием коремат в основании саккулусов. Таким образом, этот признак также вполне можно принять в качестве синапоморфии двух подсемейств.

Среди базальных геометрин строение анеллуса в роде *Rhuma* (особенно у типового вида *Rh. subaurata*) очень близко к таковому в энохроминном роде *Parepisparis* (рис. 66; см. также Scoble, Edwards, 1990). В обоих родах анеллус умеренно склеротизирован, с латеральными склеритами, связанными с гемитранстиллами, а юкста полулунной формы. Различие состоит в том, у *Parepisparis* анеллус слит с юкстой (как и у других Oenochrominae *s. str.* со склеротизированным анеллусом), тогда как у *Rhuma* склеротизированный анеллус отделен от юксты мембранозным пространством. Такой же анеллус, отделенный от глубоко инвагинированной юксты, сохраняется у *Eumelea*. Следовательно, можно говорить о базальном синапоморфном сходстве строения анеллусов у Oenochrominae *s. str.* и Geometrinae.

В целом, морфологические данные свидетельствуют о вероятной монофилии Oenochrominae *s. str.* и Geometrinae, а также о сестринском отношении к ним Desmobathrinae. Еще одним существенным признаком сходства первых двух подсемейств можно назвать строение сигнума, который практически идентичен у базальной геометрины *Rh. subaurata* (Pitkin *et al.*, 2007, fig. 160), и у энохромин *Protophyta castanea* Lower (Pitkin *et al.*, 2007, fig. 159) и *Parepisparis* (Scoble, Edwards, 1990, figs. 61–68). Тем не менее, трактовать сходство сигнумов в качестве синапоморфии этих подсемейств до изучения морфологии самок у Oenochrominae *g. m.* преждевременно.

С учетом приведенных синапоморфий Oenochrominae s. str. и Geometrinae, род *Celerena*, в качестве проблемного таксона ассоциированный нами с Geometrinae, может уклоняться даже базальнее точки расхождения обоих подсемейств в силу обычного строения юксты и приводящей ее мускулатуры. Однако для тестирования этого предположения требуются дополнительные материалы.

3.3.10. Состав и монофилия подсемейства Larentiinae (апоморфии 59–62)

Подсемейство Larentiinae (как семейство Hydrimenidae) в основном своем родовом составе было сформировано Мейриком (Meurick, 1892). Он же дал и основные диагностические признаки подсемейства, актуальные для идентификации большинства его представителей до сих пор: наличие нормально развитой жилки M_2 на задних крыльях в сочетании с длинным анастомозом жилок Sc и Rs , либо соединением этих жилок короткой R дистальнее середины дискальной ячейки (Prout, 1910a; Common, 1990; Scoble, 1992; Minet, Scoble, 1998; Holloway et al., 2001; Беляев, 2005). Вместе с тем, подсемейство все еще остается ревизованным слабее, чем Geometrinae, Sterrhinae и Eupominae, причем особенно мало данных имеется об американских Larentiinae. Среди крупных работ, посвященных систематике его представителей, можно назвать следующие: Prout, 1912–1916, 1920–1941, 1930–1938, 1934–1939, 1958; Janse, 1933–1935; McGuffin, 1958; Holloway, 1997; Xue, Zhu, 1999; Choi, 2000, 2001; Xue, Scoble, 2002; Mironov, 2003. Мускулатура гениталий самцов описана лишь для немногих видов европейской фауны (Razowski, Woitusiak, 1981; Кузнецов, Стекольников, 2001; Schmidt, 2001); в нашей работе она впервые изучена еще для 3 палеарктических видов – *Leptostegna tenerata* Chr., *Tyloptera bella* Butl. и *Solitanea defricata* Pglr. (рис. 79, 80, 83–88).

В качестве основного производного признака подсемейства Larentiinae Холловэй выделил особенность рисунка передних крыльев, заключающуюся в наличии множественных поперечных линий, которые имеют тенденцию подходить к заднему краю крыла скорее под прямым углом, чем косо (Holloway, 1997; Holloway et al., 2001). Этот признак, действительно, очень характерен для ларентиин, однако следует заметить, что в палеарктической фауне имеется ряд родов с простым рисунком крыльев (*Carige*, *Chrioloba*, *Docirava* Wlk., *Emmesomia*, *Heterophleps*, *Leptostegna*, *Naxidia*, *Palaeomystis* Warr., *Syzeuxis* Hmps. и некоторые другие); большинство из них обладают развитым гнатосом и принадлежат к трибе Trichopterygini, признаваемой базальной в под-

семействе (Holloway, 1997; Young, 2006a; но см. иное мнение у Hausmann, 2001). Таким образом, нельзя исключить развитие мультилопосного рисунка крыльев уже внутри подсемейства ларентиин.

В жилковании крыльев в качестве базальной синапоморфии ларентиин можно принять слитность Sc и Rs на задних крыльях на длинном промежутке, хотя этот признак и не рассматривался Холловэем в качестве производного для подсемейства, по-видимому, в силу гомоплазии с некоторыми Sterrhinae (Rhodometrini), Geometrinae (*Thalera* Hbn., *Hierochthonia* Prt., *Xenochlorodes* Warr. и др.) и Ennominae (*Semidesertobia* Beljaev и др.). Кроме того, у большинства Trichopterygini у самцов, а часто и у самок, жилки Sc и Rs разобщены и соединены короткой R , которая отходит дистальнее середины дискальной ячейки, что неизвестно для других пядениц. Хотя в большинстве случаев разобщение Sc и Rs у ларентиин связано с различными модификациями в задней половине крыла и, вероятно, является вторичным, первичное слияние жилок в подсемействе скорее всего произошло при дистальном положении R . В подтверждение этому можно привести жилкование крыльев у одних из самых архаичных родов Trichopterygini – *Leptostegna* и *Naxidia*, имеющих хорошо развитый гнатос у самцов и сходные немодифицированные задние крылья у самцов и самок. В этих родах у бабочек обоих полов жилки Sc и Rs на задних крыльях одинаково разобщены и соединены короткой R дистальнее середины дискальной ячейки (см. Xue, Zhu, 1999, figs. 233e, 274, 275).

В соответствии с принятой нами гипотезой о сегогенезе тиббиального андрокониального аппарата в семействе пядениц, базальной апоморфией Larentiinae следует считать утрату у самцов тиббиального желоба и маргиностернальных выростов на 2-ом стерните брюшка. Возможно, в связи с этим тиббиальная кисть у них сложена своеобразными утолщенными пружинящими щетинками, которые, однако, мало пригодны для идентификации подсемейства, поскольку у абсолютного большинства ларентиин тиббиальный андрокониальный аппарат утрачен полностью.

В гениталиях самцов мы выделили 2 вероятные апоморфии Larentiinae – наличие мембранозной складки, отделяющей дорсальный край лабиды от костулы (с чем связана, по-видимому, преимущественно дорсальная направленность выростов лабид относительно эдеагуса), и тесную связь крист, которые обычно имеют вид склеротизированных пластинок, с юкстой. Однако, в связи с отсутствием лабид и крист (вальвелл) у Sterrhinae, невозможно сказать, действительно ли эти признаки являются автапоморфиями ларентиин, или же они унаследованы от общего со стерринами предка. В мускулатуре гениталий

самцов базальных апоморфий подсемейства не выявлено, а среди характерных черт можно назвать устойчивое плезиоморфное прикрепление мышц m_4 к винкулуму и тенденцию к ослаблению и редукции мышц m_1 .

По-видимому, морфологически наиболее архаичной в подсемействе является группа преимущественно восточноазиатских родов, которым свойственны, как правило, простой рисунок крыльев, отдельные жилки Sc и Rs на задних крыльях у самцов и самок, соединенные короткой R дистальнее середины дискальной ячейки, наличие хорошо развитого гнатоса и развитие на копулятивной сумке серии сигнумов в виде поперечного ряда лодочковидных склеритов. Эта группа была впервые намечена Холловэем (Holloway, 1997) в составе родов *Carige*, *Chrioloba*, *Goniopteroloba* Hmps. и *Lobogonia* Wagt. Мы можем прибавить к ней *Brabira* Moore, *Celonoptera* Lederer, *Cryptoloba* Wagt., *Emmesomia*, *Heterophleps*, *Leptostegna*, *Naxidia*, *Palaeomystis*, *Pseudeuchlora* Hmps., *Ptygmatophora* Gumpb., *Syzeuxis*, *Tamurhydrelia* Inoue, *Teinoloba*, *Tyloptera*. В Американской фауне с этой группой по основным признакам может быть сближен род *Dyspteris* Hbn., являющийся типовым для *Dyspteridinae* Hulst, 1896.

Подсемейство *Larentiinae* является вторым по численности видов (около 5800) в семействе пядениц. Оно распространено почти всемирно, за исключением Антарктиды. По сравнению с другими крупными подсемействами пядениц, ларентиины относительно более обильны в верхних горных поясах (особенно в тропиках) и высоких широтах. Богато представлены они в семиаридных и аридных ландшафтах, а в умеренной лесной зоне дают “зимние” формы (*Operophtera* Hbn., *Malacodea* Tngstr.). В отличие от подсемейств геометринного филума, среди них много хортофилов и видов, бабочки которых активны в дневное и сумеречное время.

3.3.11. Состав и монофилия подсемейства *Sterrhinae* (апоморфии 63–69)

Подсемейство *Sterrhinae* (в ранге семейства *Sterrhidae*) впервые было описано и диагностировано Мейриком (Meyrick, 1892) по признакам наличия на задних крыльях нормально развитой жилки M_2 , отходящей от середины дискальной жилки, и жилки Sc , коротко слитой с Rs вблизи основания крыла. С незначительными изменениями эта концепция стеррин сохранилась и по настоящее время (Prout, 1912–1916, 1920–1941, 1930–1938, 1932–1938, 1934–1935, 1934–1939; Janse, 1933–1935; Sterneck, 1940–1941; McGuffin, 1967; Covell, 1970,

1983; Common, 1990; Scoble, 1992; Стекольников, 1996; Holloway, 1997; Minet, Scoble, 1998; Holloway *et al.*, 2001; Hausmann, 2004; Sihvonen, Kaila, 2004; Вийдалепп, 2005; Sihvonen, 2005). Недавно к ныне принимаемому трибам подсемейства (*Cosymbiini*, *Cyllopodini*, *Rhodometrini*, *Rhodostrophiini*, *Scopulini*, *Sterrhini* и *Timandrini*) была добавлена триба *Lythriini*, исключенная из *Larentiinae* (Öunap *et al.*, 2008).

Монофилия *Sterrhinae* была недавно поставлена под сомнение по причине отсутствия универсальных автапоморфий и наличия ряда сходств в линии *Timandrini sensu* Hausmann, 1993 (в составе *Timandrini*, *Cosymbiini* и *Rhodometrini*) с *Larentiinae* (Common, 1990; Holloway, 1997; Holloway *et al.*, 2001; Hausmann, 2001; Sihvonen, Kaila, 2004). В качестве вероятных апоморфий подсемейства были предложены 2 признака (Holloway, 1997): значительная длина и продольная ориентация участка жилки M_1 между точкой ответвления от ствола Rs и дискальной жилкой (признак впервые предложен Форбсом: Forbes, 1948) и наличие светлого ядра, по цвету отличного от фона крыльев, у дискальных пятен на передних и задних крыльях. Первый признак слабо выражен или отсутствует у многих представителей триб *Rhodostrophiini* и в линии *Timandrini*, но имеется у некоторых *Ennominae* и *Desmobaethriinae*. Второй признак отсутствует у *Cyllopodini*, а также у видов с точечными дискальными пятнами, то есть у большинства *Scopulini*, *Sterrhini* и многих представителей остальных триб подсемейства. Таким образом, оба признака не универсальны, а второй признак, хотя и найден только среди *Sterrhinae*, выражен, по-видимому, у меньшей части его представителей.

В серьезной морфологической работе Сихвонена и Кайлы (Sihvonen, Kaila, 2004), охватившей основное мировое таксономическое разнообразие подсемейства, апоморфии *Sterrhinae* были выделены апостериорным методом количественной паттерн-кладистики с использованием программ *NONA* и *WinClada*. При этом монофилия *Sterrhinae* (вместе с включенными в работу в качестве внешней группы ларентиинами *Pelurga comitata* L. и *Larentia clavaria* Haw.!) оказалась поддержана тремя апоморфиями: присутствием 1 или 2 ареол на передних крыльях; отхождением жилки M_1 от проксимальной или дистальной ареолы; отсутствием антериолатеральных расширений на 2-ом стерните брюшка у самцов. Однако первый признак широко распространен среди других подсемейств пядениц (что отмечено и самими авторами исследования) и вовсе не отличает собственно *Sterrhinae*, хотя и имеется почти у всех их представителей. Вторым признаком, по сути, тавтологичен первому, так как при отсутствии ареолы жилка M_1 от нее отходить не может, а в присутствии ареолы она отходит от нее всегда.

Третий признак с нашей точки зрения тоже интерпретирован неправильно, так как отсутствие “антериолатеральных расширений у самцов на 2-ом стерните брюшка” (маргиностернальных выростов по нашей терминологии), хотя само по себе и является апоморфией, но характеризует только терминальные ветви в подсемействе. Таким образом, выделенные апостериорным “машинным” способом апоморфий никак не характеризуют собственно Sterrhinae.

В строении тимпанального аппарата наличие асимметрично развитого с вентральной стороны сколопарного расширения ансы (см. Hausmann, 2004, figs. 1-8), по-видимому, можно принять в качестве почти универсальной и притом инновационной апоморфии стеррин. Во всяком случае, такая степень асимметрии нехарактерна ни для одного из других подсемейств. При этом дорсальное сколопарное крыло ансы очень узкое и ориентировано латерально, по направлению к тимпануму, так что при взгляде на ансу с медиальной стороны (как на большинстве препаратов) его не видно.

В строении гениталий нами выявлены 2 вероятные апоморфии подсемейства – отсутствие лабид и вальвелл (во всяком случае, в их первичном, неинставрированном виде) у самцов и наличие на сигнуме выраженного продольного медианного ребра у самок. Отсутствие лабид и вальвелл не является уникальной апоморфией стеррин, но хорошо отличает это подсемейство от ларентиин. Характер же строения сигнума, по-видимому, может быть принят в качестве уникальной автапоморфии Sterrhinae. В качестве анцестрального для подсемейства нами принят тип сигнума, сходный с таковым у *Leptostales oblinataria* Möschl. и *Pseudasellodes fenestraria* Gn. (см. Sihvonen, Kaila, 2004, fig. 8: R, S) и характеризующийся слитностью шипиков (как у Larentiinae), и наличием медианного ребра, пересекающего сигнум спереди назад. Следы анцестрального наличия такого сигнума прослеживаются во всех родах стеррин, за исключением случаев обширной вторичной шиповатости копулятивной сумки (характерной для *Idaea*), либо полной утраты сигнумов. В роде *Scopula* множественный сигнум в виде области уплощенных, однообразно ориентированных шипиков явно развился в результате разобщения цельного сигнума, причем его медианное ребро во многих случаях сохраняется в виде сплошной продольной полосы склеротизации; при этом для *S. concinnaria* Dup. характерен цельный пластинчатый сигнум с выраженным медианным ребром, который, вероятно, можно считать исходным для рода (см. Hausmann, 2004, fig. 127). В трибе Sterrhini *Ptychamalia perlata* Wagn. обладает большим пластинчатым сигнумом (см. Sihvonen, Kaila, 2004, fig. 8: T), сходным с таковым *S. concinnaria*. Характерные лодочко-

видные сигнумы в линии Timandriini легко выводятся из принятого нами анцестрального типа как результат редукции шипиков и погружения медианной части пластинки. Появление парных сигнумов у Cyllopodini и Rhodostrophiiini можно объяснить разобщением первичного сигнума вдоль медианного ребра.

Мускулатура гениталий самцов в литературе описана только у *Idaea biselata* Hufn., *I. aureolaria* Den. et Schiff. и *Scopula incanata* L. (Razowski, Woitusiak, 1981), а нами дополнительно исследована у *Rhodostrophia vibicaria* и *Dithecodes erasa* из Rhodostrophiiini и *Rhodometra sacraria* L. из Rhodometrini (рис. 92-94). У представителей трибы Rhodostrophiiini имеется анцестральный для пядениц набор мышц. Характерным является наличие перекреста мышц m_2 и m_4 и очень сильное развитие мышц m_7 , которые тянутся от наружной стенки вальвы и вентрального края саккулуса к основанию дистального выроста вальвы, сохраняя, в отличие от *Idaea* и *Scopula*, интравальварное положение. У *Rh. sacraria* мышцы m_1 и m_2 отсутствуют, мышцы m_4 чрезвычайно широкие и занимают почти всю вентральную половину аннулула, а мышцы m_7 имеют то же положение, как и у Rhodostrophiiini, но значительно тоньше. В целом, на имеющемся материале установить апоморфии в мускулатуре гениталий самцов не удалось.

По нашему мнению, сочетание выявленных производных признаков вполне определенно поддерживает монофилию подсемейства Sterrhinae. Выбор же базальной их группы затруднен в связи с сильной и разнонаправленной модификацией гениталий самцов в каждой из триб, так что анцестральные признаки мозаично распределены между ними и ни в одной не преобладают. Самцы трибы Rhodostrophiiini демонстрируют наиболее полный набор склеритов и мышц гениталий, а также плезиоморфное интравальварное положение мышц m_7 . Судя по опубликованным фотографиям гениталий самок, *Trygodes musivaria* H.-S. и *Semaeopus serrilinearis* H.-S. (Sihvonen, Kaila, 2004, fig. 7: O, P) обладают цельным сигнумом ларентиинного типа без медиального ребра, так что роды, к которым принадлежат эти виды, могут располагаться базальнее ныне признанных триб стеррин. Однако мы полагаем, что в качестве базальной группы подсемейства Sterrhinae все же следует принять трибу Ametridini.

Триба Ametridini (=Mecocerini) была установлена Проутом (как Ametridicae) в подсемействе Oenochrominae на основании уникального положения всех 5 радиальных (субкостальных по Проуту) жилок на длинном общем стебле (Prout, 1910b). Эта триба до сих пор находится в составе группы Oenochrominae s. l. и включает 4 неотропических рода (*Almodes* Gn., *Ergavia* Wlk., *Ametris* Hbn., *Macrotres* Westw.), кото-

рые, кроме особенностей жилкования передних крыльев, имеют также очень длинные усики и ноги. Холловэй при характеристике трибы указал, что статус группы нуждается в уточнении, и кратко описал гениталии самок у типового вида номинативного рода трибы – *Ametris nitocris* Cram., которые имеют продолговатую копулятивную сумку на длинном тонком протоке и сигнум в виде продолговатой полосы с короткими шипами, нерегулярно расположенными вдоль сигнума на поперечных ребрах (Holloway, 1996: 149).

Нами были исследованы самцы *A. nitocris*. Описание внешних признаков подробно дано у Проута (Prout, 1910b), поэтому мы только отметим, что у наших экземпляров дистальная жилка на передних крыльях отходит не от общего ствола $Rs+M_1$, как изображено в цитируемой работе (Prout, 1910b, pl. 2, fig. 15), а от M_1 значительно дистальнее точки ответвления этой жилки от ствола R . Эуфрагмальное отверстие тергальной фрагмы почти идентично таковому у *Rh. vibicaria* (см. Fänger, 1999, fig. 83). Тимпанальный аппарат характеризуется большими, сферическими, широко открытыми кавусами, отсутствием кардолацинии и продолговатой ансой, имеющей длинную и очень тонкую базальную часть, пустотелое округлое чашеобразное сколопарное расширение и коническую дистальную часть, оканчивающуюся широкой молотообразной дистальной аподемой (рис. 17).

Скелет гениталий самца *A. nitocris* (рис. 89-91) характеризуется необычным набором признаков: тегумен крепкий и широкий; ункус с очень большим латерально уплощенным дистальным выростом и широким основанием, латерально слитым с основанием гнатоса; гнатос крупный, с широкой шиповатой медианной частью, латерально спаянной с тегуменом близ основания гемитранстилл и имеющей пару длинных латеральных пальцевидных выростов; субанальная пластинка длинная, медианно спаянная с гнатосом; вальвы сравнительно небольшие, сильно щетинистые, без саккулярной выемки вальвулы, с коротким выдающимся вентромедиально саккулюсом и прямой четырехугольной гемитранстиллой; юкста простая, с небольшой базальной выемкой; саккус длинный, пальцевидный; эдеагус простой, трубчатый, с сильно вытянутым основанием, без базального выроста и корнутусов.

В мускулатуре гениталий мышца m_1 мощная, дистально довольно глубоко проникает в основание ункуса почти до его дистального выроста, но прикреплена не к нему, а к особой М-образной аподеме, развитой в результате частичной вторичной склеротизации вентральной стороны ункуса базальнее основания дистального выроста. Мышцы m_2 отходят от заднего края тегумена и тянутся к медиальному краю гемитранстиллы, а мышцы m_4 отходят от широкой паратергаль-

ной пластинки, отделенной от тегумена склеротизированной складкой, и тянутся к базальной половине гемитранстиллы. Мышцы m_7 очень необычно отходят от вентрального края саккулуса и тянутся к его дорсальному краю, прикрепляясь вдоль линии сочленения с юкстой; мышцы m_3 парные, идут от винкулума к средней части юксты и к ее выемке. Эдеагус обслуживают 2 пары мышц, из которых m_5 тянутся от дорсальной части латеральных сторон винкулума к переднему концу эдеагуса, а m_6 – от вершины саккуса к дорсальной стенке дистальной части эдеагуса у места прикрепления анеллуса.

Совокупность приведенных выше морфологических признаков не позволяет сблизить род *Ametris* ни с одним из подсемейств геометринной линии. С ларентиинной линией он сближается по 3 апоморфным признакам: строению ансы (характерного ларентиинного типа), слитности основания гнатоса с унксом и слитности субанальной пластинки с медианной частью гнатоса. Противоречит такому сближению только глубокое проникновение мышцы m_1 в основание ункуса, однако способ прикрепления дистального ее конца уникален и не может интерпретироваться в качестве синапоморфии с геометринной линией подсемейств. В ларентиинной линии *Ametris* может быть сближен со Sterrhinae по 3 синапоморфиям: присутствию на задних крыльях дискального пятна со светлым ядром, наличию длинного участка жилки M_1 между ее основанием на стволе R и местом ответвления дискальной жилки и отсутствию даже следов лабид и вальвелл в гениталиях самцов (апоморфии 63–65). Судя по краткому описанию гениталий самок (Holloway, 1996), строение сигнума не противоречит сближению рода со стерринами, хотя наличие выдвигаемой нами апоморфии этого подсемейства, а именно медианного ребра сигнума, он и не указывает.

По своей организации тегминальный комплекс у *Ametris* напоминает таковой в трибе Rhodostrophini, но резко отличается строением медианной части гнатоса и способом прикрепления дистальных концов мышц m_1 . В целом, бабочки этого рода имеют уникальный набор признаков, который не позволяет сблизить его ни с одной из описанных триб подсемейства Sterrhinae. Судя по сравнительно слабо модифицированным вальвам (кроме уникального положения мышц m_7) и наличию протяженного участка соприкосновения жилок Sc и Rs на задних крыльях (симплезиоморфия пядениц), род *Ametris* может рассматриваться в качестве сестринского по отношению к остальным стерринам.

Подсемейство Sterrhinae насчитывает около 2800 описанных видов, занимая по этому показателю третье место среди подсемейств

пядениц. Стеррины распространены почти всемирно, кроме Гренландии, Исландии и Антарктиды. Они широко населяют лесные и особенно открытые ландшафты, но в высоких широтах и на высокогорьях представлены бедно. Гусеницы часто являются хортофагами, а бабочки многих видов летают днем.

Выявленные в ходе проведенного анализа апоморфии семейства Geometridae и всех его подсемейств перечислены ниже.

1. У самцов с тибияльным андрокониальным аппаратом на 3-м стерните брюшка имеется пара латеральных областей длинных щетинок, выступающих над чешуйчатым покровом брюшка (Holloway, 1996; модифицировано и расширено, включая Archiearinae).

2. Депрессоры ункуса m_1 крепятся широкими тяжами в области вентрального края основания ункуса дистальнее соций (Кузнецов, Стекольников, 1981б; сужено до геометринной группы подсемейств).

3. Основания ветвей гнатоса глубоко вклиниваются между ункосом и тегуменом, так что латеральные стороны основания ункуса широко опираются на основания гнатоса (тегминально-гнатосный тип сочленения ункуса).

4. Вальва с глубокими субкостальным и саккулярным углами анеллифера.

5. Костула в виде двулопастной гемитранстиллы: вентральная лопасть образована базальным отростком, дорсальная – медиальным расширением дорсального края костулы вдоль вентральной мембраны тегминальной области; мышцы m_4 крепятся к дорсальной лопасти гемитранстиллы медиальнее m_2 и перекрещены с ней (Стекольников, Кузнецов, 1982; модифицировано и расширено до геометринной группы подсемейств).

6. Кристы связаны с саккулами вальв теснее, чем с юкстой.

7. Паратергальная пластинка широко соединена с антериовентральными сторонами тегумена, сохраняя широкую связь и с винкулумом; мышцы m_4 отходят между тегуменом и винкулумом.

8. Сигнум в виде цельной, хорошо склеротизированной и умеренно вогнутой овальной или округлой шиповатой пластинки.

9. У самцов с тибияльным андрокониальным аппаратом имеется тибияльная кисть, направляемая к секреторной области на 2-м стерните брюшка посредством встречных выростов на задних коксах и на передних углах 2-го стернита брюшка.

10. На 2-м стерните брюшка самцов антериомедианно имеется секреторная область (Holloway, 1997; модифицировано).

11. Сколопарное расширение ансы канального типа (представляет собой расширение канала ансы).

12. Дистальная аподема ансы сильно расширена, так что вершина ансы по очертаниям напоминает молот (Cook, Scoble, 1992).

13. Гнатос в основании слит с тегуменом и ункосом.

14. Субанальная пластинка слита с медианной частью гнатоса.

15. Сложные глаза небольшие, овальные (Holloway *et al.*, 2001).

16. У самцов тибияльная кисть укладывается в заворот дорсального края голени.

17. На 2-м сегменте брюшка имеются узкие передние тергоплевральные склериты.

18. На заднегруди медианное “окно” сильно сужено, дополнительный тимпанум редуцирован (Hasenfuss, 2000).

19. Кавусы большие, почти соприкасаются медиально.

20. Вентральное крыло ансы отсутствует.

21. Кардолация в виде глубокой прямой складки между дорсальным и передним углами наружного отверстия кавуса (Cook, Scoble, 1992).

22. Сигнум с 2–4 увеличенными шипами на переднем крае.

23. У самцов, обладающих тибияльным андрокониальным аппаратом, на 3-м стерните брюшка щетинистые области (область) сложены крепкими игольчатыми щетинками.

24. Предвершинная часть канала ансы утончена и образует длинный участок с почти параллельными стенками; вершина канала головчатая.

25. Кардолация в виде округлой лопастевидной складки.

26. Жилка M_2 на задних крыльях отсутствует или рудиментарная, не трубчатая (Holloway, 1997).

27. У самцов с тибияльным андрокониальным аппаратом задние голени утолщены, особенно в средней части.

28. У самцов с тибияльным андрокониальным аппаратом на 3-м стерните брюшка вентрально имеется узкий поперечный гребень крепких игловидных щетинок (Holloway, 1994).

29. Депрессоры ункуса m_1 прикреплены узкими тяжами медианно к вентральному краю дистального выроста ункуса (Стекольников, Кузнецов, 1982; модифицировано).

30. Лабиды дорсально подвижно сочленены с костулой и вентрально сращены с юкстой.

31. Сигнум в виде глубоко инвагинированной пузыреобразной шиповатой пластинки с короной более крупных шипов по периметру – грибовидный или звездчатый (Holloway, 1994).

32. Ункус сочленен только с основаниями ветвей гнатоса (гнатосный тип сочленения ункуса).
33. Вальва с большой медиальной лопастью вальвулы.
34. Лабиды расположены вентролатеральнее эдеагуса и широко соединены с юкстой, рудиментарные или отсутствуют (возможно, интегрированы с юкстой или анеллусом).
35. Кристы полностью слиты с саккулусами вальв.
36. Тимпанальный аппарат без лопастевидной кардоляции.
37. У самцов, обладающих тибияльным андрокониальным аппаратом, 3-й стернит брюшка с парой продольно вытянутых областей игольчатых щетинок (Holloway, 1996).
38. Тегумен продольно широкий; мышцы m_4 крепятся к тегумену.
39. Коста вальвы на вершине обособлена.
40. Гемитранстиллы укорочены, их дорсальная лопасть редуцирована.
41. Ункус в основании с широким медианными “окном”, пересеченным продольной полосой склеротизации.
42. Юкста короткая и широкая, в основании вогнутая, по очертаниям более или менее полукруглой формы.
43. Мышцы m_3 базальным концом прикреплены к саккулусам (Стекольников, Кузнецов, 1981; расширено на *Oenochrominae s. str.*).
44. Кавус на дорсальной стороне с глубокой выемкой между его дорсолатеральным углом и тимпанальной рамой.
45. Тегминальный комплекс гениталий самца усилен: тегумен широкий, ункус и гнатос сильно склеротизированные.
46. Винкулум М-образный, вентрально с узким мембранозным участком посредине.
47. В чешуйчатом покрове крыльев имеется большое количество пигмента гевердина (Cook *et al.*, 1994).
48. У самцов, обладающих тибияльным андрокониальным аппаратом, задние голени имеют дистальный вырост, в который продолжается медиальный желоб голени (Ferguson, 1985).
49. У самцов, обладающих тибияльным андрокониальным аппаратом, 3-й стернит брюшка с парными округлыми группами крепких щетинок, не вытянутыми продольно (Holloway, 1996).
50. Депрессоры ункуса m_1 крепятся узкими тяжами латерально к основанию дистального выроста ункуса (при его наличии).
51. Соции крупные, обычно длиннее ширины основания ункуса (Holloway, 1996).
52. Вальва без субкостального угла и с глубоким саккулярным углом анеллифера, почти достигающим ее вентрального края.

53. Мышцы m_7 отходят от верхнего края внутренней стенки саккулуса дорсальнее мышц m_3 (Стекольников, Кузнецов, 1981).
54. Паратергальная пластинка интегрирована с тегуменом; мышцы m_4 отходят от тегумена (Стекольников, Кузнецов, 1981).
55. Винкулум со свободным выростом заднего края вентральной стенки винкулума, направленным назад между саккулусов вальв (Holloway, 1996; модифицировано).
56. Эдеагус ложковидный, с длинным базальным выростом, суженным в основании и расширенным дистально.
57. Склеротизация дорсальной стенки эдеагуса не выражена (Holloway, 1996).
58. Анальные сосочки косо срезанные, папиллозные (Holloway, 1996).
59. На задних крыльях жилки Sc и Rs соединены короткой R дистальнее середины дискальной ячейки, либо слиты друг с другом на длинном промежутке (дистальный край которого определяется положением редуцированной R).
60. У самцов, обладающих тибияльным андрокониальным аппаратом, маргиностеральные выросты отсутствуют, а тибияльная кисть сложена утолщенными пружинистыми волосками.
61. Лабиды дорсально отделены от костулы узкой мембранозной складкой.
62. Кристы связаны с юкстой теснее, чем с саккулусами вальв.
63. На передних крыльях жилка M_1 имеет значительную длину и продольную ориентацию участка между точкой ответвления от ствола Rs и дискальной жилкой (Holloway, 1997).
64. На крыльях дискальные пятна имеют светлое ядро, по цвету отличное от фона крыльев (Holloway, 1997).
65. Лабиды и кристы отсутствуют.
66. У самцов, обладающих тибияльным андрокониальным аппаратом, имеется 2 тибияльных кисти, медиальная и дорсальная.
67. Тибияльная кисть уложена в заворот вентрального края голени.
68. Анса со сколопарным расширением, асимметрично развитым с вентральной стороны.
69. Сигнум с медианным продольным ребром по всей пластинке.

Распределение приведенных апоморфий по подсемействам представлено в таблице 3, а результирующая синапоморфограмма подсемейств изображена на рис. 3.

Таблица 3. Распределение апоморфий в семействе Geometridae

Таксоны	Апоморфии																			
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
Archiearinae	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1
Ennominae	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0
Desmobathrinae s. str.	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
Desmobathrinae g. m.	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0
Oenochrominae s. str.	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0
Celerena Wlk.	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Geometrinae	1	1	1	0	1	0	1	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
Larentiinae	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	0	0
Ametris Hbn.	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0
Sterrhinae s. str.	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	0	0
	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40
Archiearinae	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Ennominae	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0
Desmobathrinae s. str.	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1
Desmobathrinae g. m.	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1
Oenochrominae s. str.	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0
Celerena Wlk.	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0
Geometrinae	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0
Larentiinae	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Ametris Hbn.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Sterrhinae s. str.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60
Archiearinae	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Ennominae	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Desmobathrinae s. str.	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Desmobathrinae g. m.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Oenochrominae s. str.	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0
Celerena Wlk.	0	0	0	0	?	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Geometrinae	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Larentiinae	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Ametris Hbn.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Sterrhinae s. str.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	61	62	63	64	65	66	67	68	69	70	71	72	73							
Archiearinae	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0							
Ennominae	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0							
Desmobathrinae s. str.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0							
Desmobathrinae g. m.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0							
Oenochrominae s. str.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0							
Celerena Wlk.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0							
Geometrinae	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0							
Larentiinae	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0							
Ametris Hbn.	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0							
Sterrhinae s. str.	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1							

Обозначения см. табл. 1.

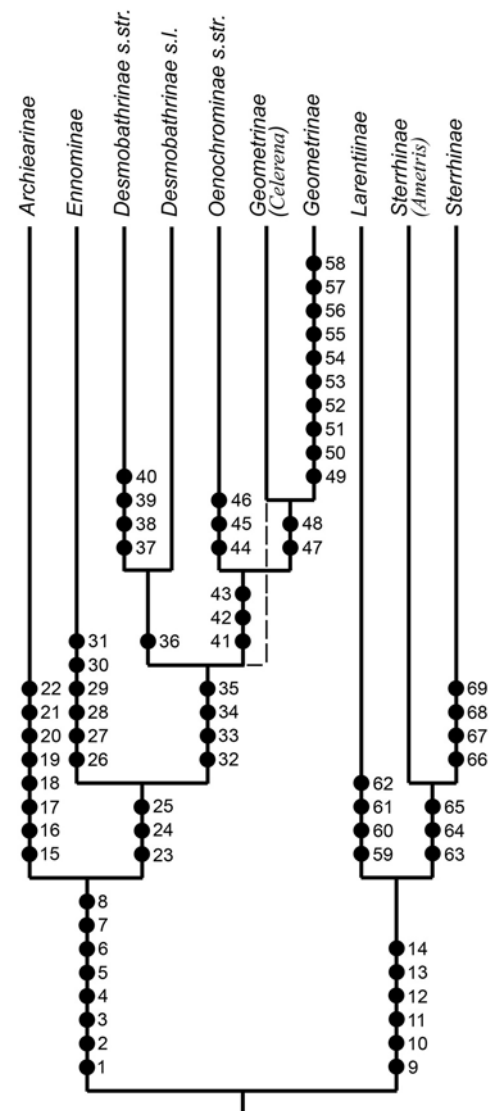


Рис. 3. Филогенетические связи подсемейств Geometridae.

3.4. Сравнительный анализ морфологических и молекулярных филогений семейства Geometridae

В отличие от морфологической филогении подсемейств и триб пядениц, предложенной Холловэем (Holloway, 1997, fig. 2), в нашей схеме Archiearinae лишились своего традиционного базального положения в семействе и вошли в состав геометринной ветви подсемейств в качестве ее базальной группы. Oenochrominae *s. str.* также потеряли свое традиционное суббазальное (вслед за Archiearinae) положение в семействе и оказались одной из терминальных ветвей в качестве группы, сестринской Geometrinae. Desmobaethrinae (включая Orthostixinae и Alsophilinae) заняли место базальнее предыдущей сестринской пары подсемейств. Таким образом, филогения геометринной группы подсемейств подверглась полному пересмотру. Larentiinae и Sterrhinae сохранили свой монофилетический статус, но обрели базальное уклонение от остальных пядениц.

Наибольший интерес представляет сравнение полученной кладограммы с недавно опубликованной и наиболее обоснованной молекулярной филогенией пядениц, предложенной Ямамото и Сота (Yamamoto, Sota, 2007). Последняя построена на основании секвенирования 2 митохондриальных генов – COI-II и 16S rRNA, и 2 ядерных генов – EF-1a и 28S rRNA. Этими авторами приведено 3 варианта филогенетических деревьев, полученных на основании анализа комбинированных данных по всем генам методом парсимонии (parsimonious consensus tree: Yamamoto, Sota, 2007, fig. 2a), методом Байеса (Bayesian consensus tree: там же, fig. 2b) и методом максимального подобия (maximum likelihood tree: там же, fig. 2c).

Кладограмма, полученная методом парсимонии, в большинстве узлов совпадает с предлагаемой нами, кроме внешнего положения ветви (Desmobaethrinae + Orthostixinae) по отношению к ветви (Oenochrominae + Geometrinae + Ennominae) и включения Alsophilinae в Ennominae. Однако все базальные ветви кладограммы поддержаны низким значением бутстрапа (<50), а *Archiearis parthenias* неправдоподобно кластрирован вместе с *Lomographa bimaculata* F.

Кладограмма, полученная методом Байеса, в основном тоже соответствует нашей кладограмме, однако на ней ветвь (Desmobaethrinae + Orthostixinae) остается внешней по отношению к ветви (Oenochrominae + Geometrinae + Ennominae), Alsophilinae остаются расположенными среди Ennominae, а часть родов Ennominae из триб Abraxini, Macariini и Boarmiini *sensu* Holloway, 1994 кластрирована с (Oeno-

chrominae + Geometrinae) при умеренно высоком значении оценки вероятности (probability values, 63%).

Кладограмма, полученная методом максимального подобия, в отличие от обеих предыдущих схем, имеет разрешение всех узлов, и, по существу, отличается от нашей только по 2 позициям – внешнему положению (Desmobaethrinae + Orthostixinae) и включению Alsophilinae в Ennominae, причем в обоих случаях с высоким значением бутстрапа (91 и 100 соответственно). Archiearinae кластрированы при этом вместе с (Desmobaethrinae + Orthostixinae), но с поддержкой значением бутстрапа менее 50. Энномины на данной схеме образуют монофилетическую группу, хотя и с невысокой поддержкой значением бутстрапа (59).

Монофилия подсемейств Oenochrominae, Geometrinae и Ennominae на двух последних схемах поддержана высокими значениями оценки вероятности (100) и бутстрапа (91), что является серьезным молекулярно-генетическим аргументом в пользу надежности данного кластера. Более того, данный кластер может быть поддержан и с морфологической точки зрения, благодаря синапоморфному наличию во всех 3 подсемействах большой лопастевидной кардолацинии. Однако большинство других рассмотренных нами морфологических признаков находятся в конфликте с таким решением, и мы пришли к выводу о большей вероятности внешнего положения Ennominae по отношению к группе (Desmobaethrinae + Oenochrominae + Geometrinae). Тем не менее, нет оснований исключать категорически возможность пересмотра этого кластера в пользу паттерна, предлагаемого молекулярной филогенией.

Наиболее конфликтным между данными молекулярной филогении и морфологии является положение Alsophilinae. Мы не видим морфологических оснований для сближения альзофилин с Ennominae: ни с боармиинным родом *Agriopsis* Hbn. (Abraham *et al.*, 2001; Young, 2006a), ни с группой родов *Colotois* Hbn., *Descoreba* Butl., *Pachyligia* Butl., *Planociampa* Prt. и *Wilemania* Prt. (по Yamamoto, Sota, 2007), принадлежащей к удаленной от Boarmiini филогенетической ветви энномин, ни с какой-либо другой группой этого подсемейства. Имеющиеся черты сходства альзофилин и энномин малочисленны и слабы (обзор см. Young, 2006a: 51) и относятся, главным образом, к строению куколок. Общие признаки в хетотаксии и строении кремастера куколок, отмеченные Накамурой (Nakamura, 1987, 2004) и послужившие основанием для включения Alsophilinae в Ennominae, являются признаками идентификационными, а не филогенетическими. Наличие на сегментах брюшка с 4-го по 7-ой только щетинок 1D встречается в разных

подсемейства пядениц, в том числе и у десмобатрины *Ozola defectata* Inoue (Nakamura, 2004, fig. 20). Двурогий кремастер альзофилин явно развивается в связи с окукливанием в почве (корреляция формы кремастера и способа окукливания отчетливо прослеживается у энномин) и скорее может быть выведена из широкого и короткого кремастера десмобатрин (*Naxa seriaria* Motschulsky, *Ozola defectata*: Nakamura, 2004, figs. 19, 21), чем из длинного и узкого – энномин. Кроме того, в определительной таблице подсемейств пядениц по куколкам Накамура выводит Alsophilinae (как “Ennominae [II]”, под которыми закодированы роды *Alsophila*, *Alsophiloides* и *Inurois*) отдельной тезой, не связанной с другими энноминами (Nakamura, 2004: 10), что говорит о фактическом отсутствии общих признаков у куколок этих двух подсемейств. Паточка и Зах, указывая на сходство куколок *Theria* Hbn. (Ennominae) с куколками европейских *Alsophila*, прямо пишут о возможности его конвергентной природы в связи с серьезными отличиями по другим признакам (Patočka, Zach, 1994: 744).

Таким образом, в настоящее время отсутствуют серьезные морфологические основания для сближения Ennominae и Alsophilinae. Обращает на себя внимание тот факт, что обе группы энномин, с которыми альзофилины объединялись по молекулярно-генетическим данным, характеризуются общей с ними экологической адаптацией – активностью имаго в позднеосенне-ранневесенний период. Такая адаптация сопровождается характерным набором бионических и морфологических признаков “синдрома зимних пядениц”: быстрым развитием гусениц в раннелетний период, длительной летней эстивацией куколки или предкуколки в почве в плотном коконе, зимовкой фататного имаго, хорошо выраженным половым диморфизмом, афагией имаго и др. (Беляев, 1996; Beljaev, 2000). Возможность конвергенции нуклеотидных последовательностей, использовавшихся в молекулярно-филогенетических исследованиях пядениц, под воздействием специфических условий жизни бабочек при низких температурах пока еще не вполне ясна. Тем не менее, такое предположение нами высказывалось (Beljaev, 2003) на основании данных о глубокой перестройке физиологии имаго “зимних” пядениц (Heinrich, Mommsen, 1985; Marden, 1995).

Молекулярная филогения пядениц, полученная на основании секвенирования рибосомального гена 28S D2 (Young, 2006a), интересна тем, что в анализ было включено множество архаичных австралийских родов. На финальной кладограмме (Young, 2006a, fig. 10) Ennominae отчетливо собраны в общий терминальный кластер, Oenochrominae s. str. (в составе *Monoctenia falernaria* и *Oenochroma vinaria* Gn.)

попали в общий кластер с Geometrinae (в составе *Heliomystis electrica*, *Jodis putata* L., *Chlorocoma vertumnaria* Gn., “*Sterictopsis* sp.” и *Hypobapta percomptaria* Gn.), а Archiearinae (*Archiearis parthenias*) оказались сестринской группой к ветви (Oenochrominae + Geometrinae). Кластер (Oenochrominae + Geometrinae + Archiearinae) образует сестринскую пару с Ennominae, а *Dichromodes euscia* Meur. (род нами отнесен к Desmobaethrinae g. m.) отходит базальнее этих 2 групп. До этого места филогения по Юнг почти полностью совпадает с филогенией по Ямамото и Сота, за исключением кластеризации Archiearinae. Последовательность ветвления Sterrhinae и Larentiinae у Юнг соответствует молекулярной филогении Абрахама с соавторами и основана почти на тех же данных. Следует заметить, что все кластеры, приведенные в работе Юнг, поддержаны значениями бутстрапа ниже 50.

При анализе молекулярных филогений обращает на себя внимание неустойчивое положение рода *Archiearis*, который, хотя и не выходит за рамки геометринной линии пядениц, в зависимости от метода построения кладограммы и набора анализируемых видов и генов, присоединяется то к некоторым родам Ennominae (Abraham *et al.*, 2001; Yamamoto, Sota, 2007), то к кластеру (Ennominae + Geometrinae) (Abraham *et al.*, 2001), то к кластеру (Oenochrominae + Geometrinae) (Young, 2006a), то к Desmobaethrinae (Yamamoto, Sota, 2007). Этот разброс, возможно, свидетельствует о больших и примерно равнозначных генетических отличиях *Archiearis* от каждого из перечисленных таксонов, так что кластеризация рода происходит по случайно совпадающим негомологичным наборам нуклеотидов. Не исключено, что аналогичная ситуация имеет место и в случае с Alsophilinae, представляющих собой морфологически компактную и также сильно изолированную от других пядениц группу.

В целом можно заключить, что предлагаемая нами морфологическая филогения подсемейств пядениц находится в хорошем соответствии с последними молекулярно-генетическими данными. В частности, обеими группами данных поддерживается базальная дихотомия пядениц на геометринную и ларентиинную линии, монофилия Larentiinae и Sterrhinae, монофилия Oenochrominae s. str. и Geometrinae. Согласование обеих филогений в части положения подсемейств Archiearinae и Desmobaethrinae возможно, но требует дополнительных исследований. Положение Alsophilinae по морфологическим и молекулярно-генетическим данным резко расходится, и перспектива согласования позиций здесь пока не просматривается.

4. СИСТЕМА ПОДСЕМЕЙСТВ СЕМЕЙСТВА GEOMETRIDAE

В соответствии с предложенной филогенией, нами принимается новая система семейства пядениц в составе 7 подсемейств. Для каждого подсемейства приводится список включенных названий таксонов группы семейства, которые даны в хронологическом порядке и в оригинальном написании. Особыми значками помечены: непригодные названия (‡); пригодные названия, невалидные в силу младшей омонимии или образованные от младших омонимов родовой группы (†); пригодные названия, основанные на ошибочно определенном типовом виде типового рода (°). Названия, впервые ассоциированные с соответствующим подсемейством, выделены жирным шрифтом.

Название "Geometridae" было принято в качестве валидного названия семейства решением Международной комиссии по зоологической номенклатуре (ICZN, 1957) и помещено в Официальный список названий группы семейства в зоологии (Melville, Smith, 1987). Старшим пригодным названием группы семейства в подсемействе Sterrhinae является *Scopulites* Duponchel, 1845, однако его корректное применение требует специального обращения в Международную комиссию по зоологической номенклатуре, поскольку первоначально в *Scopulites* не был включен ни один вид, принадлежащий номинативному роду *Scopula*. Кроме того, имеются еще 5 пригодных не омонимичных названий, старших по отношению к *Sterrhidae* Meyrick, 1892. Однако именно название *Sterrhinae* очень широко используется для обозначения этого подсемейства, и его уже неоднократно предлагалось сохранить в качестве валидного (Fletcher, 1979; Holloway, 1994, 1997; Hausmann, 2004; Sihvonen, Kaila, 2004). По духу, такое предложение не противоречит статье 23.2 Международного кодекса зоологической номенклатуры (ICZN, 1999; МКЗН, 2000), но формальные основания для номенклатурного закрепления приоритета этого названия отсутствуют.

Fam. **GEOMETRIDAE**

Subfam. **ARCHIEARINAE**

°*Brephides* Herrich-Schäffer, 1853; *Archiearinae* Fletcher, 1953.

Subfam. **ENNOMINAE**

‡*Phalaenites* Latreille, 1802; ‡*Chleuastae* Hübner, 1823; ‡*Erastriae* Hübner, 1823; ‡*Eusarcae* Hübner, 1823; ‡*Eutrapelae* Hübner, 1823; ‡*Hylaeae* Hüb-

ner, 1823; ‡*Cymatophorae* Hübner, 1825; ‡*Pachyes* Hübner, 1825; ‡*Sciadae* Hübner, 1825; ‡*Spilotae* Hübner, 1825; *Amphidasites* Duponchel, 1845; *Aspilatites* Duponchel, 1845; *Boarmites* Duponchel, 1845; *Caberites* Duponchel, 1845; *Cleorites* Duponchel, 1845; *Dasydites* Duponchel, 1845; *Ennomites* Duponchel, 1845; *Fidonites* Duponchel, 1845; *Gnophites* Duponchel, 1845; *Hibernites* Duponchel, 1845; *Sionites* Duponchel, 1845; †*Zerenites* Duponchel, 1845; *Epionidae* Bruand, 1846; *Urapteridae* Bruand, 1846; *Bistonidi* Stephens, 1850; *Odopteridi* Stephens, 1850; †*Erastridae* Herrich-Schäffer, 1851; *Emplocidae* Guenée, 1858; *Hypochrosinae* Guenée, 1858; †*Ligidae* Guenée, 1858; *Macaridae* Guenée, 1858; *Palyadae* Guenée, 1858; †*Brotiinae* Grote, 1882; *Oxydiidae* Butler, 1886; †*Pantheridae* Moore, 1887; *Selidosemidae* Meyrick, 1892; *Abraxinae* Warren, 1893; *Ascotinae* Warren, 1893; *Deiliniinae* Warren, 1893; *Eubyjinae* Warren, 1893; *Braccinae* Warren, 1894; *Catopyrrhinae* Warren, 1894; *Nephodiinae* Warren, 1894; *Plutodinae* Warren, 1894; *Prosopopolophinae* Warren, 1894; *Scardamiinae* Warren, 1894; *Semiothisinae* Warren, 1894; *Cheimatobiidi* Tutt, 1896; *Crocallidi* Tutt, 1896; *Eranniinae* Tutt, 1896; *Leuculinae* Hulst, 1896; *Metrocampidae* Tutt, 1896; *Odontoperinae* Tutt, 1896; *Rumiinae* Tutt, 1896; *Seleniidi* Tutt, 1896; *Fernaldellinae* Hulst, 1896; *Melanchroiiinae* Hulst, 1896; *Sphacelodinae* Hulst, 1902; *Pachycnemiidae* Kirby, 1903; *Diptychini* Janse, 1933; *Aleucini* Djakonov, 1936; *Daliminae* Wehrli, 1940; *Colotoinae* Wehrli, 1940; °*Lomographinae* Wehrli, 1940; *Phaseliinae* Wehrli, 1941; *Wilemaninae* Wehrli, 1941; *Anagogini* Forbes, 1948; *Angeronini* Forbes, 1948; *Azelinini* Forbes, 1948; *Baptini* Forbes, 1948; *Campaeini* Forbes, 1948; *Cingiliini* Forbes, 1948; *Epirrhantini* Forbes, 1948; °*Gonodontini* Forbes, 1948; *Lithinini* Forbes, 1948; *Melanolophini* Forbes, 1948; *Nacophorini* Forbes, 1948; *Atomorphinae* Wehrli, 1953; ‡*Psodinae* Povolny & Moucha, 1955; *Lacarini* Orfila & Schajovskoy, 1959; *Glaucinini* Rindge, 1959; ‡*Bupalini* Herbulot, 1963; ‡*Compsopterini* Herbulot, 1963; ‡*Onychorini* Herbulot, 1963; ‡*Theriini* Herbulot, 1963; *Apeirini* Kuznetsov & Stekolnikov, 1982; *Cystidiini* Kuznetsov & Stekolnikov, 1982; *Diaprepesillini* Kuznetsov & Stekolnikov, 1982; ‡*Apochimini* Viidalepp, 1989; *Desertobiini* Viidalepp, 1989; ‡*Zamacrini* Viidalepp, 1989; ‡*Milioniini* Inoue, 1992; ‡*Obeidiini* Inoue, 1992; *Cassymini* Holloway, 1994; *Eutoeini* Holloway, 1994; *Thinopterygini* Holloway, 1994; *Deveniliini* Beljaev, 1998.

Subfam. **DESMOBATHRINAE**

Desmobathridae Meyrick, 1886; *Orthostixidae* Meyrick, 1892; ‡***Alsophilinae*** Herbulot, 1962; ***Cheimoptenini*** Kuznetsov & Stekolnikov, 1982.

Subfam. **OENOCHROMINAE**

Oenochrominae *s. str.*: Oenochromidae Guenée, 1858; Monocteniadae Meyrick, 1889. Oenochrominae *s. l.*: †Lyrceidae Meyrick, 1884.

Subfam. **GEOMETRINAE**

Geometrida Leach, 1815; ‡Terpnae Hübner, 1823; Chlorochromites Duponchel, 1845; Hemitheidae Bruand, 1846; Hazidae Guenée, 1858; Euschemidae Walker, 1862; Nemorinae Gumpfenberg, 1887; Pseudoterpnae Warren, 1893; **Eumeleinae** Warren, 1894; Dysphaniinae Warren, 1895; Aracimini Inoue, 1961; Comibaenini Inoue, 1961; Comostolini Inoue, 1961; Hemistolini Inoue, 1961; Jodiini Inoue, 1961; Neohipparchini Inoue, 1961; Ochrognesiini Inoue, 1961; Rhomboristini Inoue, 1961; Terpnini Inoue, 1961; Thalassodini Inoue, 1961; Timandromorphini Inoue, 1961; ‡Euchlorini Herbulot, 1963; ‡Thalerini Herbulot, 1963; Dichordophorini Ferguson, 1969; Lophochoristini Ferguson, 1969; Synchlorini Ferguson, 1969; Heliothinae Exposito, 1978; ‡Archeobalbini Viidalepp, 1981; ‡Pingasini Inoue, 1992; ‡Hierochthoniini Viidalepp, 1996; Microloxiini Hausmann, 1996.

Subfam. **LARENTIINAE**

‡Rheumapterae Hübner, 1825; ‡Epirritae Hübner, 1825; Cidarites Duponchel, 1845; Eubolites Duponchel, 1845; Larentites Duponchel, 1845; Melanthites Duponchel, 1845; Melanippidae Bruand, 1846; Chesiadi Stephens, 1850; Erateinidae Guenée, 1858; Operophterinae Packard, 1876; Eucosminae Gumpfenberg, 1887; Hydriomenidae Meyrick, 1892; Astheninae Warren, 1893; Scotopteryginae Warren, 1893; Eucestiinae Warren, 1894; Trichopteryginae Warren, 1894; Tephroclystinae Warren, 1895; Eupitheciinae Tutt, 1896; Lobophorinae Tutt, 1896; °Ortholithinae Tutt, 1896; Triphosidi Tutt, 1896; Dyspteridinae Hulst, 1896; Phasianinae Gumpfenberg, 1897; Eudulinae Warren, 1897; Heterusiinae Warren, 1897; †Monotaxiinae Hulst, 1902; Entephrinae Pierce, 1914; Epirrhoinae Pierce, 1914; Oporiniinae Pierce, 1914; Philereminae Pierce, 1914; Therinae Pierce, 1914; Xanthorhoinae Pierce, 1914; Psychophterinae Hampson, 1918; Stamnodini Forbes, 1948; Mesoleucini McGuffin, 1958; ‡Euphyiini Herbulot, 1961; ‡Perizomini Herbulot, 1961; ‡Rheumapterini Herbulot, 1961; ‡Cataclysmiini Herbulot, 1962; ‡Odeziini Exposito, 1978; ‡Solitaneini Leraut, 1980; Chloroclystina Mironov, 1990.

Subfam. **STERRHINAE**

‡Sphecodae Hübner, 1825; ‡Cyclophorae Hübner, 1825; °Scopulites Duponchel, 1845; †Acalalites Duponchel, 1845; Timandridi Stephens, 1850; †Ephyridae Guenée, 1858; **Mecoceridae** Guenée, 1858; Zonosomatidae

White, 1876; Goniacidaliinae Packard, 1876; Idaeidae Butler, 1881; †Cyclophoridae Moore, 1887; Sterrhidae Meyrick, 1892; Cylopodidae Kirby, 1892; **Ametridicae** Prout, 1910; Cosymbiinae Prout, 1911; Micropinidae Kirby, 1912; Ptychopodinae Pierce, 1914; Aletinae Hampson, 1918; Rhodostrophiiidae Prout, 1935; Rhodometrinae Agenjo, 1952; ‡Lythriini Herbulot, 1962; ‡Calothysanini Herbulot, 1963; ‡Problepsini Wiltshire, 1990.

Принятая нами система по составу и порядку расположения подсемейств близка к системе Скобле (Scoble, in Minet, Scoble, 1998), но подсемейства Desmobathrinae и Oenochrominae, Larentiinae и Sterrhinae стоят в обратной очередности, а подсемейство Alsophilinae упорядочено. Выделение же 2 неноменклатурных групп “геометринных” и “ларентиинных” подсемейств, учитывая их таксономический состав, переключается со старыми предложениями по разделению пядениц на Dendrometrites и Phytometrites (Herrich-Schäffer, 1847), или на Gnatoi и Agnatoi (Pierce, 1914).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Создание адекватной таксономической структуры семейств и подсемейств геометроидных чешуекрылых происходило путем интенсификации формирования таксонов на основе незначительного количества “ключевых” признаков, маркировавших “естественные” группы, которые в большинстве своем были впоследствии признаны голофилетическими. Родовой состав триб в семействе Geometridae, в связи с отсутствием отчетливых диагностических признаков, до сих пор формируется в основном экстенсивно. Решение проблемы структурирования подсемейств пядениц видится на пути углубления сравнительно-морфологических и филогенетических исследований геометроидных чешуекрылых.

На основании согласования результатов независимых сегогенетических анализов морфоструктур передних сегментов брюшка, а также скелета и мускулатуры копулятивных аппаратов самцов подтверждено сестринское родство Geometridae с Uraniidae и более отдаленное родство с Drepanidae *s. l.* Филогенетические связи Drepaninae, Thyatirinae и Cycludiinae остались неразрешенными. В пределах Uraniidae допускается уклонение подсемейств в последовательности (Uraniinae (Auzeniinae (Eripleminiinae + Micropiinae))), что противоречит существующим представлениям об их родственных связях. Семейства Eri-

peiiidae и Sematuridae, вероятно, образуют сестринскую пару, уклонившуюся от перечисленных выше тимпанотных геометроидных семейств. Ближайшим к геометроидным чешуекрылым предлагается считать семейство Cimeliidae.

В ходе семогенетического анализа структур передних сегментов брюшка геометроидных чешуекрылых обоснована возможность общего происхождения тимпанальных органов Drepanidae s. l., Uraniidae и Geometridae. Тимпанальные органы Geometridae могли произойти от тимпанальных органов, сходных с таковыми у самок Uraniidae, путем рудиментации тимпанальной капсулы. В тимпанальных органах Uraniidae найдена ранее неописанная мышца, регулирующая степень натяжения тимпанума и названная тимпанальной мышцей (*musculus tympani*). Морфологических свидетельств о возможной преемственности тимпанальных капсул геометроидных семейств от таковых пиралоидного типа не найдено.

На основании установленного филогенетического паттерна сделан вывод о том, что предки каждого из семейств геометроидных чешуекрылых, в том числе и пядениц, должны были представлять собой умеренно больших, сравнительно узкоккрылых и умеренно толстотельных бабочек, напоминавших по облику Cimeliidae или мало специализированных Thyatiridae. Приобретение бабочками характерного “геометроидного” облика должно было независимо произойти, по крайней мере, в 3 филумах.

Сформировано представление о наборе филогенетически значимых анцестральных признаков семейства Geometridae, относящихся к тиббиальному андрокониальному аппарату самцов, к структурам передних сегментов брюшка (включая тимпанальные органы) и к копулятивным аппаратам самцов и самок. Проанализированы основные направления трансформации этих признаков в пределах семейства. В результате проведения семогенетического анализа перечисленных морфологических систем предложена новая филогения подсемейств пядениц, в которой впервые дано морфологическое обоснование базального разделения семейства пядениц на 2 большие монофилетические группы, геометринную и ларентиинную. В пределах геометринной группы уклонение подсемейств устанавливается в последовательности (Archiearinae (Ennominae (Desmobathrinae (Oenochrominae s. str. + Geometrinae))))), а ларентиинная группа подсемейств образована сестринской парой (Larentiinae + Sterrhinae). В новой системе подсемейств таксоны Alsophilinae, Orthostixinae и Cheimoptenini включены в центральную группу родов подсемейства Desmobathrinae (gr. centr.). В это же подсемейство в качестве краевой, вероятно базальной, группы ро-

дов (gr. marg.), перенесены *Abraxaphantes*, *Dichromodes*, *Epidesmia* и *Heteralex*. В подсемейство Geometrinae включена триба Eumeleini и, предварительно, род *Celerena*, а в подсемейство Sterrhinae – триба Ametridini.

В ходе проведения семогенетического анализа уточнена номенклатура склеритных частей тимпанального аппарата пядениц, а также копулятивного аппарата самцов. Впервые сформировано представление о тиббиальном андрокониальном аппарате самцов, как о высокоинтегрированной системе морфоструктур задних ног и передних сегментов брюшка, включающей кисть (или пару кистей) волосовидных чешуек на основании задней голени, продольную складку на внутренней стороне голени, встречные выступы на заднем крае задней коксы и переднем крае 2-го стернита брюшка, пару направленных вперед маргиностеральных выростов 2-го сегмента, секреторную структуру в антериомедиальной области 2-го стернита и область (или пару областей) крепких щетинок на 3-м стерните брюшка.

Предложенная схема родственных связей семейств и подсемейств пяденицеобразных чешуекрылых в большинстве узлов совпадает или не противоречит наиболее современным данным по молекулярной филогении этих таксонов, в том числе и в части сестринских отношений Sematuridae и Epicoreiidae. Наиболее существенные отличия наблюдаются в кластеризации подсемейств Uraniidae и в положении Alsophilinae. В первом случае это может быть связано с несовпадающим набором исследованных таксонов, а второй случай требует специального анализа.

Summary

Historical success of formation of taxonomic structure of families and subfamilies of geometroid moths laid on a path of intensional formation of taxa based on a small number of key characters marked “natural” groups which later mostly have been recognized as holophyletic. The generic composition of tribes in Geometridae, due to the absence of clear diagnostic characters, till now is formed mainly extensionally. The problem of structuring of subfamilies of Geometridae can be resolved on a path of comparative-morphological and phylogenetic researches of geometroid moths.

This investigation is dedicated to morphological and phylogenetic analysis of families and subfamilies of geometroid moths (Geometridae, Uraniidae, Drepanidae *s. l.*, Epicopeiidae and Sematuridae), and Cimeliidae as most closely related family. The search was directed on the ancestral apomorphies of the families, subfamilies and their monophyletic groups, taking in mind that “*apomorphy is not a state of character but a fact that this state was obtained once*” (Раснищын, 2002: 74). So, the apomorphies listed in this work are addressed to hypothetic ancestor of each clade and terminal group.

Basing on coordination of the results of independent semogenetic analyses of morphostructures of basal abdominal segments and male genitalia (including a musculature), sister relationship of Geometridae with Uraniidae and more remote relationship with Drepanidae *s. l.* are confirmed. Phylogenetic relationships of Drepaninae, Thyatirinae and Cyclidiinae remained unresolved. In Uraniidae, branching of subfamilies in the sequence (Uraniinae (Auzeinae (Epipleminae + Microniinae))) is supposed which contradicts with current notion about relationships of these subfamilies. Epicopeiidae and Sematuridae, probably, form a sister pair of taxa which has branched before the tympanote geometroid families.

During the semogenetic analysis of structures of basal segments of abdomen of geometroid moths the possibility of common origin of tympanal organs of Drepanidae *s. l.*, Uraniidae and Geometridae is proved. Tympanal organs of Geometridae could originate from tympanal organs similar to those of females of Uraniidae, by pass of rudimentation of tympanal case. In tympanal organs of Uraniidae an undescribed earlier muscle regulating a degree of a tension of tympanum (*musculus tympani*) is found. Morphological evidences on possible descending of tympanal cases of geometroid families from those of pyraloid type were not found.

On the basis of the established phylogenetic pattern it is concluded that ancestors of each family of the geometroid moths, including Geometridae, should represent moderately large, rather narrow-winged and moder-

ately robust moths habitually reminded Cimeliidae or slightly specialized Thyatiridae. Acquiring by moths of the geometroid families of “geometroid habitus” should have an independent origin, at least, in 3 phyla: (Sematuridae + Epicopeiidae), Drepanidae and (Uraniidae + Geometridae).

For Geometridae a notion about a set of phylogenetically significant ancestral characters of the family in the tibial androconial apparatus of males, in strictures of basal segments of abdomen, including tympanal organs, and in the male genitalia is produced. The basic directions of their transformation in the family are analyzed. As a result of semogenetic analysis of the enumerated morphological systems a new phylogeny of geometrid subfamilies is offered. The morphological ground of the basal division of geometrid subfamilies into 2 large monophyletic bunches, geometrine and larentiine, is given. In the geometrine phylum branching of subfamilies is established in the sequence (Archiearinae (Ennominae (Desmobathrinae (Oenochrominae *s. str.* + Geometrinae))))). The larentiine phylum is formed by sister pair (Larentiinae + Sterrhinae). In the new system of subfamilies Alsophilinae, Orthostixinae, and Cheimoptenini are included in Desmobathrinae *s. str.* based on skeleton-muscular structure of the male genitalia and unique characters of tympanal organs. The genera *Abraxaphantes* Warr., *Dichromodes* Gn., *Epidesmia* Duncan & Westw., and *Heteralex* Warr. are transferred to the same subfamily as basal group of Desmobathrinae *s. l.* Tribe Eumeleini and, preliminary, genus *Celerena* Wlk. are included in the subfamily Geometrinae. Tribe Ametridini is associated with subfamily Sterrhinae.

Concept of the tibial androconial apparatus of geometrid moths as a highly integrated system of morphostructures of the hindlegs and basal segments of abdomen is proposed. Within the family this apparatus includes a hairpencil (or pair of hairpencils) of long scales on the base of hindtibia, a longitudinal fold on medial side of the hindtibia, paired counter processes on posterior side of hindcoxa and on the sternite II of abdomen, paired marginosternal processes directed anteriorly from the sternite II, secretory device in anteromedian area of the sternite II and pair setal patches or single ventral comb on the sternite III of abdomen. Also the nomenclature of sclerite parts of tympanal organs of geometrid moths and the male genitalia are specified.

The offered relationships of families and subfamilies of geometroid moths in the majority of nodes coincide or do not contradict to the most modern data on molecular phylogeny of these taxa, including the proposed sister relationships for Sematuridae and Epicopeiidae. The sharpest differences between the morphological and molecular phylogenies are observed in clusterization of the subfamilies of Uraniidae and in position of Alsophil-

inae. In the first case it can be a result of distinction in the examined species, while in the second case the cause of distinction needs in special analysis.

Ground plan of basal abdominal segments in geometroid moths

Hypothetic ancestral state of basal abdominal segments in geometroid moths: antero-abdominal tergosternal prespiracular sclerites absent; anterolateral processes of sternite II moderately long; lateral lobes of marginotergites and anterior tergopleural sclerites of tergite II large, elongate, attached with each other and ventrally directed towards apex of anterolateral process of sternite II, probably connected with latter by narrow cuticular ligament or sclerotized band; 2nd segment laterally with a pair of androconial hairpencils, placed in connection with posteroventral margin of anterior tergopleural sclerites and concealed posteriorly into the pocket between pleural membrane and margins of sternites III and IV.

Hypothetic ancestral state of tympanal organs in tympanote geometroid moths: tympanal case external, placed laterad of abdominal sternite II on its anterolateral process, with external tympanum directed into the thoraco-abdominal space; scoloparium short, attached to the margin of tympanal case near base of the anterior apodeme of sternite II and obliquely directed to the tympanum, with four scolopidia.

Apomorphies of basal abdominal segments of geometroid moths (see fig. 1):

1. Lateral lobes of marginotergites very wide, strongly sclerotized, convex in anterior part (Minet, 1983; modified).
2. Area between anterior edge of marginotergite and anterolateral angle of sternite II with prespiracular tergosternal sclerite, which is complete or almost complete, narrow, not embraced spiracle (Minet, 1983; modified).
3. Anterolateral processes of sternite II modified into tympanal organs.
4. Primary tympanum reduced, secondary epithelial inner tympanum developed; sound waves reach the latter through dorsal air-chamber possessing two counter-tympanal membranes, laterally supported by tergosternal arched sclerite, which includes spiracle or embraces it by wide posteriorly directed process (Minet, 1983; modified).
5. Scolopidia separated, enclosed into inner epithelial tympanum (Minet, 1983).
6. Pleural androconial hairpencils folded under sternite II in ordinary circumstances.

7. Tympanal case joined with anterior margin of abdominal sternite II in such a way that basal plate of tympanal case forms dorsal wall of small subcase (small chamber) and anterior apodeme of sternite ventrally remains free from tympanal case.
8. Dorsal wall of tympanal case fused with sternite II in such a way that air canal into the cavity of anterior sternal apodeme remains anteriorly between basal plate of the case and sternite.
9. Base of abdomen with large unpaired air bag.
10. Tympanal case joined with anterior margin of abdominal sternite II in such a way that wall of anterior sternal apodeme (ansa in Geometridae) opposite tympanum is formed by wall of tympanal case.
11. Tympanal muscle present.
12. Tympanal organs of the male are placed in the area of articulation of abdominal tergites II and III (Minet, 1983).
13. Scoloparium with two scolopidia.
14. Metepimeron concave and broadened (Lees, Smith, 1992)
15. Dorsal wall of tympanal case fused with sternite in such a way that air canal into the cavity of anterior sternal apodeme remains anteriorly between basal plate of the case and corpus of the case.
16. In females, anterior apodeme of sternite II elongated.
17. In males, tibial androconial apparatus presents and contains marginosternal processes of abdominal sternite II.
18. Fenestra media of metathorax strongly broadened and transformed into additional tympanum (Cook, Scoble, 1992).
19. Tympanal cases reduced and replaced by cavi; anterior apodemes of sternite II transformed into ansa; tympanal muscle arising from apex of ansa, scoloparium attached to the dorsal margin of ansa, tergosternal muscle ($tII-sII_1$) attached near the base of ansa (Minet, 1983; modified).
20. Anterior tergopleural sclerites of the 2nd abdominal segment reduced.

Basal apomorphies of the male genitalia in the geometroid moths (see fig. 2):

1. Lateral wall of valva widely membranous, excepting narrow area along basal margin (Kuznetsov, Stekolnikov, 2001).
2. Muscles m_2 arising from tegumen dorsolaterally far away from its median part.
3. Labides joined with dorsomedial margin of valvella base by their ventral margin.
4. Labides with ventromedial process, which articulated with lateral margins of juxta dorsomedial of bases of valvellae.
5. Valvellae separated dorsally from lateral margins of juxta.

6. Muscles m_3 attached basally to the sclerotized fold between vinculum and sacculi.
7. Valvellae placed almost ventrad of juxta and flattened dorsoventrally.
8. Aedeagus ankylosed with caulis basally.
9. Labides reduced.
10. Fold between vinculum and sacculi transformed into intervalvar sclerite, which is an apodeme of muscles m_3 .
11. Valvellae reduced; juxta as a simple plate.
12. Labides arising from basal part of the ventral margin of costula.
13. Socii as long sclerotized processes directed caudally.
14. Muscles m_7 inclined to the ventral margin of sacculus by distal end.
15. Muscles m_2 absent.
16. Cuiller widened dorsally and forms significant part of sclerotization of the proximal part of valvula; muscle m_7 placed obliquely to the dorsal part of cuiller.
17. Labides as separate lobe-like processes placed between dorsobasal angle of valva and juxta, which separate from subcostal fold of valvula and have flexible connection with costula.
18. Valvellae reduced, as small setaceous plates (cristae) widely fused with juxta and sacculi.
19. Clasper forms continuous dorsoventral bridge between costa and sacculus; muscles m_7 attached to the clasper near ventral margin of costa.
20. Labides hypertrophied, without ventral process.
21. Labides as membranous setaceous lobes.
22. Saccus absent.
23. Valvae with narrow subcostal angle of anellifer, deeply cutting medial wall of valva along ventral margin of costa.

Basal apomorphies of the subfamilies of Geometridae (see fig. 3):

1. In males possessing by tibial androconial apparatus, a pair of lateral patches with long setae protruding over scales coverage on the abdominal sternite III (Holloway, 1996; modified and expanded, including Archiearinae).
2. Depressors of uncus (m_1) attached by wide bands to the area of ventral margin of the base of uncus distad of socii (Kuznetsov, Stekolnikov, 1981; narrowed to the geometrine subfamily group).
3. Bases of the gnathos arms deeply wedged between uncus and tegument, so that the lateral sides of uncus base widely supported by bases of gnathos arms (tegmino-gnathose type of articulation of uncus).
4. Valva with deep subcostal and saccular angles of anellifer.

5. Costula as bilobed hemitransstilla: ventral lobe formed by basal process, dorsal lobe formed by medial dilation of dorsal margin of costula along ventral membrane of tegminal region; muscle m_4 attached to the dorsal lobe of hemitransstilla mediad of muscle m_2 and both muscles crossed (Stekolnikov, Kuznetsov, 1982; modified and expanded to geometrine subfamily group).
6. Cristae connected with sacculi more closely than with juxta.
7. Paratergal plate widely joined with anteroventral sides of tegumen keeping wide connection with vinculum; muscles m_4 arising between tegumen and vinculum.
8. Signum as whole, well-sclerotized, moderately concave oval or rounded dentate plate.
9. In males possessing by tibial androconial apparatus, the tibial hairpencil directed towards secretory zone on the abdominal sternite II by means of counter processes on the hind coxae and anterior angles of the abdominal sternite II.
10. In males, the anteriomedian secretory zone on the abdominal sternite II is developed (Holloway, 1997; modified).
11. Scoloparial dilatation of ansa formed by dilation of the ansa canal.
12. Distal apodeme of ansa is strongly dilated, hammer-shaped (Cook, Scoble, 1992).
13. Gnathos basally fused with tegumen and uncus.
14. Subanal plate fused with median part of gnathos.
15. Compound eyes small, oval (Holloway *et al.*, 2001).
16. In males, the tibial hairpencil concealed into fold of dorsal margin of tibia.
17. Second abdominal segment with narrow anterior tergo-pleural sclerites.
18. Fenestra media on the metathorax strongly narrowed; accessory tympanum reduced (Hasenfuss, 2000).
19. Tympanal cavi large, almost adjoining medially.
20. Ventral wing of ansa absent.
21. Cardolacinia as deep straight fold joined dorsal and anterior angles of external opening of cavus (Cook, Scoble, 1992).
22. Signum with 2-4 enlarged thorns on the anterior margin.
23. In males possessing by tibial androconial apparatus, the setal patches on abdominal sternite III consist of strong needle-like setae.
24. Apical part of ansa canal thinned and forms prolonged portion with almost parallel walls; apex of canal capitate.
25. Cardolacinia as wide rounded lobe-like fold.
26. Vein M_2 of hindwings absent or rudimentary, not tubular (Holloway, 1997).

27. In males possessing by tibial androconial apparatus, the hindtibia thickened along all perimeter, more strong in the middle.
28. In males possessing by tibial androconial apparatus, the abdominal sternite III with narrow transverse comb of strong needle-like setae (Holloway, 1994).
29. Depressors of uncus (m_1) attached to the ventral margin of distal process of uncus medially by narrow ligament (Stekolnikov, Kuznetsov, 1982; modified).
30. Labides dorsally articulated with costula and ventrally fused with juxta.
31. Signum as deeply invaginated bubble-shaped dentate plate with crown of more large marginal thorns (mushroom-shaped, or stellate) (Holloway, 1994).
32. Uncus articulated with bases of the gnathos arms only (gnathose type of uncus articulation).
33. Valva with large prominent medial lobe of valvula.
34. Labides placed ventrolaterad of aedeagus and widely joined with juxta, rudimentary or absent (probably integrated with juxta or anellus).
35. Cristae completely fused with sacculi.
36. Tympanal organs without lobe-like cardolacinia.
37. In males possessing by tibial androconial apparatus, the abdominal sternite III with a pair of longitudinally extended setal patches (Holloway, 1996).
38. Tegumen longitudinally wide; muscles m_4 attached to tegumen.
39. Costa of valva separated at apex.
40. Hemitransillae shortened, with reduced dorsal lobe.
41. Base of uncus with wide median "window" intersected by longitudinal band of sclerotization.
42. Juxta short and wide, concave anteriorly, more or less semilunar.
43. Muscles m_3 attached to sacculi by its basal end (Stekolnikov, Kuznetsov, 1981; expanded to *Oenochrominae s. str.*).
44. Tympanal cavi with deep hollow on the dorsal edge between dorso-lateral angle and tympanal frame.
45. Tegminal complex of the male genitalia strengthened: tegumen wide; uncus and gnathos strong, heavily sclerotized.
46. Viculum M-shaped, with membranous median split ventrally.
47. Wing scales with large amount of green pigment geoverdin (Cook *et al.*, 1994).
48. In males possessing by tibial androconial apparatus, the hindtibiae have distal process, in which medial groove of tibia extended (Ferguson, 1985).
49. In males possessing by tibial androconial apparatus, the abdominal sternite III with a pair of more or less rounded setal patches, not longitudinally expanded (Holloway, 1996).
50. Depressors of uncus (m_1) attached by narrow ligaments to the lateral sides of base of distal process of uncus (if present).
51. Socii large, usually longer than width of uncus base (Holloway, 1996).
52. Valva without subcostal angle and with deep saccular angle of anellifer almost reaching the ventral margin of valva.
53. Muscles m_7 arising from upper margin of the inner wall of sacculus dorsad of muscles m_3 (Stekolnikov, Kuznetsov, 1981).
54. Paratergal plate integrated with tegumen; muscles m_4 arising from the latter (Stekolnikov, Kuznetsov, 1981).
55. Posterior margin of the ventral wall of vinculum with free process directed caudally between sacculi (Holloway, 1996; modified).
56. Aedeagus with long basal process narrowed at base and dilated distally (spoon-like aedeagus).
57. Sclerotization of the dorsal wall of aedeagus reduced (Holloway, 1996).
58. Ovipositor with papillae anales oblique (or truncate) and papillate (Holloway, 1996).
59. Veins Sc и Rs on hindwing connected by short vein R beyond the middle of discal cell, or anastomosed for a long distance (distal end of which is determined by reduced R).
60. In males possessing tibial androconial apparatus, the marginosternal processes absent and tibial hairpencil consists of thickened springy hairs.
61. Labides separated distally from costula by narrow membranous fold.
62. Contact between cristae and juxta broader than between cristae and sacculi.
63. Vein M_1 on forewing has considerable length and longitudinal orientation of section between point of branching from Rs stem (usually from areola) and discal vein (Holloway, 1997).
64. Discal spots on the wings with light nucleus, different from groundcolour (Holloway, 1997).
65. Labides and cristae absent.
66. Male tibial androconial apparatus with two tibial hairpencils, medial and dorsal.
67. Tibial hairpencil concealed into a fold of ventral margin of tibia.
68. Ansa with scoloparial dilatation developed asymmetrically from ventral side.
69. Signum with median longitudinal rib across its plate.

Литература

- Беляев Е.А. 1992.** Сравнительный анализ филогенетического и статистического методов таксономии на примере пядениц родов *Euchristophia* Fletch. и *Cabera* Tr. (Lepidoptera, Geometridae) // *Чтения памяти А.И. Куренцова*, 3: 52-63.
- Беляев Е.А. 1994.** Пяденицы подсемейства *Ennominae* (Lepidoptera, Geometridae) Дальнего Востока России. Автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук. Санкт-Петербург. 23 с.
- Беляев Е.А. 1996.** “Зимние” пяденицы Япономорского региона: таксономический состав, особенности биологии и морфологии, зоогеографический анализ // *Чтения памяти А.И. Куренцова*, 6: 33-76.
- Беляев Е.А. 1998.** Морфология копулятивного аппарата *Devenilia corearia* и описание новой трибы *Deveniliini* (Lepidoptera, Geometridae, Ennominae) // *Зоол. журн.*, 77 (4): 438-443.
- Беляев Е.А. 2005.** Сем. Geometridae – Пяденицы. Подсем. Archiarinae, Alsophilinae, Larentiinae, Desmobjathrinae, Geometrinae, Ennominae // *Определитель насекомых Дальнего Востока России*, 5 (4): 421-442, 505-508.
- Беляев Е.А. 2008.** Новая концепция трибы *Ennomini* (Lepidoptera: Geometridae) на основе функциональной морфологии гениталий самцов // *Энтомолог. обзор.*, 87 (1): 152-165.
- Вийдалепп Я.Р. 1980.** Пяденицы рода *Thera* Stph. в фауне СССР (Lepidoptera, Geometridae) // *Уч. зап. Тартусского гос. ун-та*, 516: 54-84.
- Вийдалепп Я.Р. 1981.** К надродовой систематике пядениц подсем. Geometrinae // *Тр. Всесоюзн. энтомол. общ-ва*, 63: 90-95.
- Вийдалепп Я.Р. 1986.** Подсемейство *Alsophilinae* (Lepidoptera, Geometridae) фауны СССР. I. Обзор видов // *Систематика и экология чешуекрылых Дальнего Востока СССР*. Владивосток: 57-69.
- Вийдалепп Я.Р. 1988.** Фауна пядениц гор Средней Азии. М.: Наука, 1988. 240 с.
- Вийдалепп Я.Р. 1989.** Новый род и новая триба пядениц (Lepidoptera: Geometridae: Desertobiini, trib. n.) из Средней и Центральной Азии // *Тр. Зоол. ин-та АН СССР*, 200: 13-19.
- Вийдалепп Я.Р. 1990.** Пяденицы трибы *Chesiadini* в фауне СССР (таксономический анализ) (Lepidoptera, Geometridae, Larentiinae) // *Уч. зап. Тартусского гос. ун-та*, 875: 38-50.
- Вийдалепп Я.Р. 2005.** Подсем. Sterrhinae (Scorulinae) // *Определитель насекомых Дальнего Востока России*, 5 (4): 443-470.
- Данилевский А.С. 1969.** Два новых замечательных вида зимних бабочек из пустынь Средней Азии – *Dasyethmia hiemialis*, gen. et sp. n. (Lepidoptera, Ethmiidae) и *Cheimoptena pennigera*, gen. et sp. n. (Lepidoptera, Geometridae) // *Энтомолог. обзор.*, 48 (1): 179-190.
- Дьяконов А.М. 1936.** Пяденицы (Geometridae) Амуро-Уссурийского края. 2. Триба *Caberini* и ревизия некоторых родов этой группы // *Тр. Зоол. ин-та АН СССР*, 3: 475-531.
- Емельянов А.Ф. 1987.** Филогения цикадовых (Homoptera, Cicadina) по сравнительно-морфологическим данным // *Тр. Всесоюзн. энтомол. общ-ва*, 69: 19-109.
- Емельянов А.Ф. 1989.** Филогения, классификация и система // *Тр. Зоол. ин-та АН СССР*, 206: 152-170.
- Кожанчиков В.Д. 1923.** Материалы к фауне чешуекрылых Минусинского края (Сибирь, Енисейская губ.) // *Ежегодн. гос. муз. им. Н.М. Мартынова*, 1 (1): i-vii+1-50.
- Кожанчиков В.Д. 1924.** Материалы к фауне чешуекрылых Минусинского края (Сибирь, Енисейская губ.) // *Ежегодн. гос. муз. им. Н.М. Мартынова*, 2 (1): 66-75.
- Кононенко В.С. 2003.** Сем. Noctuidae – совки, или ночницы // *Определитель насекомых Дальнего Востока России*, 5 (4): 11-603.
- Кузнецов В.И., Стекольников А.А. 1979.** Система и филогенетические связи семейств и подсемейств огневкообразных чешуекрылых (Lepidoptera, Ropalioidea) палеарктической фауны с учетом функциональной морфологии гениталий самцов // *Тр. Зоол. ин-та АН СССР*, 82: 43-47.
- Кузнецов В.И., Стекольников А.А. 1981а.** Функциональная морфология гениталий самцов и филогенетические отношения некоторых примитивных надсемейств отряда *Papilionomorpha* (Lepidoptera: Sesioidea, Cossioidea, Zygaenoidea) фауны азиатской части СССР // *Тр. Зоол. ин-та АН СССР*, 92: 38-73.
- Кузнецов В.И., Стекольников А.А. 1981б.** Функциональная морфология гениталий самцов некоторых реликтовых азиатских чешуекрылых (Lepidoptera, Papilionomorpha: Epiplimidae, Uraniidae, Drepanidae, Callidulidae) и их систематическое положение // *Тр. Зоол. ин-та АН СССР*, 103: 18-48.
- Кузнецов В.И., Стекольников А.А. 1985.** Сравнительная и функциональная морфология гениталий самцов шелкопрядообразных чешуекрылых (Lepidoptera, Papilionomorpha: Lasiocampoidea, Sphingoidea, Bombycoidea) и их систематическое положение // *Тр. Зоол. ин-та АН СССР*, 184: 8-48.
- Кузнецов В.И., Стекольников А.А. 1987а.** Номенклатура и особенности эволюции мышц терминальных сегментов брюшка чешуекрылых (Lepidoptera) // *Вестн. зоол.*, 6: 59-65.
- Кузнецов В.И., Стекольников А.А. 1987б.** Параллелизмы в эволюции генитального аппарата самцов чешуекрылых // *Тр. Всесоюзн. энтомол. общ-ва*, 69: 109-127.
- Кузнецов В.И., Стекольников А.А. 1988.** Функциональная морфология гениталий самцов и филогенетические связи некоторых семейств пяденицеобразных и дневных чешуекрылых (Lepidoptera: Episcorpeidae, Uraniidae, Papilionidae, Nymphalidae, Danaidae) фауны Вьетнама // *Тр. Зоол. ин-та АН СССР*, 176: 14-51.
- Кузнецов В.И., Стекольников А.А. 1989.** Положение тропического семейства *Aganidae* в системе Noctuoidea по результатам изучения функцио-

- нальной морфологии гениталий самцов // *Тр. Зоол. ин-та АН СССР*, **202**: 200-210.
- Кузнецов В.И., Стекольников А.А. 1993.** Сравнительная морфология гениталий самцов и систематическое положение некоторых малоизвестных семейств чешуекрылых (Lepidoptera: Pterolonchidae, Ochsenheimeriidae, Carposinidae, Callidulidae, Epicoreiidae) фауны России // *Тр. Зоол. ин-та АН СССР*, **255**: 3-11.
- Кузнецов В.И., Стекольников А.А. 1997.** Отряд Lepidoptera – чешуекрылые. Введение // *Определитель насекомых Дальнего Востока России*, **5** (1): 207-238.
- Кузнецов В.И., Стекольников А.А. 2001.** Новые подходы к системе чешуекрылых мировой фауны. СПб.: Наука. 462 с.
- Кузнецов Н.Я. 1915.** Насекомые чешуекрылые (Insecta: Lepidoptera). Введение // *Фауна России и сопредельных стран*, **1** (1): 1-336.
- Мионов В.Г. 1990.** Систематический каталог пядениц трибы Eupitheciini (Lepidoptera, Geometridae) фауны СССР. I // *Энтомолог. обозр.*, **69** (3): 656-670.
- МКЗН. 2000.** Международный кодекс зоологической номенклатуры. 4-е изд. СПб. 221с.
- Павлинов И.Я. 2005.** О значении презумпций в филогенетике (по поводу статьи Ю.А. Песенко “Филогенетические презумпции...” // *Журн. общ. биол.*, **66** (5): 436-441.
- Песенко Ю.А. 1989.** Методологический анализ систематики. I. Постановка проблемы, основные таксономические школы // *Тр. Зоол. ин-та АН СССР*, **206**: 8-119.
- Песенко Ю.А. 1991.** Методологический анализ систематики. II. Филогенетические реконструкции как научная гипотеза // *Тр. Зоол. ин-та АН СССР*, **234**: 61-155.
- Песенко Ю.А. 2005.** “Филогенетические презумпции” – могут ли понятия юриспруденции помочь сравнительной биологии? // *Журн. общ. биол.*, **66** (2): 146-163.
- Песенко Ю.А. 2006.** Есть разница между научной гипотезой и “филогенетической презумпцией” А.П. Расницына (по поводу статьи И.Я. Павлинова, 2005 “О значении презумпций в филогенетике” // *Журн. общ. биол.*, **67** (3): 222-223.
- Пономаренко М.Г. 2005.** Выемчатокрылые моли (Lepidoptera, Gelechiidae) Палеарктики: функциональная морфология гениталий самцов, филогения и систематика // *Чтения памяти Н.А. Холодковского*, **58** (1): 1-139.
- Расницын А.П. 2002.** Процесс эволюции и методология систематики // *Тр. Русск. энтомол. общ-ва*, **73**: 1-108.
- Расницын А.П., Длусский Г.М. 1988.** Принципы и методы реконструкции филогенезов // *Меловой биоценотический кризис и эволюция насекомых*. М.: Наука: 5-15.
- Стекольников А.А. 1996.** Определительные таблицы видов некоторых родов подсем. Sterrhinae (Lepidoptera, Geometridae) европейской части России // *Вестн. СПб. гос. ун-та, сер. 3, 4* (24): 3-10.
- Стекольников А.А., Кузнецов В.И. 1981.** Функциональная морфология гениталий самцов и некоторые замечания к системе пядениц подсем. Geometrinae (Lepidoptera, Geometridae) // *Энтомолог. обозр.*, **60** (3): 535-549.
- Стекольников А.А., Кузнецов В.И. 1982.** Функциональная морфология гениталий самцов и выделение новых триб пядениц подсем. Ennominae (Lepidoptera, Geometridae) // *Энтомолог. обозр.*, **61** (2): 344-374.
- Тихомиров А.М. 1979а.** Система и филогения палеарктических совок (Lepidoptera, Noctuidae) на основе функциональной морфологии генитального аппарата самцов // *Энтомолог. обозр.*, **58** (2): 373-387.
- Тихомиров А.М. 1979б.** Филогенетические связи в семействе Noctuidae (Lepidoptera) на основе функциональной морфологии генитального аппарата самцов // *Тр. Зоол. ин-та АН СССР*, **82**: 75-99.
- Фалькович М.И., Стекольников А.А. 1978.** Отряд Lepidoptera – чешуекрылые. Введение // *Определитель насекомых европейской части СССР*, **4** (1): 5-27.
- Чистяков Ю.А. 1999.** Сем. Thyrididae – окончатые мотыльки // *Определитель насекомых Дальнего Востока России*, **5** (2): 572-579.
- Чистяков Ю.А. 2001.** Сем. Sphingidae – бражники // *Определитель насекомых Дальнего Востока России*, **5** (3): 487-524.
- Чистяков Ю.А., Беляев Е.А., Омелько М.М. 1992.** Некоторые особенности морфологии и биологии *Pterodecta felderi* Brem. и систематическое положение семейства Callidulidae (Lepidoptera) // *Энтомолог. обозр.*, **71** (2): 422-453.
- Шаталкин А.И. 1988.** Биологическая систематика. М.: Наука. 184 с.
- Abraham D., Ryrholm N., Wittzell H., Holloway J.D., Scoble M., Löfstedt C. 2001.** Molecular phylogeny of the subfamilies in Geometridae (Geometroidea: Lepidoptera) // *Mol. Phylogenet. Evol.*, **20** (1): 65-77.
- Albers Th. 1940.** Die männlichen Genitalarmaturen von *Lignyopecta thaumastaria* Rbl. und *L. fumidaria* Hb. // *Z. wien. Ent. Ver.*, **25**: 185-186.
- Beljaev E.A. 1997.** 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*, **15** (2): 125-130.
- Beljaev E.A. 1998.** A new genus of the Ennominae from East Asia, with notes on the phylogeny of some Holarctic Anagogni (Lepidoptera, Geometridae) // *Tinea*, **15** (3): 266-270.
- Beljaev E.A. 2000.** Remarkable new genus and new species of the geometrid moths from Central Asia, related to the genus *Desertobia* Viidallepp, 1989 (Lepidoptera, Geometridae, Ennominae) with notes on the taxonomy of the Desertobiini // *Tinea*, **16** (4): 240-245.
- Beljaev E.A. 2003.** Notes to the molecular phylogeny of the Geometridae // *Spixiana*, **26** (3): 208.
- Beljaev E.A. 2006а.** The descriptions of a new species of *Idaea* Treitschke and the female of *Scopula vojnitzi* Inoue (Lepidoptera: Geometridae, Sterrhinae) from the Russian Far East // *Zootaxa*, **1364**: 51-57.

Beljaev E.A. 2006b. A morphological approach to the Ennominae phylogeny (Lepidoptera, Geometridae) // *Spixiana*, **29** (3): 215-216.

Beljaev E.A. 2006c. Tentative tribal system of Ennominae based on current family-group names. <http://www.herbulot.de/famgroup2.htm>

Beljaev E.A. 2007. Taxonomic changes in the emerald moths (Lepidoptera: Geometridae, Geometrinae) of East Asia, with notes on the systematics and phylogeny of Hemitheini // *Zootaxa*, **1584**: 55-68.

Birket-Smith S.J.R. 1965. A revision of the West African eilemic moths, based on the male genitalia (Lep. Arctiidae: Lithosiinae, incl. gen. *Crocossia*, *Eilema*, *Lithosia*, *Pelosia*, *Phryganopsis*) // *Pap. Fac. Sci. Haile Sellassie I Univ. Ad-dis Abeba* (C), **1**: 1-161.

Birket-Smith S.J.R. 1974. Morphology of the male genitalia of Lepidoptera. I. Ditrysiinae // *Ent. scand.*, **5** (1): 1-22.

Boisduval J.B.A.D. 1832. Faune entomologique de l'Océanie Tome 1: Lépidoptères / d'Urville J.D. (ed.). *Voyage de découvertes de l'Astrolabe*. Paris: J. Tastu. 267 pp.

Boisduval J.B.A.D. 1840. *Genera et Index methodicus Europaeorum Lepidopterorum*. Paris: Roret. ix + 238 pp.

Bourgogne J. 1951. Ordre des Lépidoptères // Grassé P.-P. (ed.). *Traité de Zoologie*, **10** (1). Paris: 174-448.

Brock J.P. 1971. A contribution towards an understanding of the morphology and phylogeny of the Ditrysiinae Lepidoptera // *J. nat. Hist.*, **5**: 29-102.

Bruand M.T. 1846. Catalogue systématique et synonymique des Lépidoptères du département du Doubs // *Mém. Soc. ém. Doubs*, **2** (2): 63-96, 1 tab.

Choi S.-W. 1997. A phylogenetic study on genera of Cidariini from the Holarctic and the Indo-Australian areas (Lepidoptera: Geometridae, Larentiinae) // *Syst. Ent.*, **22**: 287-312.

Choi S.-W. 1998. Systematics of the genus *Heterothera* Inoue (Lepidoptera, Geometridae: Larentiinae) // *Tijdschr. Ent.*, **141**: 19-47.

Choi S.-W. 2000. A cladistic analysis of the Therini: a new synonym of the Cidariini (Lepidoptera: Geometridae, Larentiinae) // *Amer. Mus. Novit.*, **3295**: 1-25.

Choi S.-W. 2001. Phylogeny of *Eulithis* Hübner and related genera (Lepidoptera: Geometridae), with an implication of wing pattern evolution // *Amer. Mus. Novit.*, **3318**: 1-37.

Choi S.-W., Kim S.-S., Shin Y.-H. 1998. Systematics of the tribe Abraxini (Lepidoptera, Geometridae, Ennominae) in South Korea // *Insecta Koreana*, **15**: 41-76.

Common I.F.B. 1990. *Moths of Australia*. Leiden: E.J. Brill. 535 pp.

Cook M.A., Harwood L.M., Scoble M.J., McGavin G.C. 1994. The chemistry and systematic importance of the green wing pigment in emerald moths (Lepidoptera: Geometridae, Geometridae) // *Biochem. Syst. Ecol.*, **22**: 43-51.

Cook M.A., Scoble M.J. 1992. Tympanal organs of geometrid moths: a review of their morphology, function and systematic importance // *Syst. Ent.*, **17**: 219-232.

Covell Ch.V. 1970. A revision of the North American species of the genus *Scopula* (Lepidoptera: Geometridae) // *Trans. Am. ent. Soc.*, **96**: 101-221.

Covell Ch.V. 1983. Sterrhinae // Hodges R.W. et al. (eds.). *Check List of the Lepidoptera of America North of Mexico*. London: 99-101.

Curtis J. 1825. *British Entomology*, **2**. London: pls. 51-98.

Curtis J. 1826. *British Entomology*, **3**. London: pls. 99-146.

Curtis J. 1839. *British Entomology*, **16**. London: pls. 722-769.

Dugdale J.S., Kristensen N.P., Robinson G.R., Scoble M.J. 1998. The smaller microlepidopteran-grade superfamilies // Kristensen N.P. (ed.). *Lepidoptera, Moths and Butterflies. Handbook of Zoology. Arthropoda Insecta*, **1**. Berlin-New York: 217-232.

Duponchel P.A.J. 1829. *Histoire naturelle des Lépidoptères ou Papillons de France*, **7** (2). Paris. 507 pp., 38 pls.

Duponchel P.A.J. 1844-1846. *Catalogue Methodique des Lépidoptères d'Europe. Distribués en Familles, Tribus et Genres, ets.* Paris. xxx + 523 pp.

Dyar H.G. 1912. Descriptions of new species and genera of Lepidoptera, chiefly from Mexico // *Proc. U. S. natn. Mus.*, **42**: 39-106.

Eberhard W. 2003. *Developmental plasticity and evolution*. New York: Oxford Univ. Press. 791 pp.

Eltringham H. 1924. On the tympanic organ in *Chrysidia ripheus* Dru. // *Trans. ent. Soc. Lond.*, **1923** (3/4): 443-458, 3 pls.

Expósito Hermosa A. 1978. Catalogo provisional de la familia Geometridae. Fauna ibérica // *SHILAP Revta. lepid.*, **6**: 37-44, 125-129.

Fänger H. 1999. Comparative morphology of tergal phragmata occurring in the dorsal thoraco-abdominal junction of ditrysiinae Lepidoptera (Insecta) // *Zoomorphology*, **119** (3): 163-183.

Ferguson D.C. 1969. A revision of the moths of the subfamily Geometrinae of America north of Mexico // *Bull. Peabody Mus. nat. Hist.*, **29**: 1-251.

Ferguson D.C. 1983. Geometridae (except Sterrhinae) // Hodges R.W. et al. (eds.). *Check List of the Lepidoptera of America North of Mexico*. London: 88-99, 101-107.

Ferguson D.C. 1985. Geometroidea, Geometridae (Part), Geometrinae // Dominick R.B. et al. (eds.). *The Moths of America North of Mexico*, **18** (1): i-xxi + 1-131, pls. 1-4.

Fletcher D.S. 1953. Some new species of *Geometridae* from Argentina and Chile // *Acta Zool. Lilioana*, **13**: 367-382.

Fletcher D.S. 1979. Geometrioidea: Apopronidae, Axiidae, Callidulidae, Cyclidiidae, Drepanidae, Epicopeiidae, Epiplemidae, Geometridae, Pterothysanidae, Sematuridae, Thyatiridae, Uraniidae // Nye I.W.B. (ed.). *The Generic Names of Moths of the World*, **3**. London. xx + 243 pp.

Forbes W.T.M. 1936. The classification of the Thyatiridae (Lepidoptera) // *Ann. ent. Soc. Am.*, **29** (4): 779-803.

Forbes W.T.M. 1948. Lepidoptera of New York and neighboring States. 2 // *Mem. Cornell Univ. agric. Exp. St.*, **274**: 1-263.

Fullard J.H., Yack J.E. 1993. The evolutionary biology of insect hearing // *Trends in Ecology and Evolution*, **8**: 248-252.

Gohrbandt I. 1937. Das Tympanalorgan der Drepaniden und Cymatophoriden // *Z. wiss. Zool.*, **149**: 537-600.

- Gómez Bustillo M.R., Expósito Hermosa A. 1979-1980.** Revision de la Superfamilia Geometroidea (Leach, 1815) en la Peninsula Iberica (Lepidoptera) // *SHILAP Revta. lepid.*, **7** (28): 287-299 (1979); **8** (29): 59-67 (1980).
- Guenée A. 1841.** Essai sur la classification des Noctuéliques // *Annl. Soc. ent. Fr.*, **10**: 53-83, 217-250.
- Guenée A. 1858.** Uranides et Phalenites // Boisduval J.B.A.D., Guenée A. *Histoire Naturelle des Insectes Species General des Lépidoptères*, **9**: i-lvi + 1-514; **10**: 1-584, pls. 1-22.
- Gumpenberg C.F. 1887.** Systema Geometrarum zonae temperationis septentrionalis // *Nova Acta Acad. Caesar. Leop. Carol.* **49**: 233-400, pls. 8-10.
- Hallberg E., Poppy G. 2003.** Exocrine glands: chemical communication and chemical defense // Kristensen N.P. (ed.). *Lepidoptera, Moths and Butterflies. Handbook of Zoology. Arthropoda Insecta*, **2**. Berlin-New York: 361-375.
- Hampson G.F. 1895.** *The Fauna of British India including Ceylon and Burma. Moths*, **3**. London. xxviii + 546 pp.
- Hampson G.F. 1918.** List of the families and subfamilies of the Lepidoptera // *Novit. zool.*, **25**: 383-388.
- Hasenfuss I. 1997.** Precursor structures and evolution of tympanal organs in Lepidoptera (Insecta, Pterygota) // *Zoomorphology* **117**: 155-164.
- Hasenfuss I. 2000.** Evolutionary pathways of truncal tympanal organs in Lepidoptera (Insecta: Holometabola) // *Zool. Anz.* **239**: 27-44.
- Hashimoto S. 1992.** Description of genitalia of two Japanese species of the genus *Arichanna* (Lepidoptera, Geometridae), with male genital musculature and taxonomic comments on the subgenus *Icterodes* // *Tyô to Ga*, **43** (2): 120-128.
- Hausmann A. 1993.** *Heterolocha xerophilaria* Püngeler, 1902 – ein Synonym von *Pseudosterrha rufistrigata* (Hampson, 1896), comb. n., mit weiteren Anmerkungen zur Systematik der Sterrhinae (Lepidoptera, Geometridae) // *Nota lepid.*, **16** (1): 23-33.
- Hausmann A. 1994.** Morphology and the taxonomy of the species belonging to the genus *Myinodes* Meyrick, 1892 (Lepidoptera, Geometridae) // *Nota lepid.*, **17** (1/2): 31-43.
- Hausmann A. 1996.** The morphology of the geometrid moths of the Levant and neighbouring countries (Part I: Orthostixinae and Geometrinae) // *Nota lepid.*, **19** (1/2): 3-90.
- Hausmann A. 2001.** Introduction. Archicarinae, Orthostixinae, Desmobathrinae, Alsophilinae, Geometrinae // Hausmann A. (ed.). *The Geometrid Moths of Europe*, **1**. Stenstrup: 1-282.
- Hausmann A. 2004.** Sterrhinae // Hausmann A. (ed.). *The Geometrid Moths of Europe*, **2**. Stenstrup. 600 pp.
- Heinicke W., Müller B. 1984.** Spanner // Koch M. *Wir bestimmen Schmetterlinge*. Leipzig: 350-760.
- Heinrich B., Mommsen T.P. 1985.** Flight of winter moths near 0° C // *Science*, **228**: 177-179.
- Hennig W. 1950.** *Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik*. Berlin: Deutscher Zentralverlag. 275 S.
- Hennig W. 1966.** *Phylogenetic systematics*. Translated by D.D. Davis and R. Zangerl. Urbana: Univ. of Illinois Press. 263 pp.
- Heppner J.B. 1998.** Classification of Lepidoptera. Pt. 1. Introduction // *Holarctic Lepidoptera*, **5** (Suppl. 1): i-iv, 1-148, 1-6 (Index).
- Herbulot C. 1962-1963.** Mise à jour de la liste des Geometridae de France // *Alexandria*, **2** (5): 147-154 (1962); **3** (1): 17-24; **3** (2): 85-93 (1963).
- Herrich-Schäffer G.A.W. 1843-1855.** *Systematische Bearbeitung der Schmetterlinge von Europa*, **2**. Die Schwärmer, Spinner und Eulen. Regensburg. 450 + 64 S., 186 Taf.
- Herrich-Schäffer G.A.W. 1843-1856.** *Systematische Bearbeitung der Schmetterlinge von Europa*, **3**. Die Spanner. Regensburg. 184 + 34 S., 91 Taf.
- Hinton H.E., 1946.** On the homology and nomenclature of the setae of lepidopterous larvae, with some notes on the phylogeny of the Lepidoptera // *Trans. ent. Soc. Lond.*, **97** (1): 1-37.
- Holloway J.D. 1976.** *Moths of Borneo with special reference to Mt Kinabalu*. Kuala Lumpur: Malayan Nat. Soc. 264 pp., 32 pls.
- Holloway J.D. 1996.** The Moths of Borneo: Family Geometridae, subfamilies Oenochrominae, Desmobathrinae and Geometrinae // *Malayan Nat. J.*, **49**: 147-326.
- Holloway J.D. 1997.** The moths of Borneo: Family Geometridae, subfamilies Sterrhinae and Larentiinae // *Malayan Nat. J.*, **51**: 1-242.
- Holloway J.D. 1998.** The moths of Borneo: Families Castniidae, Callidulidae, Drepanidae and Uraniidae // *Malayan Nat. J.*, **52**: 1-155.
- Holloway J.D., Kibby G., Pegg D. 2001.** The families of Malesian moths and butterflies // *Fauna Malesiana handbook*, **3**. Leiden: Brill Acad. Publ. xii + 455 pp.
- Holloway J.D. 1994.** The Moths of Borneo: Family Geometridae, subfamily Ennominae // *Malayan Nat. J.*, **47** (1993): 1-309.
- Hübner J. 1808-1818.** *Zuträge zur Sammlung Exotischer Schmettlinge*, **1**. Augsburg. 32 + [8] S., 35 Taf.
- Hübner J. 1819-1826.** *Sammlung exotischer Schmetterlinge*, **2**. Augsburg. 28 S., 225 Taf.
- Hübner J. 1816-1826.** *Verzeichniss bekannter Schmettlinge*. Augsburg. 431 + 72 S.
- Hübner J. 1822.** *Systematisch-Alphabetischen Verzeichniss aller Bischer bey den Fürbildungen zur Sammlung Europäischer Schmetterlinge angegebenen Gattungsbennungen*. Augsburg. vi + 81 S.
- Hulst G.D. 1896.** A classification of the *Geometrina* of North America, with descriptions of new genera and species // *Trans. Am. ent. Soc.*, **23**: 245-386, pls. 10, 11.
- ICZN 1957.** [International Commission on Zoological Nomenclature]. Opinion 450. Geometridae (correction of Geometrida) [Leach], [1815] placed on Official List of Family-Group Names in Zoology // *Opinions and Declarations rendered by the International Commission on Zoological Nomenclature*, **15**: 251-328.

ICZN 1999. [International Commission on Zoological Nomenclature]. *International Code of Zoological Nomenclature*. 4th edn. London: International Trust for Zoological Nomenclature. xxix + 306 pp.

Inoue H. 1956. *Check List of Lepidoptera of Japan*. Pt. 3: Geometridae. Rikusuisha, Tokyo: 219-364.

Inoue H. 1961. Lepidoptera: Geometridae (1). Archiearinae, Oenochrominae, Geometrinae // *Insecta Japonica*, ser. 1, 4. Tokyo: Hokuryukan. 106 pp., 7 pls.

Inoue H. 1977. Catalogue of the Geometridae of Japan (Lepidoptera) // *Bull. Fac. domestic Sci. Otsu Women's Univ.*, 13: 227-346.

Inoue H. 1982. Geometridae // Inoue H., Sugi S., Kuroko H., Motiuti S., Kawabe A. (eds.). *Moths of Japan*. Tokyo, 1: 425-573; 2: 263-310, pls. 55-108, 228-229, 232, 277, 314-344.

Inoue H. 1992. Geometridae // Heppner J.B., Inoue H. (eds.). *Lepidoptera of Taiwan*, 1 (2). Florida: 111-129.

Inoue H. 2005. Notes on *Talassoides*-group of moths (Geometridae, Geometrinae) from Taiwan, with description of a new species // *Trans. lepid. Soc. Japan*, 56 (4): 279-286.

Inoue H. 2006. *Talassoides*-group of Emerald Moths from Sulawesi and the Philippine Islands (Geometridae, Geometrinae) // *Tinea*, 19 (3): 214-243.

Janet A., Wytzman P. 1903. Lepidoptera Heterocera. Fam. Epicopeiidae // *Genera Insectorum*, 16: 1-5, 2 pls.

Janse A.J.T. 1932. Sematuridae and Geometridae // *The moths of South Africa*, 1. Durban. xi + 376 pp.

Janse A.J.T. 1933-1935. Geometridae // *The Moths of South Africa*, 2. Durban. 448 pp.

Jordan K. 1902. Das Mesosternit der Tagfalter // *Verh. Kongr. Zool.*, 5: 816-830.

Kanazawa I. 1987. The male genital morphology of *Methacrania tsugensis* (Kearfott) with special remarks on the formation of the "valvella" (Xyloryctidae) // *Bull. Osaka Mus. Nat. Hist.*, 41: 7-15.

Kennel J., Eggers F. 1933. Die abdominalen Tympanalorgane der Lepidoptera // *Zoologische Jahrbücher, Abteilung für Anatomie und Ontogenie der Tiere*, 51: 1-104, 6 pls.

Kim S.S., Beljaev E.A., Oh S.H. 2001. Illustrated Catalogue of Geometridae in Korea (Lepidoptera, Geometrinae, Ennominae) // *Insects of Korea*, 8: 1-278.

Kirby W.F. 1897. *Handbook to the Order Lepidoptera*, Vol. 5. Moths, 3. London: W.H. Allen. x + 331 pp.

Kiriakoff S.G. 1952. Les organes tympaniques des lépidoptères comme caractere systematique et phylogenetique // *The Lepidopterists' News*, 6 (1-3): 7-12.

Klots A.B. 1956. Lepidoptera // Tuxen, S.L. (ed.). *Taxonomist's glossary of genitalia in insects*. Copenhagen: 97-111.

Klots A.B. 1970. Lepidoptera // Tuxen S.L. (ed.). *Taxonomist's glossary of genitalia in insects*. 2nd edn. Copenhagen: 115-130.

Kononenko V.S., Han H.-L. 2007. *Atlas of the genitalia of Noctuidae in Korea (Lepidoptera)*. Center for Insect Systematics, Korea. 461 pp.

Kristensen N.P. 1984. Studies on the morphology and systematics of primitive Lepidoptera // *Steenstrupia*, 10: 141-191.

Kristensen N.P. 2003. Skeleton and muscles: adults // Kristensen N.P. (ed.). *Lepidoptera, Moths and Butterflies. Handbook of Zoology. Arthropoda Insecta*, 2. Berlin–New York: 39-131.

Kristensen N.P., Skalski A.W. 1998. Palaeontology and phylogeny // Kristensen N.P. (ed.). *Lepidoptera, Moths and Butterflies. Handbook of Zoology. Arthropoda Insecta*, 1. Berlin–New York: 7-25.

Krüger M. 2001. A revision of the tribe Macariini (Lepidoptera: Geometridae: Ennominae) of Africa, Madagascar and Arabia // *Bull. nat. Hist. Mus. Lond. (Ent.)*, 70 (1): 1-502.

Krüger M. 2002. Revision of Afrotropical Ennominae of the *Drepanogynis* group IV: the genus *Drepanogynis* Guenée (Lepidoptera: Geometridae) // *Transvaal Mus. Monogr.*, 13: 1-220.

Krüger M. 2003. On the tribal composition of southern Ennominae and the origin of Geometridae (Lepidoptera) // *Proc. 14th Congress Ent. Soc. S. Africa*, Pretoria, 6-9 July 2003: 47.

Kyrki J. 1984. Adult abdominal sternum II in ditrysian tineoid superfamilies – morphology and phylogenetic significance (Lepidoptera) // *Ann. entomol. fenn.*, 49 (1983): 89-94.

Lakes-Harlan R., Stölting H., Stumpner A. 1999. Convergent evolution of insect hearing organs // *Proc. R. Soc. Lond., (B)*, 266: 1161-1167.

Lamarck J.B. 1816. *Histoire naturelle des animaux sans vertèbres*, 3. Paris: Verdière. 586 pp.

Landry B. 1995. A phylogenetic analysis of the major lineages of the Crambinae and of the genera of Crambini of North America (Lepidoptera: Pyralidae) // *Mem. Ent. Int., Gainesville*, 1: i-iv + 1-242.

Latreille P.A. 1802. *Histoire Naturelle, Generale et Particuliere des Crustaces et des Insectes*, 3. Paris: F. Dufart. 467 pp.

Leach W.E. 1815. Entomology // D. Brewster (ed.). *The Edinburgh Encyclopaedia*, 9 (1830). Balfour, Edinburgh: 57-172.

Leach W.E. 1814. *The Zoological Miscellany; being Descriptions of New, or Interesting Animals*, 1. London: McMillan. 144 pp., 60 pls.

Lederer J. 1853. Versuch, die europäischen Lepidopteren in möglichst natürliche Reihenfolge zu stellen, nebst Bemerkungen zu einigen Familien und Arten // *Verh. zool.-bot. Ges. Wien*, 3: 165-270.

Lees D.C., Smith N.G. 1992. Foodplant associations of the Uraniinae (Uraniidae) and their systematic, evolutionary, and ecological significance // *J. Lepidopterists' Soc.*, 45 (4): 296-347.

Leraut P. 1980. Liste systématique et synonymique des Lépidoptères de France, Belgique et Corse // *Alexanor. Suppl. Paris*. 334 pp.

Leraut P. 1997. Liste systématique et synonymique des Lépidoptères de France, Belgique et Corse // *Alexanor. Suppl. Paris*. 356 pp.

Leraut P. 2002. Contribution à l'étude des *Archiearis* Hübner et genres apparentés (Lepidoptera, Geometridae) // *Bull. Soc. ent. Fr.*, 107 (4): 349-358.

Linnaeus C. 1758. *Systema naturæ per regna tria naturæ, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis*, 1. Edn. 10. Holmiae: Laurentii Salvii. iv + 824 pp.

Maes K. 1986. A comparative study of the abdominal tympanal organs in Pyralidae (Lepidoptera) I. Description, terminology, preparation technique // *Nota lepid.*, **8** (1985): 341-350.

Marden J.H. 1995. Evolutionary adaptation of contractile performance in muscle of ectothermic winter-flying moths // *J. exper. Biol.*, **198**: 2087-2094.

McDunnough J. 1938. Check list of the Lepidoptera of Canada and the United States of America. Part 1, Macrolepidoptera // *Mem. Southern California Acad. Sci.*, **1**: 1-275.

McGuffin W.C. 1958. Larvae of the Nearctic Larentiinae (Lepidoptera, Geometridae) // *Canad. Ent.*, **90** (Suppl. 8): 3-104.

McGuffin W.C. 1967. Guide to the Geometridae of Canada (Lepidoptera). I. Subfamily Sterrhinae // *Mem. ent. Soc. Canada*, **50**: 1-67.

McGuffin W.C. 1972. Guide to the Geometridae of Canada (Lepidoptera). II. Subfamily Ennominae. 1 // *Mem. ent. Soc. Canada*, **86**: 1-159.

McGuffin W.C. 1977. Guide to the Geometridae of Canada (Lepidoptera). II. Subfamily Ennominae. 2 // *Mem. ent. Soc. Canada*, **101**: 1-191.

McGuffin W.C. 1981. Guide to the Geometridae of Canada (Lepidoptera). II. Subfamily Ennominae. 3 // *Mem. ent. Soc. Canada*, **117**: 1-153.

McGuffin W.C. 1987. Guide to the Geometridae of Canada (Lepidoptera). II. Subfamily Ennominae. 4 // *Mem. ent. Soc. Canada*, **138**: 1-182.

McGuffin W.C. 1988. Guide to the Geometridae of Canada (Lepidoptera). III, IV, and V. Subfamilies Archiarinae, Oenochrominae, and Geometrinae // *Mem. ent. Soc. Canada*, **145**: 1-56.

McQuillan P.B. 1984. A new genus for *Chlenias fucata* Felder and Rogenhofer (Lepidoptera: Geometridae: Ennominae) and a new Tasmanian species // *J. Austr. ent. Soc.*, **24**: 297-306.

McQuillan P.B. 1985. A taxonomic revision of the Australian autumn gum moth genus *Mnesampela* Guest (Lepidoptera: Geometridae, Ennominae) // *Ent. scand.*, **16**: 175-202.

McQuillan P.B. 1986. Trans-Tasman relationships with the highland moth (Lepidoptera) fauna // *Flora and Fauna of Alpine Australasia. Ages and Origins*. CSIRO, East Melbourne: 263-276.

McQuillan P.B. 1996. The Tasmanian geometrid moths associated with the genus *Amelora* auctorum (Lepidoptera: Geometridae: Ennominae) // *Invertebrate Taxonomy*, **10**: 433-506.

McQuillan P.B., Edwards E.D. 1996. Geometridae // Nielsen E.S., Edwards E.D. & Rangsi T.V. (eds). *Checklist of the Lepidoptera of Australia*. CSIRO, Australia: 200-228, 353-356.

Melville R.V., Smith D.D. (eds). 1987. *Official Lists and Indexes of Names and Works in Zoology*. London: Intern. Trust for Zool. Nomenclature. 336 pp.

Meyrick E. 1884. A monograph of the New Zealand Geometrina // *Trans. & Proc. New Zeal. Inst.*, **16** (1883): 49-113.

Meyrick E. 1886. Description of Lepidoptera from the South Pacific // *Trans. ent. Soc. Lond.*, (3): 189-296.

Meyrick E. 1889. On some Lepidoptera from New Guinea // *Trans. ent. Soc. Lond.*, (4): 455-522.

Meyrick E. 1890. Revision of Australian Lepidoptera // *Proc. Linn. Soc. New South Wales*, (2) **4**: 1117-1216.

Meyrick E. 1892. On the classification of the Geometrina of the European Fauna // *Trans. ent. Soc. Lond.*, **1892**: 53-140, pl. 3.

Meyrick E. 1895. *A handbook of British Lepidoptera*. London–New York: MacMillan. vi + 843 pp.

Minet J., Scoble M.J. 1998. The geometroid/drepanoid assemblage // Kristensen N.P. (ed.). *Lepidoptera, Moths and Butterflies. Handbook of Zoology. Arthropoda Insecta*, **1**. Berlin–New York: 301-320.

Minet J. 1982. Les Pyraloidea et leurs principales divisions systematiques (Lep.: Ditryisia) // *Bull. Soc. ent. Fr.*, **86** (1981): 262-280.

Minet J. 1983. Etude morphologique et phylogénétique des organes tympaniques des Pyraloidea. 1 – généralités et homologues (Lep. Glossata) // *Annls Soc. ent. Fr.* (N.S.), **19**: 175-207.

Minet J. 1985. Etude morphologique et phylogénétique des organes tympaniques des Pyraloidea. 2 – Pyralidae; Crambidae, première partie (Lepidoptera Glossata) // *Annls Soc. ent. Fr.* (N.S.), **21**: 69-86.

Minet J., 1986. Ebauche d'une classification moderne de l'ordre des Lépidoptères // *Alexanor*, **14** (7): 291-313.

Minet J. 1990. Nouvelles frontières, géographiques et taxonomiques, pour la famille des Callidulidae (Lepidoptera, Calliduloidea) // *Nouv. Revue Ent.* (N.S.), **6** (1989): 351-368.

Minet J. 1991. Tentative reconstruction of the ditryisian phylogeny (Lepidoptera: Glossata) // *Ent. scand.*, **22**: 69-95.

Minet J. 1995. Un nouveau type d'organe tympanal chez les Uraniidae mâles (Lépidoptères) // *C.R. Acad. Sci. Paris, Sciences Vie*, **317** (1994): 1089-1097.

Minet J. 1998a. Some topical issues in Macrolepidoptera phylogenetic systematics // *Programme & Abstracts of the XIth European Congress of Lepidopterology*, Malle (Belgium): 72-73.

Minet J. 1998b. The Axioidea and Calliduloidea // Kristensen N.P. (ed.). *Lepidoptera, Moths and Butterflies. Handbook of Zoology. Arthropoda Insecta*, **1**. Berlin–New York: 257-261.

Minet J. 2002. The Epicopeiidae: phylogeny and a redefinition, with the description of new taxa (Lepidoptera: Drepanoidea) // *Annls Soc. ent. Fr.* (N.S.), **38** (4): 463-487.

Minet J., Surlykke A. 2003. Sound producing and auditory organs // Kristensen N.P. (ed.). *Lepidoptera, Moths and Butterflies. Handbook of Zoology. Arthropoda Insecta*, **2**. Berlin–New York: 289-323.

Mironov V. 2003. Perizomini and Eupitheciini // Hausmann A. (ed.). *The Geometrid Moths of Europe*, **4**. Stenstrup: Apollo Books. 460 pp.

Moore F. 1884-1887. *The Lepidoptera of Ceylon*, **3**. London. xv + 578 pp., pls. 144-215.

Mullen M.A., Tsao C.H. 1971. Tympanic organ of Indian meal moth, *Plodia interpunctella* (Hübner), almond moth, *Cadra cautella* (Walker) and tobacco

- moth, *Ephestia elutella* (Hübner) (Lepidoptera: Pyralidae) // *Int. J. Insect Morphol. Embryol.*, **1**: 3-10.
- Müller B. 1996.** Family Geometridae // Karsholt O., Razowski J. (eds). *The Lepidoptera of Europe. A distributional checklist*. Stenstrup: 218-249.
- Nakamura M. 1981.** Key to the classification of the Japanese lepidopterous pupae // *Tyô to Ga*, **32**: 1-12.
- Nakamura M. 1987.** Pupae of Japanese Geometridae I (Lepidoptera) // *Tinea*, **12** (Suppl.): 213-219.
- Nakamura M. 2004.** A morphological and phylogenetic study on the pupae of Geometridae (Insecta: Lepidoptera) from Japan // *Tinea*, **18** (Suppl. 1): 1-227.
- Ochsenheimer F. 1816.** *Die Schmetterlinge von Europa*, **4**. Leipzig: G.Fleischer. 224 S.
- Orfila R.N., Schajovskoy S. 1964.** Geometridae (Lepidoptera) del Parque Nacional Lanin (Argentina). IV. Dos generos y especies nuevos de Ennominae // *Acta Zool. Lilloana*, **20**: 21-32.
- Õunap E., Viidalepp J., Saarma U. 2008.** Systematic position of Lythriini revised: transferred from Larentiinae to Sterrhinae (Lepidoptera, Geometridae) // *Zoologica Scripta*, **37** (4): 405-413.
- Packard A.S. 1876.** A monograph of the geometrid moths or Phalaenidae of the United States // Hayden F.V. (ed.). *Report of the U.S. Geol. Survey of the territories*, **10**. Washington: Government Printing Office. 607 pp.
- Parsons M.S., Scoble M.J., Honey M.R., Pitkin L.M., Pitkin B.R. 1999.** The catalogue // Scoble M.J. (ed.). *Geometrid moths of the world: a catalogue (Lepidoptera, Geometridae)*. London–Collingwood–Stenstrup. 1016 pp.
- Patočka J., Zach P. 1994b.** On the pupae of Central European Geometridae (Lepidoptera), subfamilies Archiarinae, Oenochrominae and Ennominae, tribe Theriini // *Biológia, Bratislava*, **49** (5): 739-745.
- Pierce F.N. 1909.** *The genitalia of the group Noctuidae of the Lepidoptera of the British Islands*. Liverpool: A.W. Duncan. xii + 88 pp., 32 pls.
- Pierce F.N. 1914.** *The Genitalia of the group Geometridae of the British Islands*. Liverpool: A.W. Duncan. xxix + 88 pp., 48 pls.
- Pitkin L.M. 1996.** Neotropical Emerald Moths: a review of the genera (Lepidoptera: Geometridae, Geometrinae) // *Zool. J. Linn. Soc.*, **118** (4): 309-440.
- Pitkin L.M. 2002.** Neotropical ennomine moths: a review of the genera (Lepidoptera: Geometridae) // *Zool. J. Linn. Soc.*, **135**: 121-401.
- Pitkin L.M., Han H., James S. 2007.** Moths of the tribe Pseudoterpnini (Geometridae, Geometrinae): a review of the genera // *Zool. J. Linn. Soc.*, **150** (2): 343-412.
- Povolný D., Moucha J. 1955.** On the high mountain Geometridae of the genus *Psodos* Treitschke 1828 with regard to their species in the mountains of Czechoslovakia and to the question of the origin of a species in mountain regions (Lepidoptera – Geometridae) // *Acta Ent. Mus. natn. Prag.*, **30** (449): 143-179.
- Povolný D., Nosek J. 1955.** On the phylogenetic relations in the Bistoninae (Geometridae), with special regard to *Poecilopsis* // *The Lepidopterist's News*, **9** (6): 199-202.

- Prout L.B. 1910a.** Lepidoptera Heterocera, Fam. Geometridae, Subfam. Brepinae // Wytsman P. (ed.). *Genera Insectorum*, **103**: 1-16, pl. [1].
- Prout L.B. 1910b.** Lepidoptera Heterocera, Fam. Geometridae, Subfam. Oenochrominae // Wytsman P. (ed.). *Genera Insectorum*, **104**: 1-120, pls. 1-2.
- Prout L.B. 1912-1916.** Spannerartige Nachtfalter // Seitz A. (ed.). *Die Gross-Schmetterlinge der Erde*, **4**. Stuttgart: A.Kernen Verl. v + 479 S., Taf. 1-25.
- Prout L.B. 1912a.** Geometridae: Brepinae, Oenochrominae // *Lepidopterorum Catalogus*, **8**. Berlin: W. Junk. 94 pp.
- Prout L.B. 1912b.** Lepidoptera Heterocera, Fam. Geometridae, Subfam. Hemitheinae // Wytsman P. (ed.). *Genera Insectorum*, **129**. Bruxelles: Verteneuil & L. Desmet. 274 pp., 5 pls.
- Prout L.B. 1913.** Geometridae: Subfamily Hemitheinae // *Lepidopterorum Catalogus*, **14**. Berlin: W. Junk. 192 pp.
- Prout L.B. 1920-1941.** Die indoaustralischen Spanner // Seitz A. (Ed.). *Gross-Schmetterlinge der Erde*, **12**. Stuttgart: A.Kernen Verl. 356 S., Taf. 1-34, 36-41, 50.
- Prout L.B. 1930-1938.** Die Africanischen Spanner // Seitz A. (Ed.). *Gross-Schmetterlinge der Erde*, **16**. Stuttgart: A.Kernen Verl. 164 S., Taf. 1-18.
- Prout L.B. 1932-1938.** Die Amerikanischen Spanner // Seitz A. (Ed.). *Die Gross-Schmetterlinge der Erde* **8**. Stuttgart: A.Kernen Verl. 149 S., Taf. 1-13, 15, 17.
- Prout L.B. 1934-1935.** Geometridae: Subfamilia Sterrhinae. Pt. 1-3 // *Lepidopterorum Catalogus* **61**, **63** (1934), **68** (1935). Berlin: W. Junk. 486 S.
- Prout L.B. 1934-1939.** Geometridae [except Geometrinae] // Seitz A. (Ed.). *Die Gross-Schmetterlinge der Erde*, **4** (Suppl.). Stuttgart: A.Kernen Verl. 253 S., Taf. 1-18.
- Prout L.B. 1958.** New species of Indo-Australian Geometridae // *Bull. Br. Mus. Nat. Hist. (Ent.)*, **6**: 365-463.
- Razowski J., Wojtusiak J. 1981.** Musculature of the male genitalia in Geometridae (Lepidoptera) // *Folia Biol. Krakow.*, **29** (3/4): 259-274.
- Reverdin J.L. 1910.** Note sur l'armature genitale mâle de quelques Hespérides paléarctiques // *Genève Bull. Soc. Lepid.*, **2**: 1-16.
- Rindge F.H. 1957.** The genus *Oxydia* in the United States (Lepidoptera, Geometridae) // *Amer. Mus. Novit.*, **1849**: 1-18.
- Rindge F.H. 1971.** A revision of the Nacophorini from cool and could temperate southern South America (Lepidoptera, Geometridae) // *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, **145**: 303-392.
- Rindge F.H. 1973.** A revision of the moth genera *Nepterotaea* and *Chesiadodes* // *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* **152** (4): 205-252.
- Rindge F.H. 1974.** A revision of the moth genus *Animomyia* (Lepidoptera, Geometridae) // *Amer. Mus. Novit.*, **2554**: 1-23.
- Rindge F.H. 1975.** A revision of the moth genus *Ceratomyx* (Lepidoptera, Geometridae) // *Amer. Mus. Novit.*, **2564**: 1-30.
- Rindge F.H. 1978.** A revision of the genus *Sabulodes* (Lepidoptera, Geometridae) // *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, **160** (4): 193-292.
- Rindge F.H. 1980.** A revision of the moth genus *Somatolophia* // *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, **165** (3): 291-334.

- Rindge F.H. 1983.** A generic revision of the New World Nacophorini (Lepidoptera, Geometridae) // *Bull. Am. Mus. nat. Hist.*, **175**(2): 147-262.
- Rindge F.H. 1986.** Generic descriptions of New World Lithinini (Lepidoptera, Geometridae) // *Amer. Mus. Novit.*, **2838**: 1-68.
- Rindge F.H. 1990.** A revision of the moth genus *Phyle* (Lepidoptera, Geometridae) // *Amer. Mus. Novit.*, **2969**: 1-29.
- Roe A.D.** Progress report on LepAToL: 18 months of facilitating Lepidopteran research globally // *15th European Congress of Lepidopterology*, 08.-12 September 2007, Erkner. www.leptree.net/system/files/AToL_SEL2007.ppt
- Salkeld E.H. 1983.** A catalogue of the eggs of some Canadian Geometridae (Lepidoptera), with comments // *Mem. ent. Soc. Canada*, **126**: 1-67.
- Sato R. 1984.** Taxonomic study of the genus *Hypomecis* Hübner and its allied genera from Japan (Lepidoptera: Geometridae: Ennominae) // *Spec. Bull. Essa ent. Soc.*, **1**: 1-213, pls. 1-91.
- Sauter W. 1990.** Zur Systematik der *Gnophos*-Gruppe (Lepidoptera, Geometridae) // *Nota lepid.*, **12** (4): 328-343.
- Schmidt O. 2001.** Australian species of *Anachloris* Meyrick (Lepidoptera: Geometridae: Larentiinae): taxonomy, musculature of the male genitalia and systematic position // *Austr. J. Ent.*, **40**: 219-230.
- Scoble M.J. 1992.** *The Lepidoptera: form, function, and diversity*. Oxford Univ. Press. 404 pp.
- Scoble M.J., Edwards E.D. 1988.** *Hypsidia* Rothschild: a review and a reassessment (Lepidoptera: Drepanoidea, Drepanidae) // *Ent. scand.*, **18**: 333-353.
- Scoble M.J., Edwards E.D. 1990.** *Parepisparis* Bethune-Baker and the composition of the Oenochrominae (Lepidoptera: Geometridae) // *Ent. scand.*, **20**: 371-399.
- Scoble M.J., Krüger M. 2002.** A review of the genera of Macariini with a revised classification of the tribe (Geometridae: Ennominae) // *Zool. J. Linn. Soc.*, **134**: 257-315.
- Scoble M.J. 1986** The structure and affinities of the Heduloidea: a new concept of the butterflies // *Bull. Br. Mus. nat. Hist. (Ent.)*, **53** (5): 251-286.
- Scoble M.J. 1999.** Introduction // Scoble M.J. (ed.). *A taxonomic catalogue to the Geometridae of the world (Insecta: Lepidoptera)*, **1**. Collingwood–Stenstrup: xi-xxiv.
- Shin Y.H. 1996.** *Synonymic List and Distribution of the Geometridae of Korea (Lepidoptera)*. Chuncheon: Center for Insect Systematics. 153 pp.
- Sibatani A., Ogata M., Okada Y., Okagaki H. 1954.** Male genitalia of Lepidoptera: morphology and nomenclature. 1. Division of the valvae in Rhopalocera, Phalaenidae (=Noctuidae) and Geometridae // *Ann. ent. Soc. Am.*, **47** (1): 93-106.
- Sick H. 1937.** Die Tympanalorgane der Uraniden und Epiplemiden // *Zool. Jb. (Anat.)*, **63** (3): 351-398.
- Sihvonen P. 2003.** Diversity and classification of the Scopulini (Lepidoptera: Geometridae, Sterrhinae). Helsinki: Edta Prima Ou. 158 pp.
- Sihvonen P. 2005** Phylogeny and classification of the Scopulini moths (Lepidoptera: Geometridae, Sterrhinae) // *Zool. J. Linn. Soc.*, **143**: 473-530.
- Sihvonen P., L. Kaila. 2004.** Phylogeny and tribal classification of Sterrhinae with emphasis on delimiting Scopulini (Lepidoptera: Geometridae) // *Syst. Ent.*, **29** (3): 324-358.
- Snäll N., Tammaru T., Wahlberg N., Viidalepp J., Ruohomäki K., Savontaus M.-L., Huoponen K. 2007.** Phylogenetic relationships of the tribe Operophterini (Lepidoptera, Geometridae): a case study of the evolution of female flightlessness // *Biol. J. Linn. Soc.*, **92** (2): 241-252.
- Snellen P. 1867.** *De Vlinders van Nederland. Macrolepidoptera*. S'Gravenhage. xi + 763 pp., 4 pls.
- Sohn J.-Ch., Yen S.-H. 2005.** A taxonomic revision of the Korean Epipleminae (Lepidoptera: Uraniidae), with phylogenetic comments on the involved genera // *Zoological Studies*, **44** (1): 44-70.
- Sommerer M.D. 1995.** The Oenochrominae (auct.) of Sumatra (Lep. Geometridae) // *Heterocera Sumatrana*, **9**: 5-77.
- Spuler A. 1908.** *Die Schmetterlinge Europas*, **1**. Stuttgart: E.Schweizerbart Verl. 128 S., 385 Taf.
- Staude H.S. 2001** A revision of the genus *Callioratis* Felder (Lepidoptera: Geometridae: Diptychinae) // *Metamorphosis*, **12** (4): 125-156.
- Stephens J.F. 1829a.** *The Nomenclature of British Insects*. London: Baldwin. 68 pp.
- Stephens J.F. 1829b.** *A Systematic Catalogue of British Insects*. London. xxxiv + 388 pp.
- Stephens J.F. 1829-1831.** *Illustrations of British Entomology*. Haustellata, **3**. London: Baldwin & Cradock. 333 pp., pls. 25-31.
- Stephens J.F. 1850.** *List of the Specimens of British Animals in the Collection of the British Museum. Lepidoptera*, **5**. London. xii + 353 pp.
- Sterneck J. 1940-1941.** Versuch einer Darstellung der systematischen Beziehungen bei den paläarktischen Sterrhinae (Acidaliinae) // *Z. Wien. ent. Ver.*, **25**: 6-17, 25-36, 56-59, 77-79, 98-107, 126-127, 136-142, 152-159, 161-176, 200-208, 214-218, Taf. 1-10, 23-28 (1940); **26**: 17-31, 41-55, 88-96, 105-116, 150-159, 176-183, 191-198, 211-216, 217-230, 248-262, Taf. 1-12.
- Surlykke A., Yack J.E., Spence A.J., Hasenfuss I.** Hearing in hooktip moths (Drepanidae: Lepidoptera) // *J. exper. Biol.*, **206**: 2653-2663.
- Treitschke F. 1825.** // Ochsenheimer F., Treitschke F. *Die Schmetterlinge von Europa*, **5** (2). Leipzig: Fleischer. 447 S.
- Tschistjakov Yu.A., Belyaev E.A. 1987.** The immature stages of *Pterodecta felderi* (Bremer) and systematic position of the family Callidulidae (Lepidoptera) // *Tinea*, **12** (Suppl.): 285-289.
- Tutt J.W. 1892.** *The British Noctuae and their varieties*. Vol. **4**. London. 28 +144 pp.
- Tutt J.W. 1896.** *British Moths*. London: Routledge. ix + 386 pp., pls. i-xii.
- Tuxen S.L. (ed.) 1970.** *Taxonomist's glossary of genitalia in insects*. 2nd edn. Copenhagen: E.Munksgaard. 359 pp.
- Viette P. 1948.** Morphologie des genitalia mâles des Lépidoptères // *Rev. fr. Ent.*, **15**: 141-161.
- Viidalepp J. 1996.** *Checklist of the Geometridae (Lepidoptera) of the former U.S.S.R.* Stenstrup: Apollo Books. 111 pp.

- Viidalepp J., Kostjuk I. 2005.** *Pljushtchia prima*, new moth genus and species from Tadjikistan (Lepidoptera, Geometridae) // *Eur. J. Entomol.*, **102**: 777-785.
- Viidalepp J., Tammaru T., Snäll N., Ruohomaki K. & Wahlberg N. 2007.** *Cleorodes* Warren, 1894 does not belong in the tribe Boarmiini (Lepidoptera: Geometridae) // *Eur. J. Entomol.*, **104** (2): 303-309.
- Vives Moreno A. 1994.** *Catálogo sistemático y sinonimico de los lepidópteros de la península Ibérica y Baleares (Insecta: Lepidoptera)* (Pt. 2). Madrid: Ministerio de Agricultura, Persa y Alimentacion. x + 775 pp.
- Wagner G.P. 1995.** The biological role of homologues: a building block hypothesis // *N. Jb. Geol. Paläont.*, **19**: 279-288.
- Wahlberg N., Braby M.F., Brower A.V.Z., de Jong R., Lee M.M., Nylín S., Pierce N.E., Sperling F.A.H., Vila R., Warren A.D., Zakharov E. 2005.** Synergistic effects of combining morphological and molecular data in resolving the phylogeny of butterflies and skippers // *Proc. R. Soc. Lond. (B)*, **272**: 1577-1586.
- Wang H.Y. 1997-1998.** *Geometer moths of Taiwan and allied species from neighboring countries*, **1**: 1-405; **2**: 1-399. Taipei: Taiwan Mus.
- Warren W. 1893.** On new genera and species of moths of the family Geometridae from India in the collection of H.J. Elwes // *Proc. zool. Soc. Lond.*, **1893**: 341-434.
- Warren W. 1894.** New genera and species of Geometridae // *Novit. zool.*, **1**: 366-466.
- Warren W. 1895.** New species and genera of Geometridae in the Tring Museum // *Novit. zool.*, **2**: 82-159.
- Warren W. 1897.** New genera and species of Thyrididae, Epiplemidae, and Geometridae, from South and Central America and the West Indies, in the Tring Museum // *Novit. zool.*, **4**: 408-507.
- Weber H. 1928.** Die Gliederung der Sternopleuralregion des Lepidopteren thorax. Eine vergleichend morphologische Studie zur Subcoxaltheorie // *Z. wiss. Zool.*, **131** (2): 181-254.
- Wehrli E. 1939-1954.** Subfamilie Geometrinae // Seitz A. (ed.). *Die Gross-Schmetterlinge der Erde. Die Spannerartigen Nachtfalter*, **4** (Suppl.). Stuttgart: 254-722, Taf. 19-53.
- Weintraub J.D., Lawton J.H., Scoble M.J. 1995.** Lithinine moths on ferns: a phylogenetic study of insect-plant interactions // *Biol. J. Linn. Soc.*, **55** (3): 239-250.
- Weller S.J. 1990.** Revision of the *Nystalea aequipara* Walker species complex with notes on nystaleine genitalia (Lepidoptera: Notodontidae) // *Jl. New York ent. Soc.*, **98**: 35-49.
- Weller S.J., Pashley D.P. 1995.** In search of butterfly origins // *Mol. Phylogenet. Evol.*, **4**: 235-246.
- Werny K. 1966.** *Untersuchungen über die Systematik der Tribus Thyatirini, Macrothyatirini, Habrosynini und Tetheini (Lepidoptera: Thyatiridae)*. Saarbrücken: Univ. Saarlandes. [iv] + 464 pp.
- Westwood J.O. 1879.** Observations on the Uraniidae, a family of the lepidopterous insect, with of the synopsis of the family and a monograph of *Coronidia*, one of the genera of which it is composed // *Trans. zool. Soc. Lond.*, **10**: 507-542.
- Whalley P.E.S. 1971.** The Thyrididae (Lepidoptera) of Africa and its islands (a taxonomic and zoogeographic study) // *Bull. Br. Mus. nat. Hist. (Ent.)*, Suppl. **17**: 1-198.
- Xue D., Scoble M.J. 2002.** A review of the genera associated with the tribe Asthenini (Lepidoptera: Geometridae: Larentiinae) // *Bull. Nat. Hist. Mus. (Ent.)*, **71**: 77-133.
- Xue D., Zhu H. 1999.** Lepidoptera Geometridae Larentiinae // *Fauna Sinica. Insecta*, **15**: i-xxxii + 1-1090, pl. 1-25.
- Yack J.E. 2004.** The structure and function of auditory chordotonal organs in insects // *Microsc. Res. Tech.*, **63**: 315-337.
- Yamamoto S., Sota T. 2007.** Phylogeny of the Geometridae and the evolution of winter moths inferred from a simultaneous analysis of mitochondrial and nuclear genes // *Mol. Phylogenet. Evol.*, **44**: 711-723.
- Yen S.-H., Minet J. 2007.** Cimelioidea: a new superfamily name for the gold moths (Lepidoptera: Glossata) // *Zoological Studies*, **46** (3): 262-271.
- Young C.J. 2006a.** Molecular relationships of the Australian Ennominae (Lepidoptera: Geometridae) and implications for the phylogeny of the Geometridae from molecular and morphological data // *Zootaxa*, **1264**: 1-147.
- Young C.J. 2006b.** Descriptions of the eggs of some southern Australian Geometridae (Lepidoptera) // *Zootaxa*, **1287**: 1-294.

Иллюстрации

**Русско-английский словарь обозначений для рис. 4-94.
Russian-English dictionary of abbreviations for the figs. 4-94.**

Скелетные структуры базальных сегментов брюшка и задних голеней

II ст – второй стернит брюшка, abdominal sternite II
II тг – второй тергит брюшка, abdominal tergite II
III ст – третий стернит брюшка, abdominal sternite III
III тг – третий тергит брюшка, abdominal tergite III
а.дв.м – аподема латеральной дорсовентральной мышцы 2-го сегмента брюшка, apodeme of lateral dorsoventral muscles of abdominal segment II
а.к. – андрокониальная кисть, androconial hairpencil
ад.в.кав – антиродорсальный выступ кавуса, anterodorsal process of cavus
ал.в.с – антериолатеральный вырост 2-го стернита брюшка, anterolateral process of abdominal sternite II
ан – анса, ansa
б.пл.т.к – базальная пластинка тимпанальной капсулы, basal plate of tympanal case
в.к – воздушный канал, air channel
в.к.ан – вентральное крыло ансы, ala ansae
в.м – воздушный мешок, air sack
д.а.ан – дистальная аподема ансы, apodeme ansae distalis
д.а.к. – дорсальная андрокониальная кисть, dorsal androconial hairpencil
д.в.г. – дистальный вырост голени, distal process of tibia
жлб – медиальный желоб голени, medial groove of tibia
кав – кавус, cavus
клац – кардолациния, cardolacinia
кн.ан – канал ансы, channel of ansa
лв.л.м – латероventральная лопасть маргинотергита, lateral lobe of marginotergite
м.а.к. – медиальная андрокониальная кисть, medial androconial hairpencil
мс.в. – маргиностеральный вырост, marginosternal process
мт – маргинотергит, marginotergite
о.а.к – основание андрокониальной кисти, base of androconial hairpencil
о.цет – область щетинок, setal patch
п.ап – передняя аподема 2-го стернита, anterior apodeme of second sternite
п.тп.с – передний тергоплевральный склерит, anterior tergopectoral sclerite
ск – сколопарий, scoloparium
ск.к.ан – сколопарное крыло ансы, ala ansae scolopari
ск.р.ан – сколопарное расширение ансы, dilatation ansae scolopari
т.ап. – тимпанальная аподема, tympanal apodeme
т.к – тяж кутикулы, cuticular ligament
т.кап – тимпанальная капсула, tympanal case
т.м – тимпанальная мышца, tympanal muscle
т.р – тимпанальная рама, tympanal frame
тмп – тимпанум, tympanum
тс.с – тергостеральный склерит, tergo-sternal sclerite

Мускулатура базального сегмента брюшка

fupr3-sII, fuse3-sII – внутренние торакоабдоминальные вентральные продольные мышцы, inner ventrolongitudinal muscles
t1-1lph/1ph/sc2-2ph – внутренние торакоабдоминальные дорсальные продольные мышцы, inner dorsolongitudinal muscles
tII-sII₁, tII-sII₂ – косые дорсовентральные мышцы 2-го сегмента брюшка, oblique dorsoventralis muscles of abdominal segment II

Скелетные структуры гениталий самцов

анл – анеллюс, anellus
б.от – базальный отросток вальвы, basal process of valva
влв – вальва, valva
влвел – вальвелла, valvella
влвул – вальвула, valvula
внк – винкулум, vinculum
гн – гнатос, gnathos
грп – гарпа, harpe
гтр – гемитранстилла, hemitransstilla
д.в.унк – дистальный вырост ункуса, distal process of uncus
квл – квиллер, cuiller
клп – класпер, clasper
кле – каулис, caulis
крс – кристы, cristae
кст – коста, costa
куж – кукуллус, cucullus
лбд – лабиды, labides
м.в.влвул – медиальный вырост вальвулы, medial process of valvula
пскл – пресаккулус, praesacculus
пт.пл – паратергальная пластинка, paratergal plate
са.пл – субанальная пластинка, subanal plate
сакк – саккус, saccus
ск.с.влвул – субкостальная складка вальвулы, subcostal plica of valva
скл – саккулус, sacculus
соц – соции, socii
тег – тегумен, tegumen
тр – транстилла, transtilla
унк – ункус, uncus
эд – эдеагус, aedeagus
юкс – юкста, juxta

Мускулатура гениталий самцов

т₁ – депрессоры ункуса, depressor of uncus
т₂ – абдукторы вальв, abductor of valva

- m*₃ – мышцы медиальной пластинки (юксты), muscles of medial plate (juxta)
*m*_{3a} – медиальный пучок мышц медиальной пластинки, medial bunch of retractors of aedeagus
*m*_{3b} – латеральный пучок мышц медиальной пластинки, lateral bunch of retractors of aedeagus
*m*₄ – аддукторы вальв, adductors of valva
*m*_{4a} – дорсальный пучок аддукторов вальв, dorsal bunch of the adductors of valva
*m*_{4b} – вентральный пучок аддукторов вальв, ventral bunch of the adductors of valva
*m*₅ – протракторы эдеагуса, protractors of aedeagus
*m*_{5a} – дорсальный пучок протракторов эдеагуса, dorsal bunch of protractors of aedeagus
*m*_{5b} – вентральный пучок протракторов эдеагуса, ventral bunch of protractors of aedeagus
*m*₆ – ретракторы эдеагуса, retractors of aedeagus
*m*_{6a} – дорсальный пучок ретракторов эдеагуса, dorsal bunch of retractors of aedeagus
*m*_{6b} – вентральный пучок ретракторов эдеагуса, ventral bunch of retractors of aedeagus
*m*₇ – флексоры вальвы, flexors of valva
*m*₁₀ – протракторы анального конуса, protractors of anal cone
*m*₂₁ – ретрактор везики, retractor of vesica

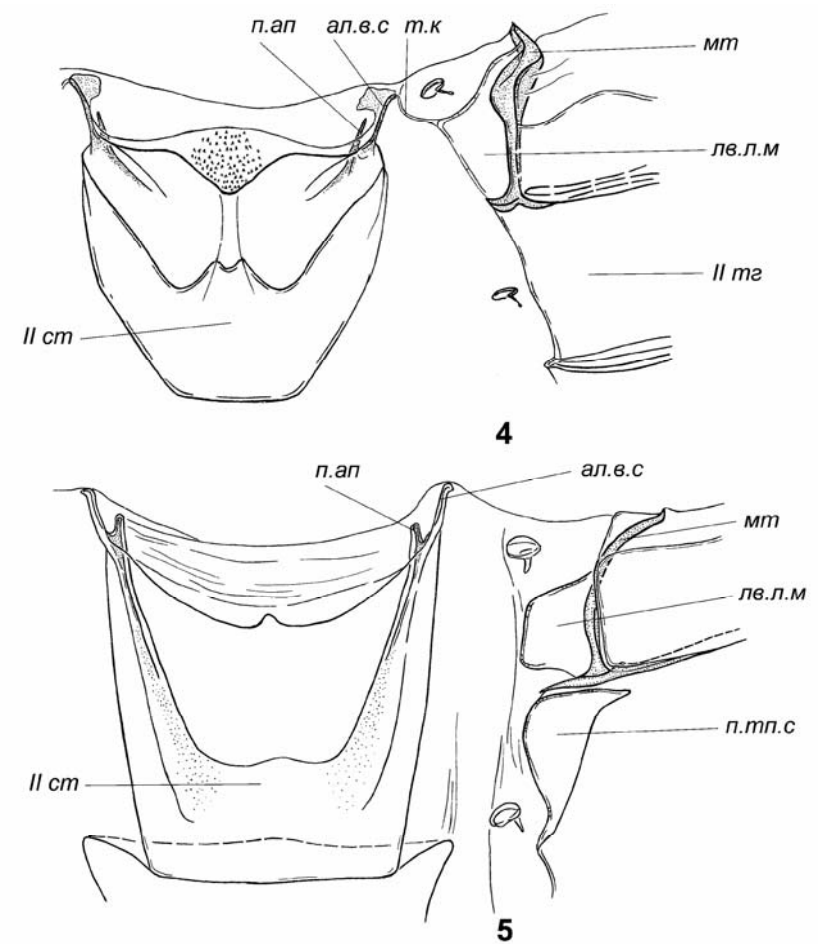


Рис. 4, 5. Thyrididae и Cimeliidae, первый и второй сегменты брюшка самцов.
 4 – *Rhodoneura erecta* Leech; 5 – *Axia olga* Stgr.

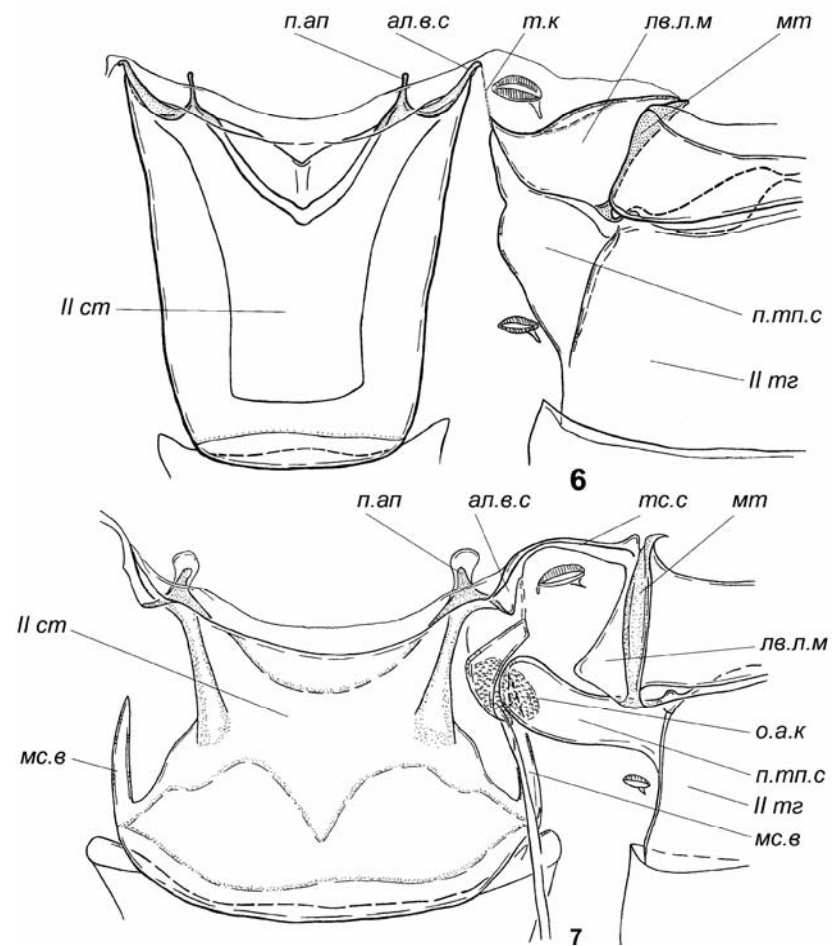


Рис. 6, 7. Sematuridae и Epicoreiidae, первый и второй сегменты брюшка самцов.
6 – *Sematura* sp.; 7 - *Nossa palaeartica* Stgr.

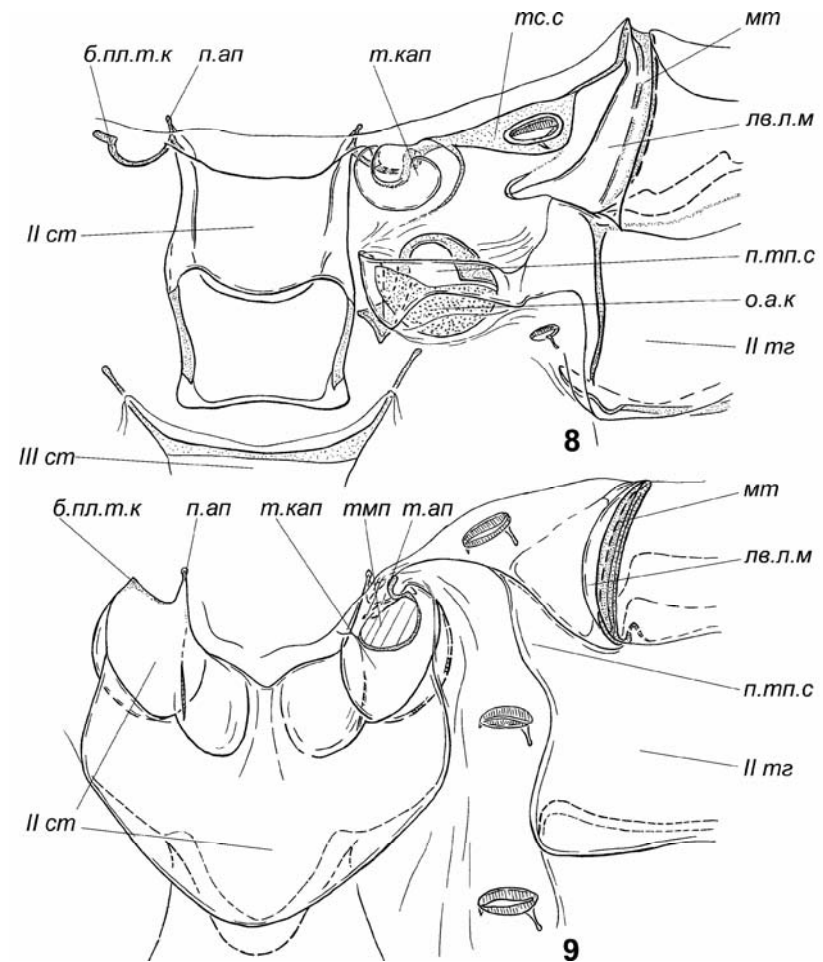


Рис. 8, 9. Drepanidae и Uraniidae, первый и второй сегменты брюшка самцов
(правые тимпанальные капсулы удалены).
8 – *Cyclidia substigmatica* Hbn.; 9 - *Lyssa zampa* Butl.

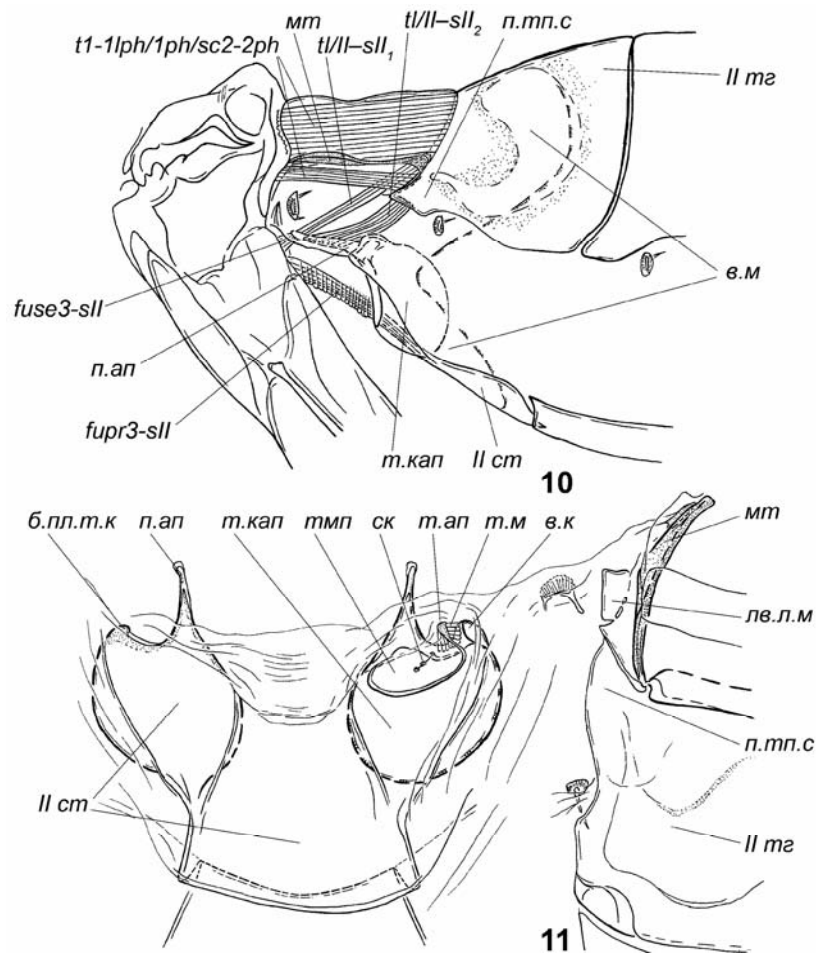


Рис. 10, 11. *Acropterus iphiata* Gn., первый и второй сегменты брюшка самки. 10 – вид слева; 11 – вид снизу и сбоку, правая тимпанальная капсула удалена.

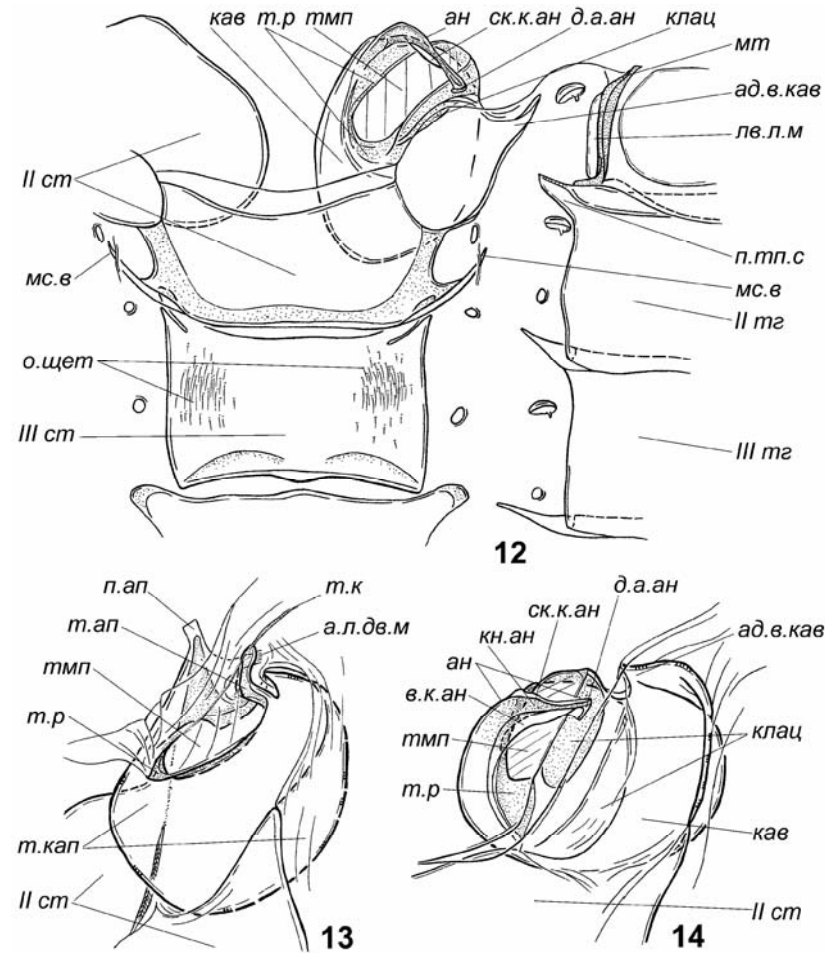


Рис. 12-14. Geometridae и Uraniidae, первые три сегмента брюшка и левые тимпанальные органы. 12 – *Archiearis parthenias* L., самец, первый-третий сегменты брюшка, правый кавус изображен частично; 13 – *Lyssa zampa* Butl., самка, тимпанальный орган, вид снизу и сбоку; 14 – *Monoctenia* sp., самец, тимпанальный орган, вид снизу и спереди.

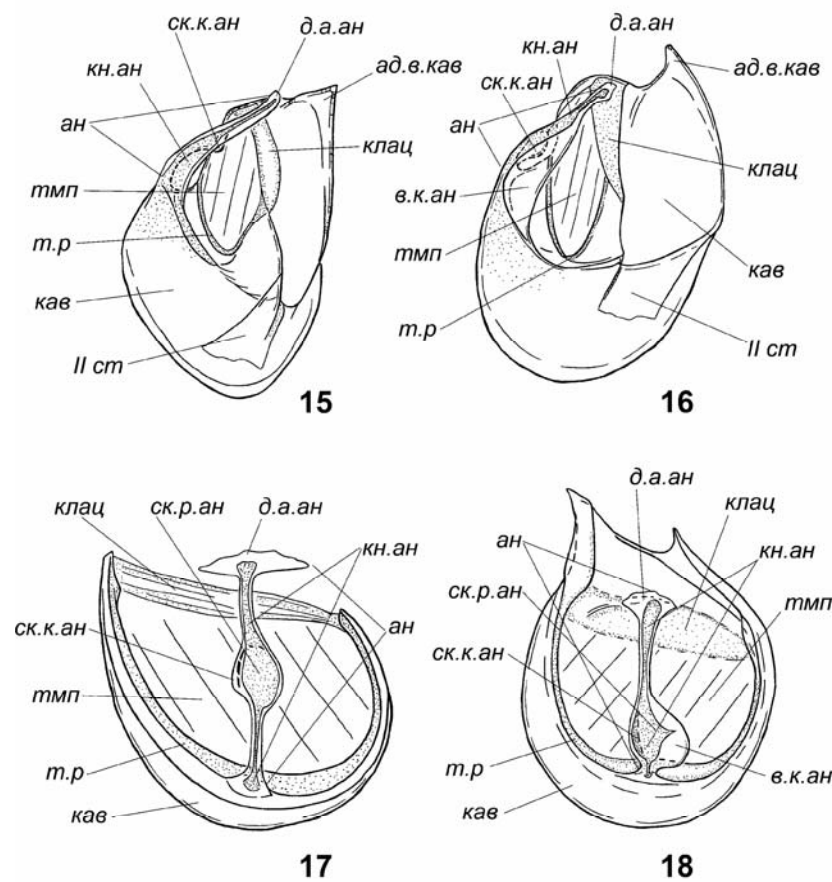


Рис. 15-18. Geometridae, левые тимпанальные органы самцов.
 15 – *Eumegethes tenuis* Stgr., вид снизу; 16 – *Alsophila zabolne* Inoue, вид снизу;
 17 – *Ametris nitocris* Sram., вид с медиальной стороны; 18 – *Scopula ignobilis*
 Warr., вид с медиальной стороны.

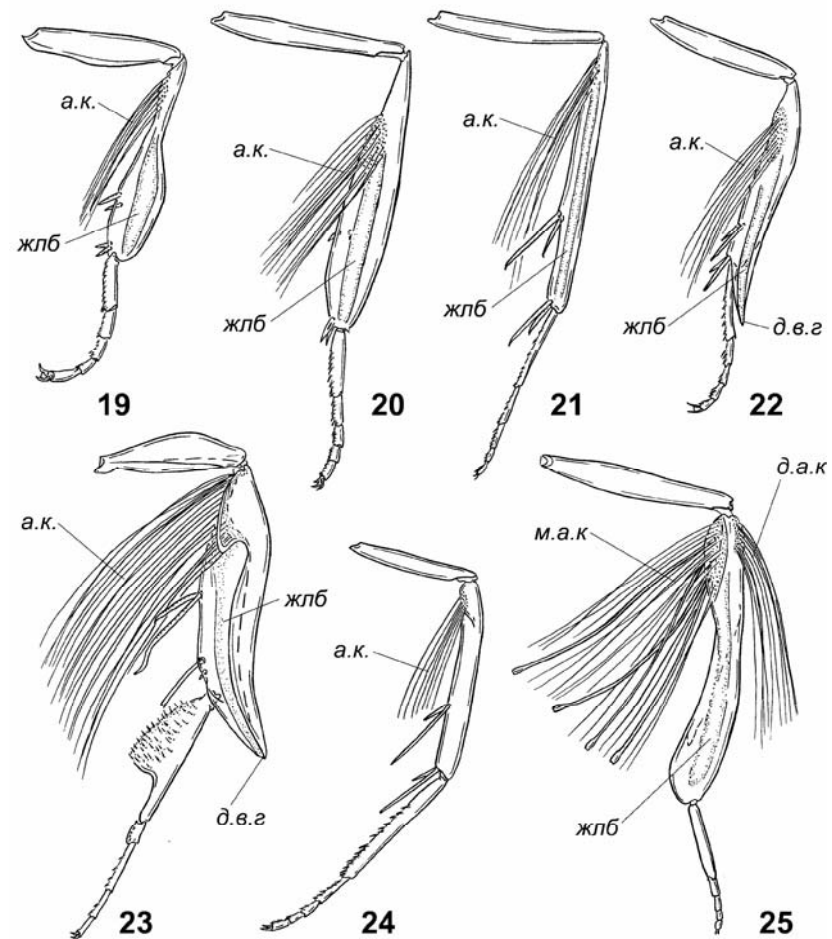


Рис. 19-25. Geometridae, правые задние голени самцов с медиальной стороны.
 19 – *Archiearis parthenias* L.; 20 – *Cystidia couaggaria* Gn.; 21 – *Epidesmia*
chilonaria H.-S.; 22 – *Eucyclodes difficta* Wlk; 23 – *Celerena signata* Warr.; 24 –
Lobophora halterata Hufn; 25 – *Problepsis phoebearia* Ersch.

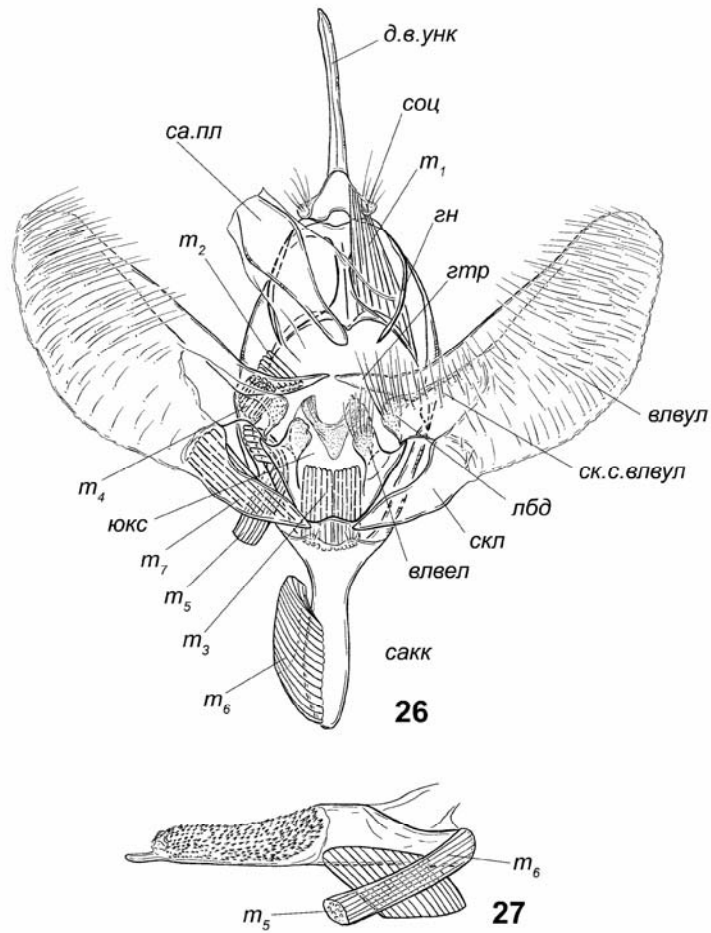


Рис. 26, 27. *Axia olga* Stgr., скелетно-мышечный аппарат гениталий самца. 26 – вид снизу, эдеагус удален, левые мышцы m_1 и правые мышцы m_2, m_4, m_5, m_6, m_7 изображены, мышцы m_{10} не выявлены; 26 – эдеагус, мышца m_2 не изображена.

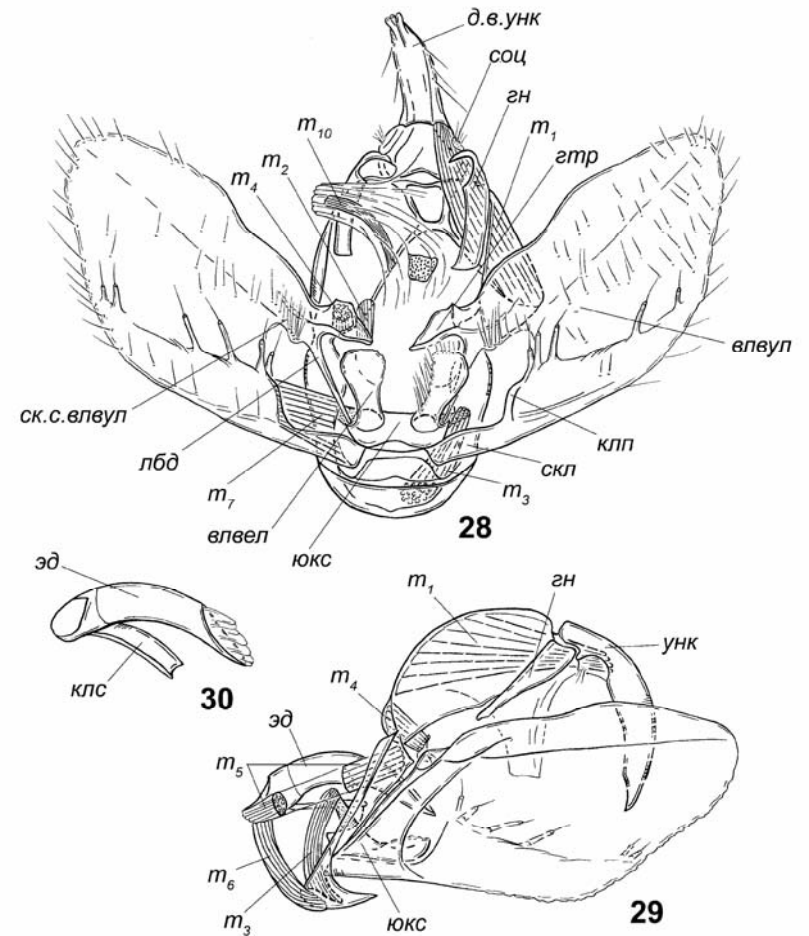


Рис. 28-30. *Sematura* sp., скелетно-мышечный аппарат гениталий самца. 28 – вид снизу, эдеагус удален, левые мышцы m_1, m_3, m_5, m_6 и правые мышцы $m_2, m_4, m_5, m_6, m_7, m_{10}$ не изображены; 29 – вид сбоку, мышцы m_2, m_7, m_{10} не изображены; 26 – эдеагус, мышцы не изображены.

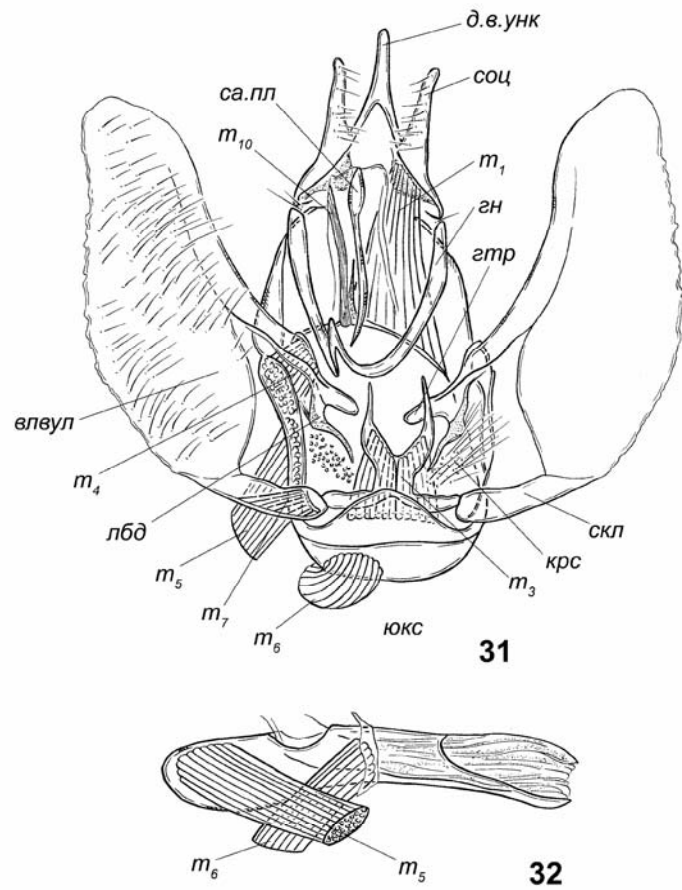


Рис. 31, 32. *Cyclidia substigmatica* Hbn., скелетно-мышечный аппарат гениталий самца.
 31 – вид снизу, эдеагус удален, левые мышцы m_1 и правые мышцы m_4 , m_5 , m_6 , m_7 , m_{10} не изображены; 32 – эдеагус, мышца m_{21} не изображена.

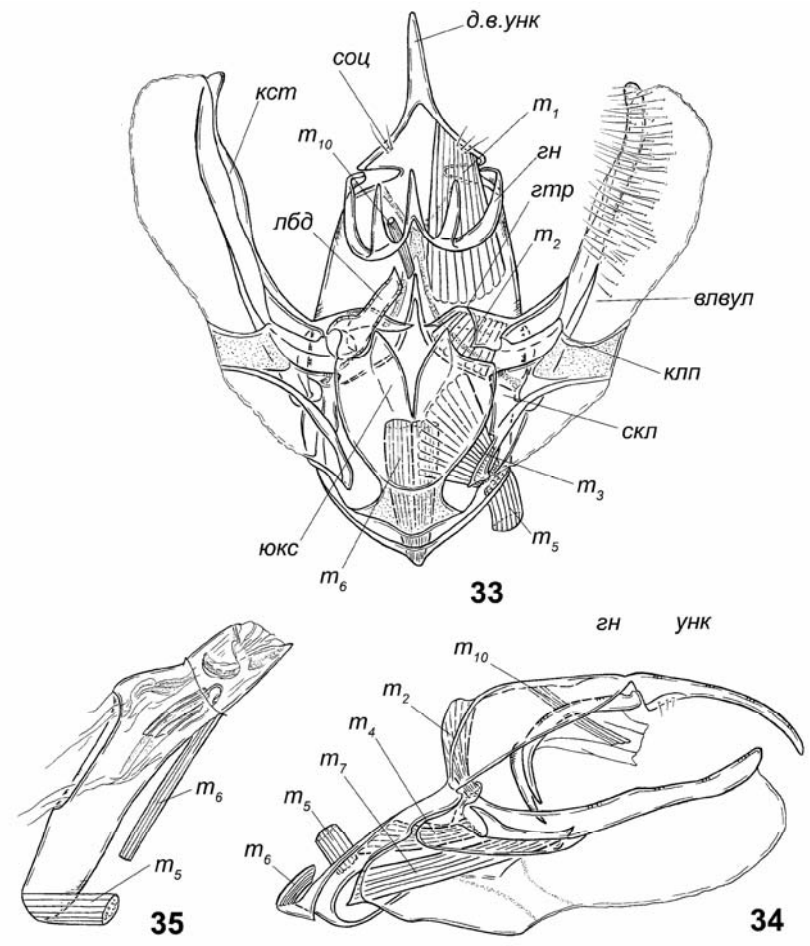


Рис. 33-35. *Eversmannia exornata* Ev., скелетно-мышечный аппарат гениталий самца.
 28 – вид снизу, эдеагус удален, левые мышцы m_1 , m_2 , m_3 , m_4 , m_5 , m_7 и правые мышцы m_4 , m_{10} не изображены; 29 – вид сбоку, эдеагус удален, мышцы m_1 , m_3 не изображены; 35 – эдеагус, мышца m_{21} не изображена.

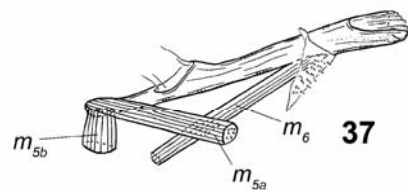
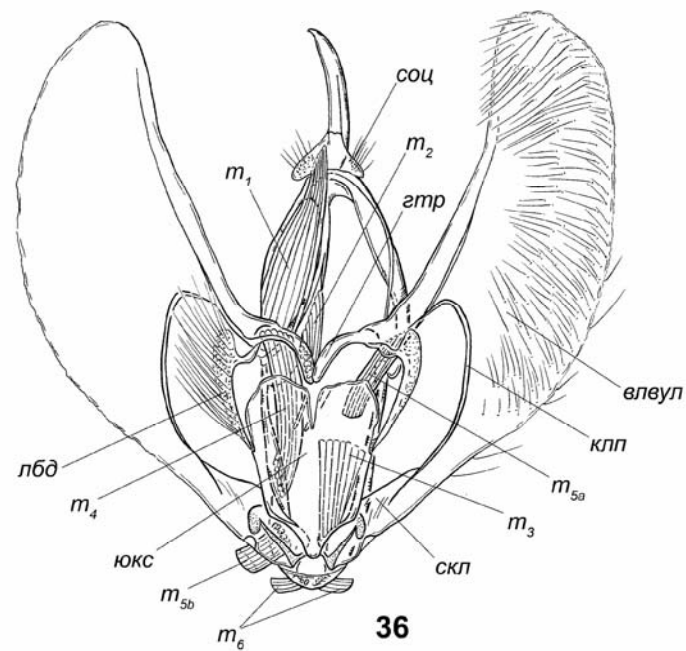


Рис. 36, 37. *Oropleta plagifera* Butl., скелетно-мышечный аппарат гениталий самца.
36 – вид снизу, эдеагус удален, левые мышцы m_{5a} , m_3 и правые мышцы m_1 , m_2 , m_4 , m_{5b} не изображены, мышцы m_7 отсутствуют, мышцы m_{10} не выявлены; 37 – эдеагус, мышца m_{2l} не изображена.

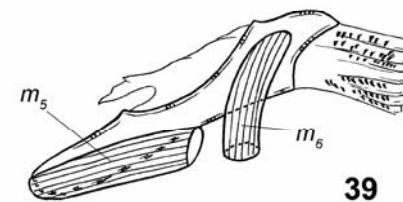
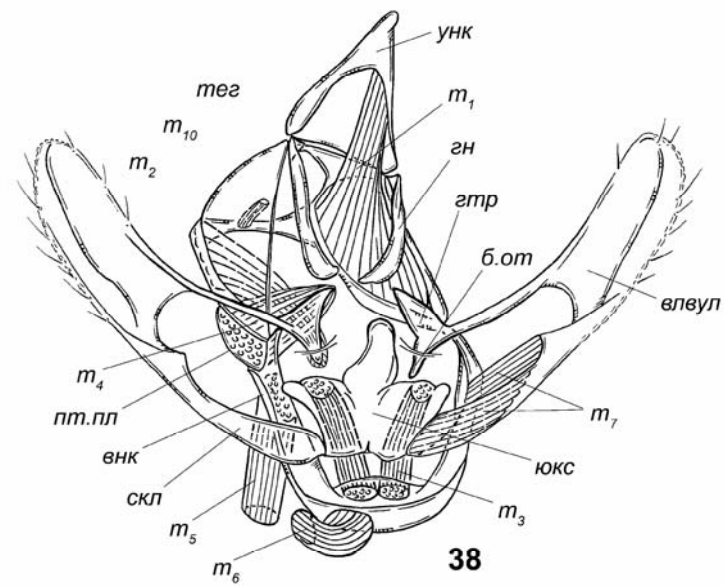


Рис. 38, 39. *Leucobrephos middendorffii* Mén., скелетно-мышечный аппарат гениталий самца.
38 – вид снизу, эдеагус удален, левые мышцы m_1 , m_7 и правые мышцы m_2 , m_4 , m_5 , m_6 , m_{10} не изображены; 39 – эдеагус, мышца m_{2l} не изображена.

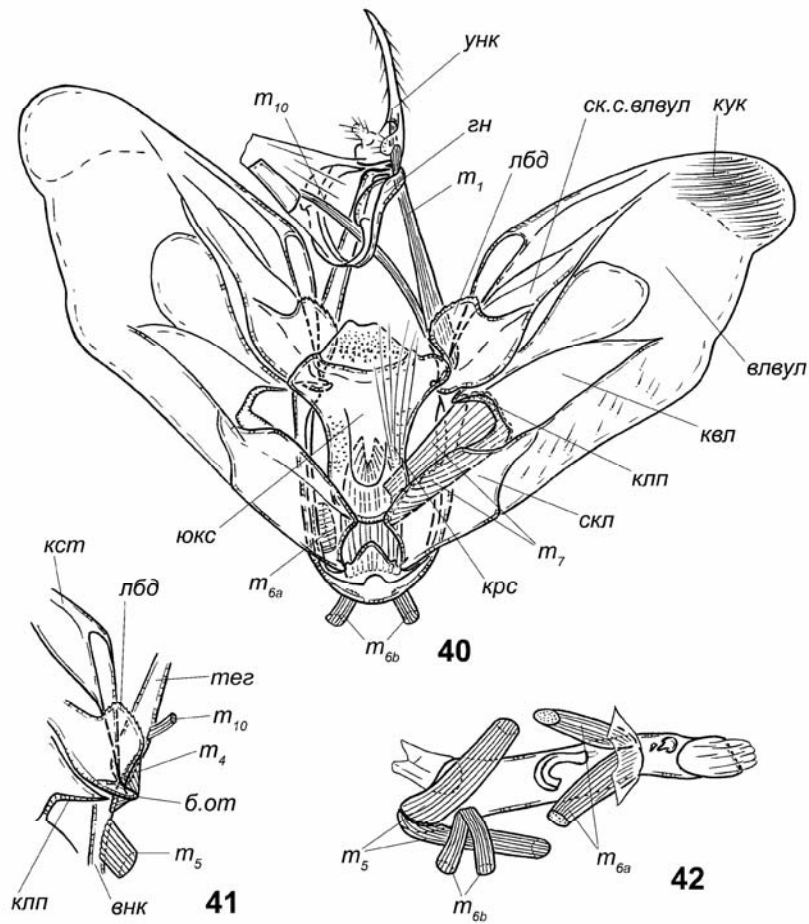


Рис. 40-42. *Eilicrinia werlii* Diak., скелетно-мышечный аппарат гениталий самца. 40 – вид снизу, эдегус удален, мышцы m_2 отсутствует, левые мышцы m_1 , m_4 , m_5 , m_7 , m_{10} и правые мышцы m_4 , m_5 , m_{6a} не изображены; 41 – вид снизу, область сочленения тегумена, винкулума и вальвы, юкста удалена; 42 – эдегус, вид снизу и сбоку, мышца m_{2l} не изображена.

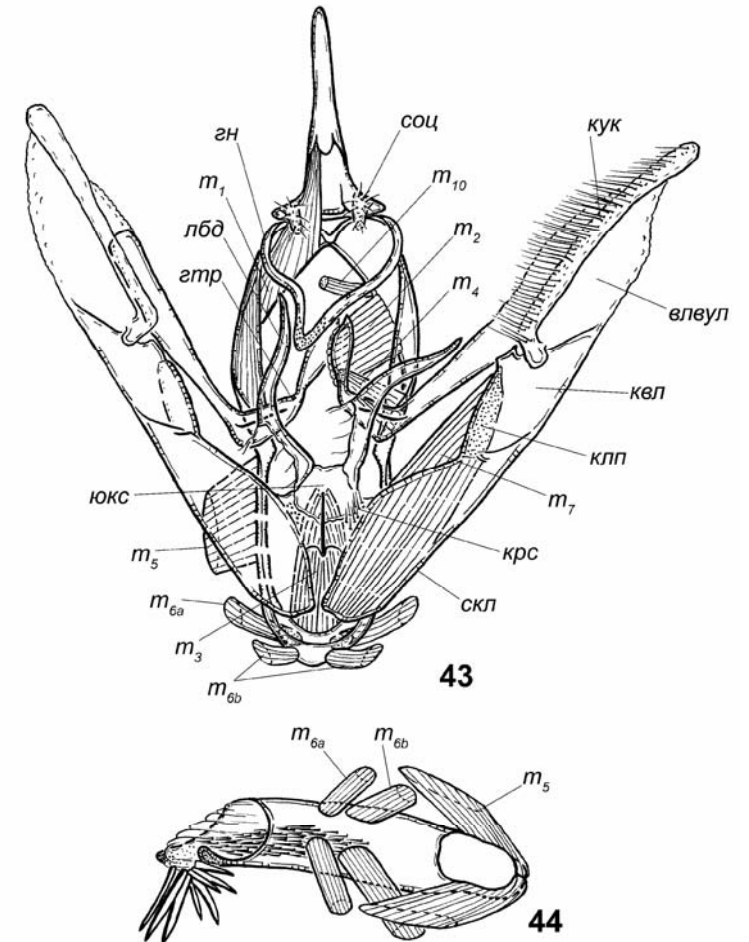


Рис. 43, 44. *Odontopera bidentata* Cl., скелетно-мышечный аппарат гениталий самца. 43 – вид снизу, эдегус удален, левые мышцы m_2 , m_4 , m_7 , m_{10} и правые мышцы m_1 , m_3 не изображены; 44 – эдегус, вид сверху, мышца m_{2l} не изображена.

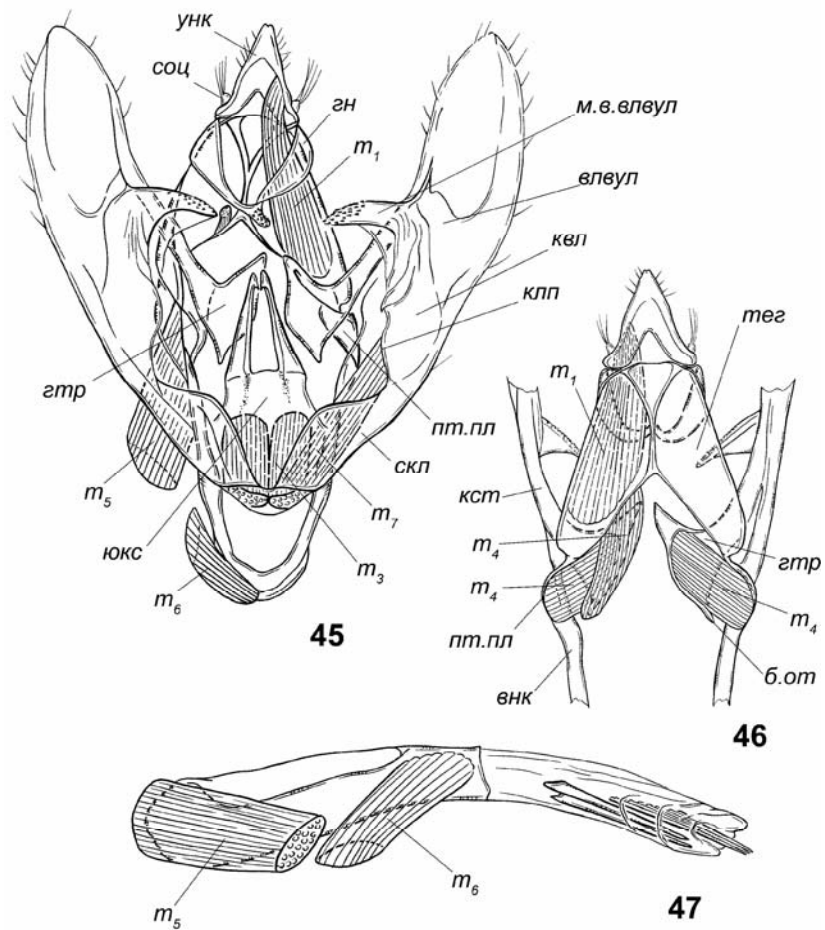


Рис. 45-47. *Epidesmia chilonaria* H.-S., скелетно-мышечный аппарат гениталий самца.

45 – вид снизу, эдеагус удален, левые мышцы m_1, m_2, m_4, m_7 и правые мышцы $m_2, m_4, m_5, m_6, m_{10}$ не изображены; 46 – вид сверху, передняя часть винкулула, задняя часть вальвы и эдеагус удалены, мышцы m_5, m_{10} , левые m_1, m_2 не изображены; 47 – эдеагус, вид сбоку, мышца m_{21} не изображена.

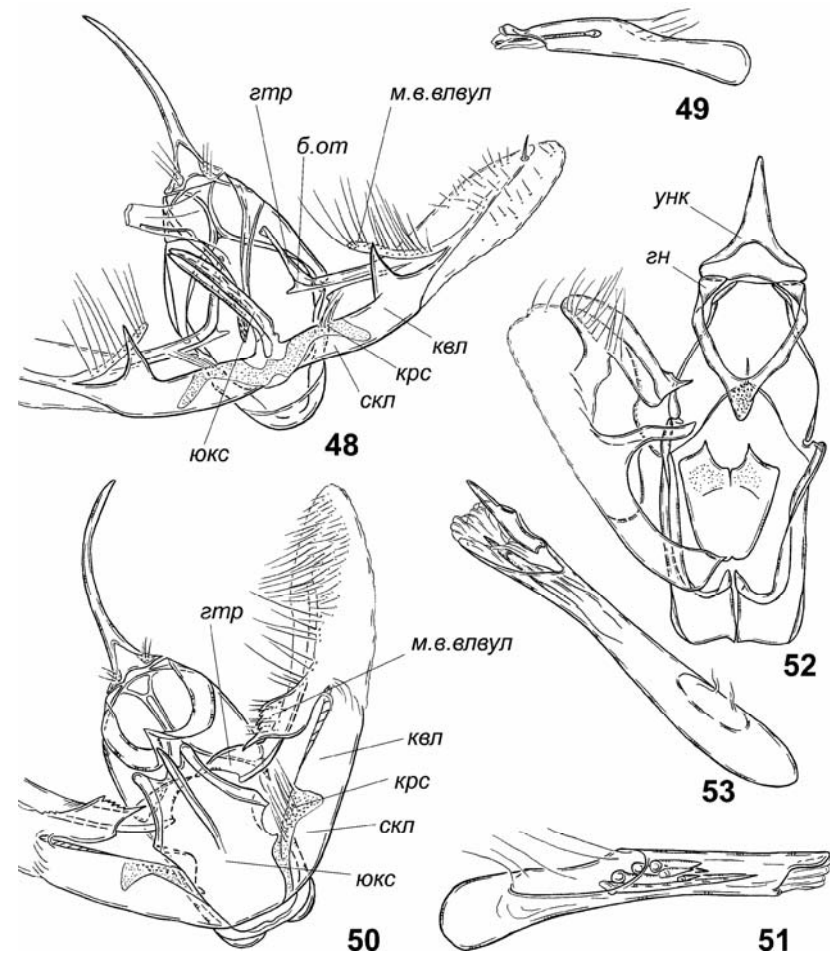


Рис. 48-53. Desmobathrinae, скелет гениталий самцов.

48, 49 – *Dichromodes ainaria* Gn.; 50, 51 – *Dichromodes* sp.; 52, 53 – *Myinodes shohami* Hausmann (48, 52 - вид снизу; 50 - вид снизу, правая вальва удалена; 49, 51, 53 – эдеагус).

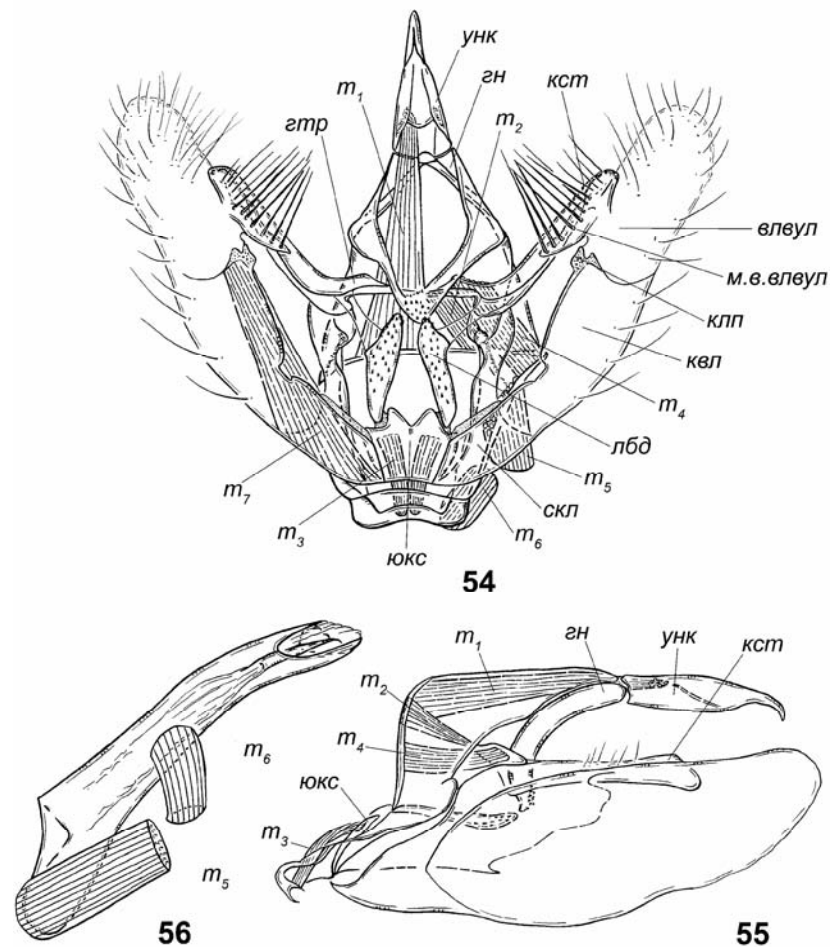


Рис. 54-56. *Eumegethes tenuis* Stgr., скелетно-мышечный аппарат гениталий самца. 54 – вид снизу, эдеагус удален, левые мышцы m_2, m_4, m_5, m_6 и правые мышцы m_1, m_7 не изображены, мышцы m_{10} не выявлены; 55 – вид сбоку, эдеагус удален, мышцы m_5, m_6, m_7 не изображены; 56 – эдеагус, вид сбоку, мышца m_{21} не изображена.

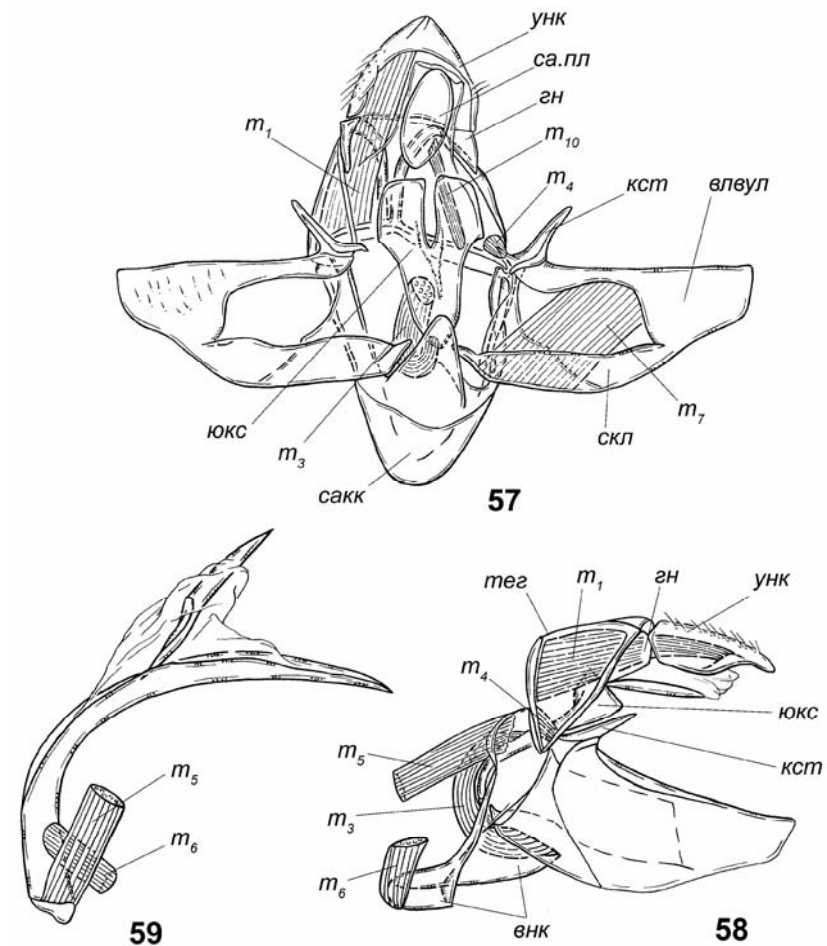


Рис. 57-59. *Alsophila zabolne* Inoue, скелетно-мышечный аппарат гениталий самца. 54 – вид снизу, эдеагус удален, мышцы m_2 отсутствуют, левые мышцы $m_4, m_5, m_6, m_7, m_{10}$ и правые мышцы m_1, m_3, m_5, m_6, m_7 не изображены; 55 – вид сбоку, эдеагус удален, мышцы m_7, m_{10} не изображены; 56 – эдеагус, вид сбоку, мышца m_{21} не изображена.

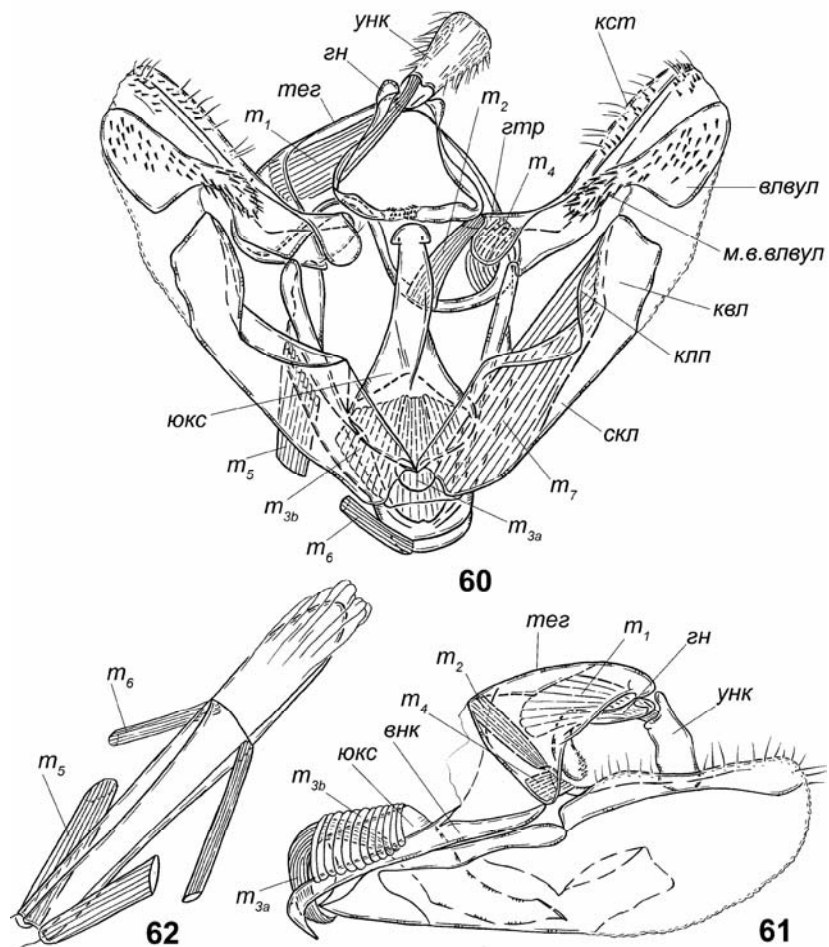


Рис. 60-62. *Orthostixis cribraria* Hbn., скелетно-мышечный аппарат гениталий самца.

60 – вид снизу, эдеагус удален, левые мышцы m_2, m_4, m_7 и правые мышцы m_1, m_5, m_6 не изображены, мышцы m_{10} не выявлены; 61 – вид сбоку, эдеагус удален, мышцы m_5, m_6, m_7 не изображены; 62 – эдеагус, вид сверху, мышца m_{21} не изображена.

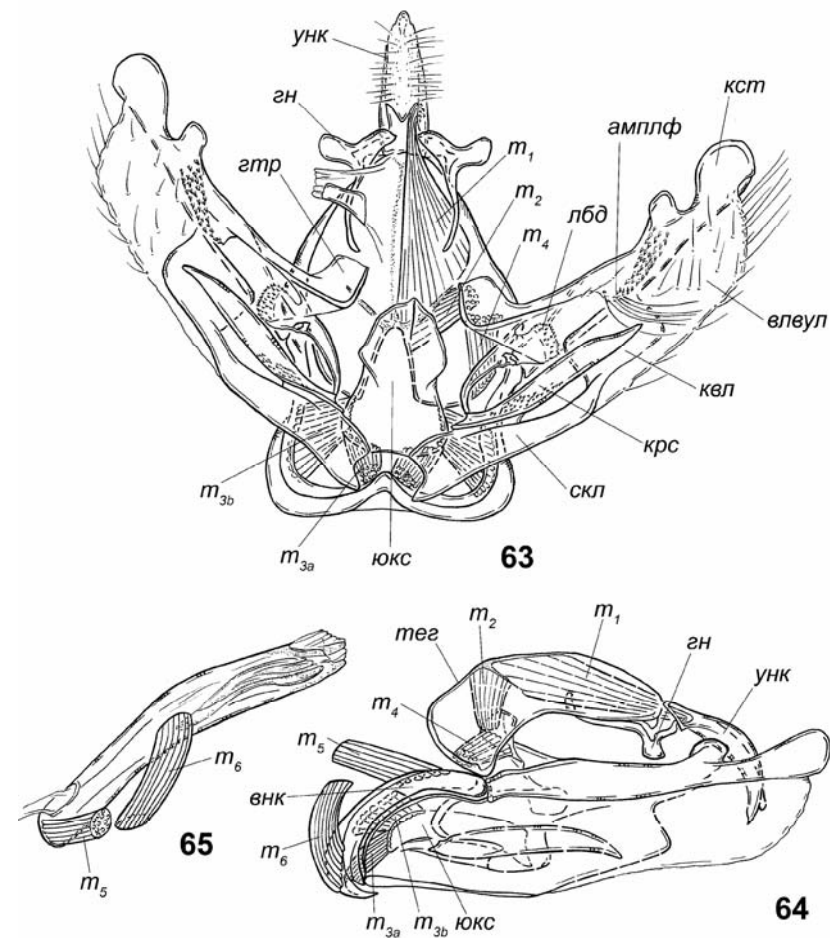


Рис. 63-65. *Ozola sinuicosta* Prt., скелетно-мышечный аппарат гениталий самца.

63 – вид снизу, эдеагус удален, мышцы m_7 отсутствуют, мышцы m_{10} не выявлены, левые мышцы m_1, m_2, m_4, m_5, m_6 и правые мышцы m_5, m_6 не изображены; 64 – вид сбоку, эдеагус удален; 65 – эдеагус, вид сбоку, мышца m_{21} не изображена.

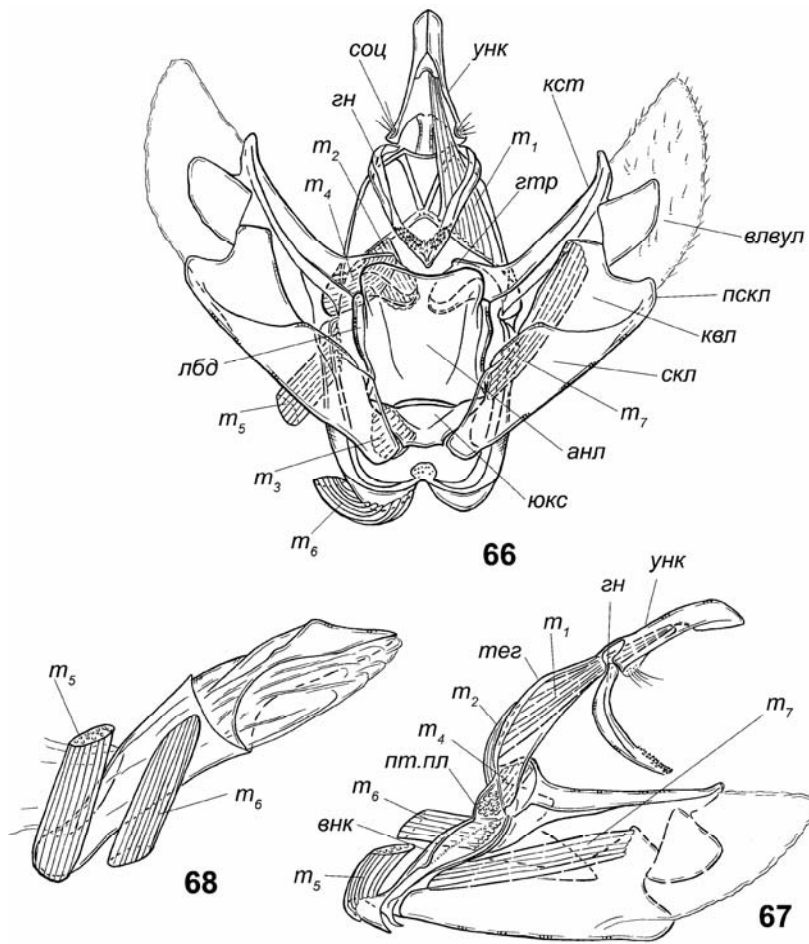


Рис. 66-68. *Parepisparis multicolora* Lucas, скелетно-мышечный аппарат гениталий самца.

66 – вид снизу, эдеагус удален, мышцы m_{10} не выявлены, левые мышцы m_1 , m_7 и правые мышцы m_2 , m_3 , m_4 , m_5 , m_6 не изображены; 67 – вид сбоку, эдеагус удален, мышцы m_3 не изображены; 68 – эдеагус, вид сбоку, мышца m_{21} не изображена.

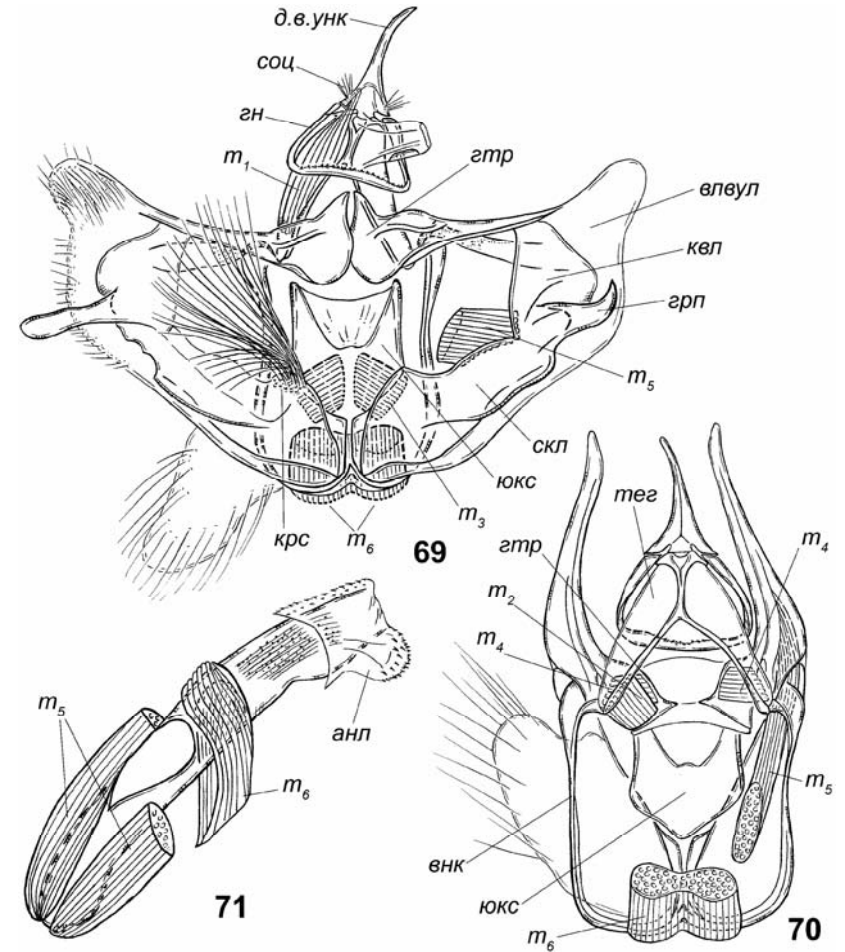


Рис. 69-71. *Oenochroma lissoscia* Trn., скелетно-мышечный аппарат гениталий самца.

69 – вид снизу, эдеагус удален, мышцы m_7 отсутствуют, мышцы m_{10} не выявлены, левые мышцы m_2 , m_4 , m_5 и правые мышцы m_1 , m_2 , m_4 не изображены; 70 – вид сверху, передняя часть винкулума, мышцы m_1 , m_3 , левая m_5 и правая m_2 не изображены; 71 – эдеагус, вид сбоку, мышца m_{21} не изображена.

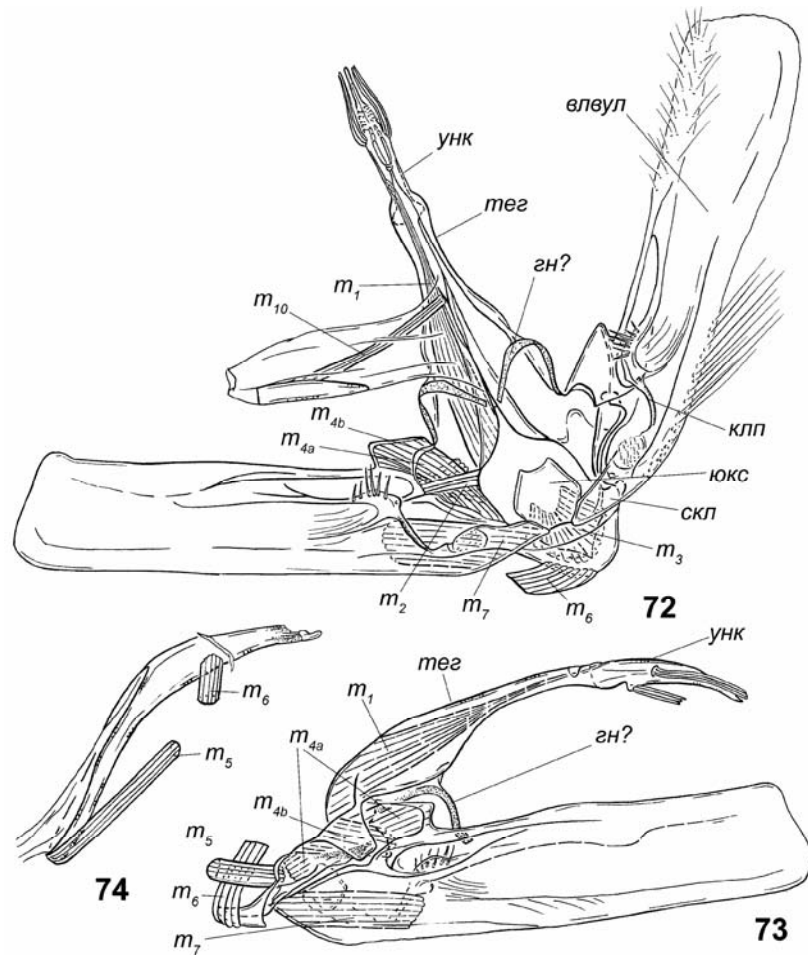


Рис. 72-74. *Celerena signata* Warr., скелетно-мышечный аппарат гениталий самца. 72 – вид снизу, эдеагус удален, левая мышца m_3 и правые мышцы m_1 , m_2 , m_{4a} , m_{4b} , m_5 , m_6 , m_7 , m_{10} не изображены; 73 – вид сбоку, эдеагус удален, мышцы m_2 , m_3 , m_{10} не изображены; 74 – эдеагус, вид сбоку, мышца m_{21} не изображена.

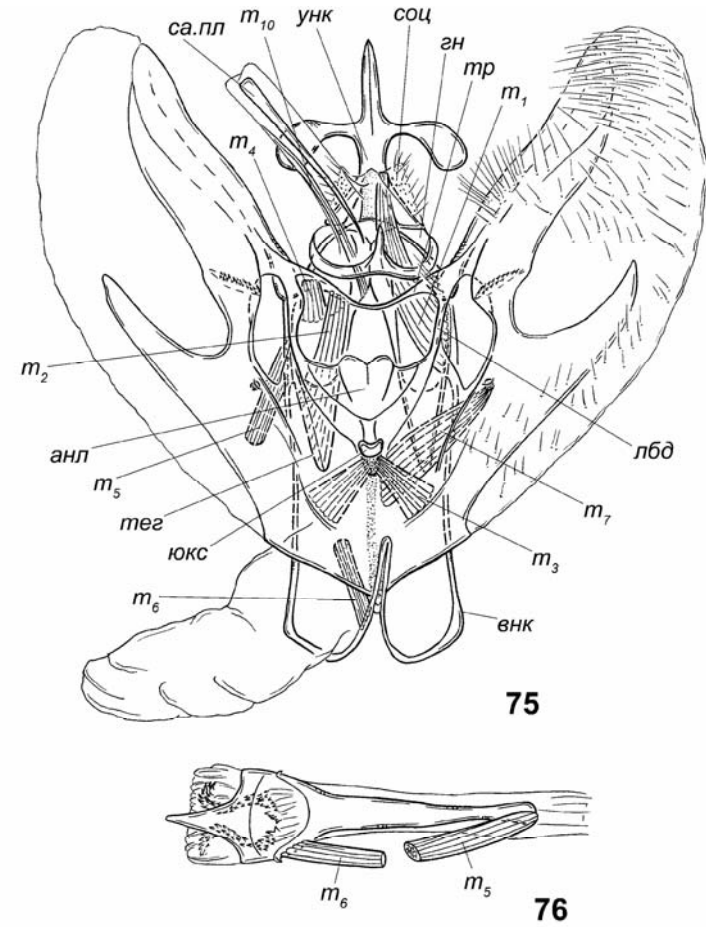


Рис. 75, 76. *Eumelea florinata* Gn., скелетно-мышечный аппарат гениталий самца. 75 – вид снизу, эдеагус удален, левые мышцы m_1 , m_7 и правые мышцы m_2 , m_4 , m_5 , m_6 , m_{10} не изображены; 76 – эдеагус, вид снизу, мышца m_{21} не изображена.

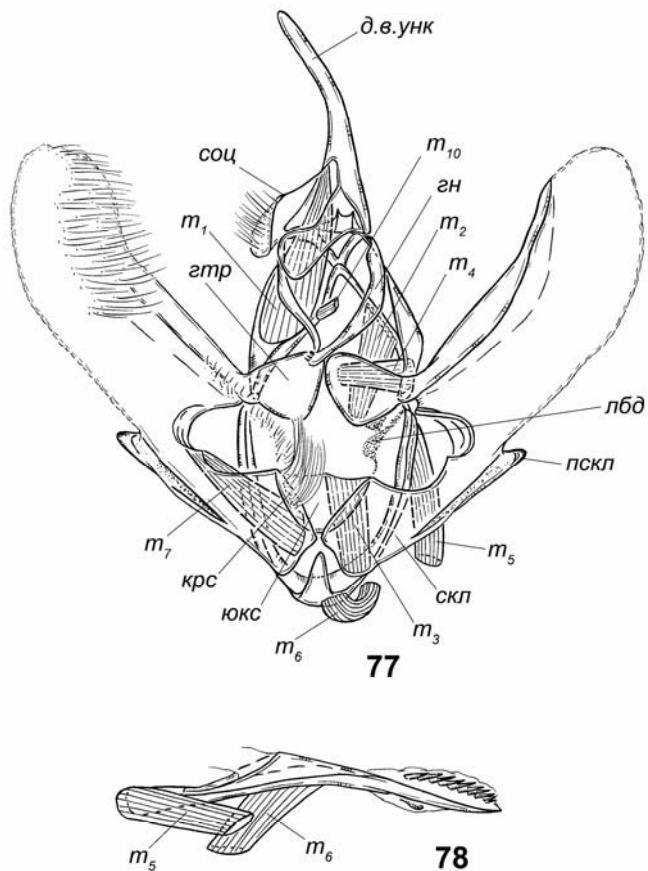


Рис. 77, 78. *Heliomystis electrica* Меур., скелетно-мышечный аппарат гениталий самца.

77 – вид снизу, эдеагус удален, левые мышцы m_2, m_3, m_4, m_5, m_6 и правые мышцы m_1, m_7, m_{10} не изображены; 78 – эдеагус, вид сбоку, мышца m_{21} не изображена.

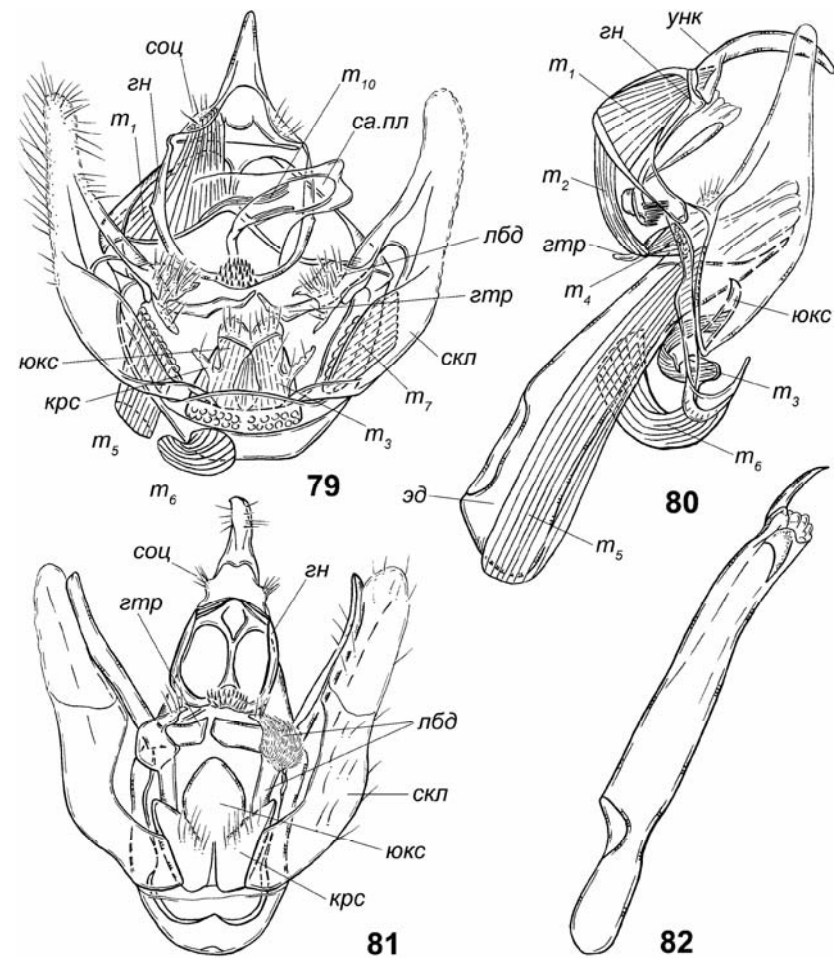


Рис. 79-82. Larentiinae, гениталии самцов.

79, 80 – *Leptostegna tenerata* Chr., скелетно-мышечный аппарат; 80, 81 – *Emmesomia bilinearia* Leech, скелет. 79 – вид снизу, эдеагус удален, левые мышцы m_2, m_4, m_7 и правые мышцы m_1, m_2, m_4, m_5, m_6 не изображены; 80 – вид сбоку, мышцы m_7, m_{10} не изображены; 81 – вид снизу, эдеагус удален; 82 – эдеагус.

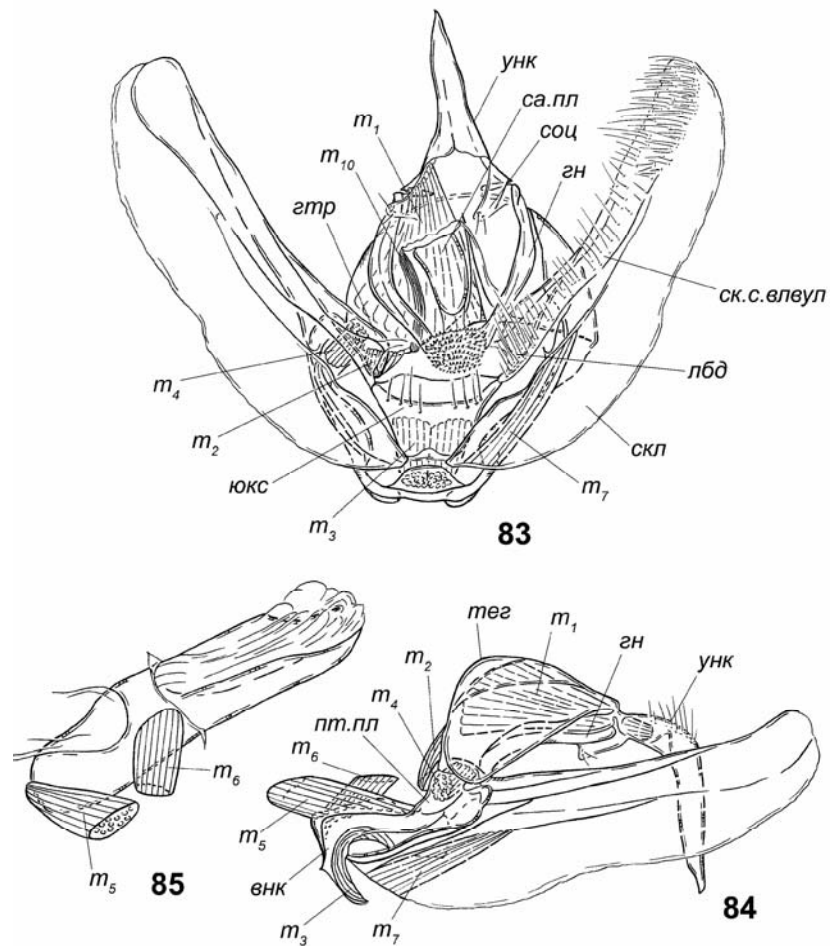


Рис. 83-85. *Tyloptera bella* Butl., скелетно-мышечный аппарат гениталий самца.
 83 – вид снизу, эдеагус удален, левые мышцы m_5 , m_6 , m_7 и правые мышцы m_1 , m_2 , m_4 , m_5 , m_6 , m_{10} не изображены; 84 – вид сбоку, эдеагус удален, мышцы m_{10} не изображены; 85 – эдеагус, вид сбоку, мышца m_2 не изображена.

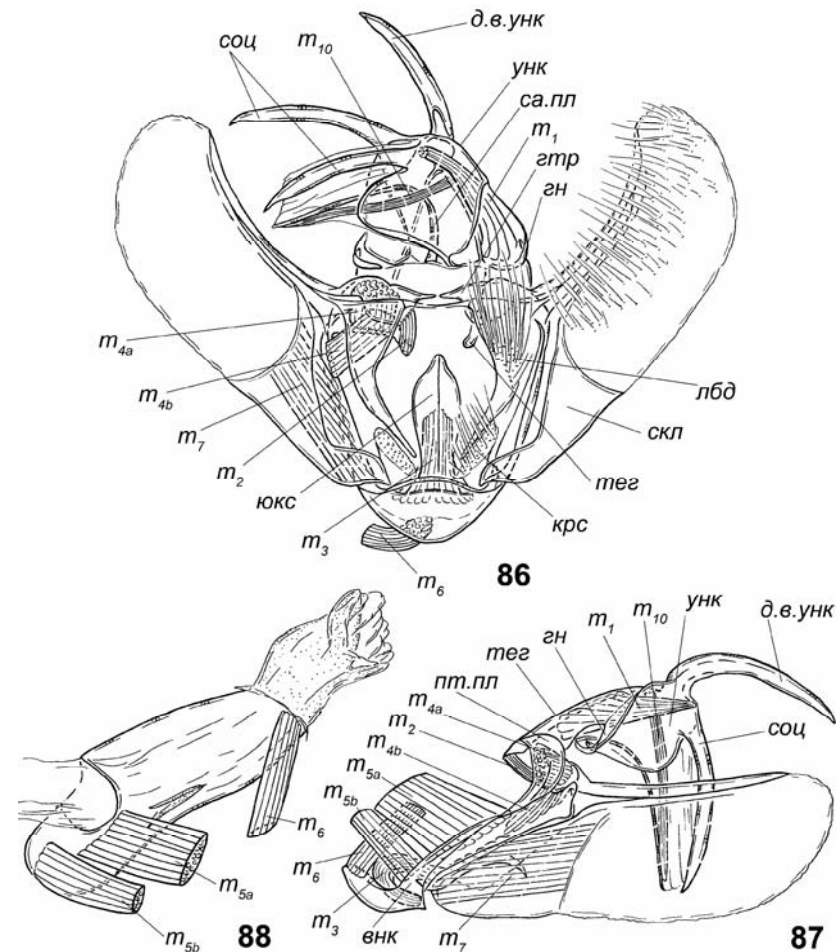


Рис. 86-88. *Solitanea defricata* Pglr., скелетно-мышечный аппарат гениталий самца.
 86 – вид снизу, эдеагус удален, левые мышцы m_1 , m_{5a} , m_{5b} , m_{10} и правые мышцы m_2 , m_{4a} , m_{4b} , m_{5a} , m_{5b} , m_6 , m_7 не изображены; 87 – вид сбоку, эдеагус удален; 88 – эдеагус, вид сбоку, мышца m_{21} не изображена.

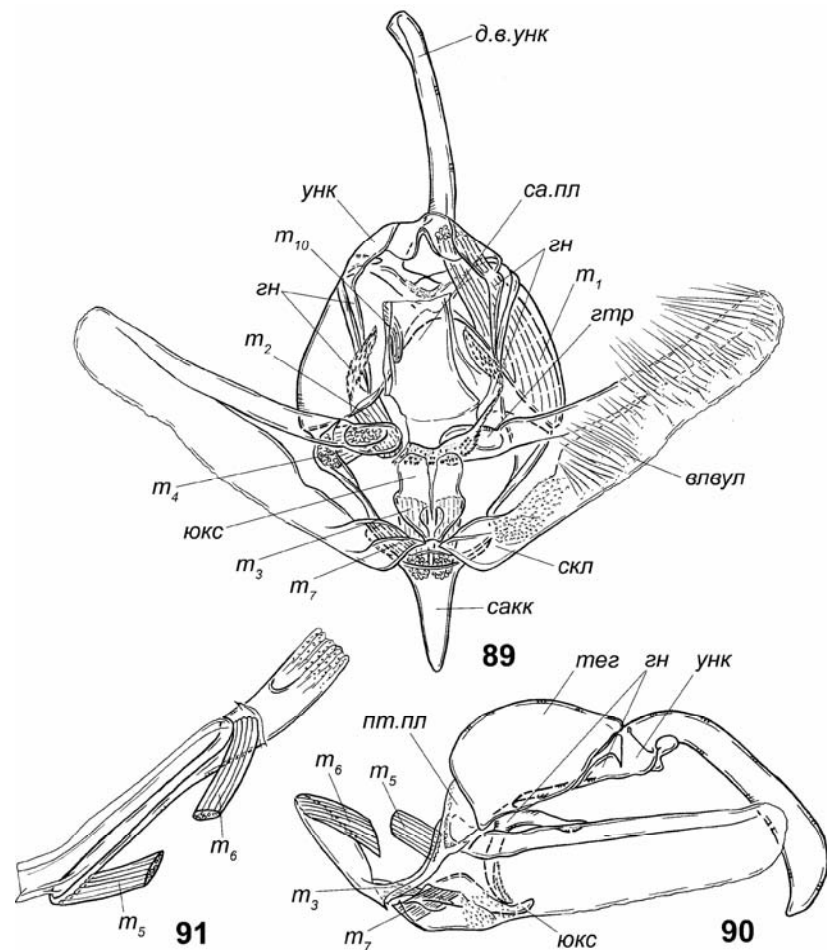


Рис. 89-91. *Ametris nitocris* Cram., скелетно-мышечный аппарат гениталий самца. 89 – вид снизу, эдеагус удален, левые мышцы m_1 , m_5 , m_6 и правые мышцы m_2 , m_4 , m_5 , m_6 , m_7 , m_{10} не изображены; 90 – вид сбоку, эдеагус удален, мышцы m_1 , m_2 , m_4 , m_5 , m_6 , m_7 , m_{10} не изображены; 91 – эдеагус, вид сбоку, мышца m_{21} не изображена.

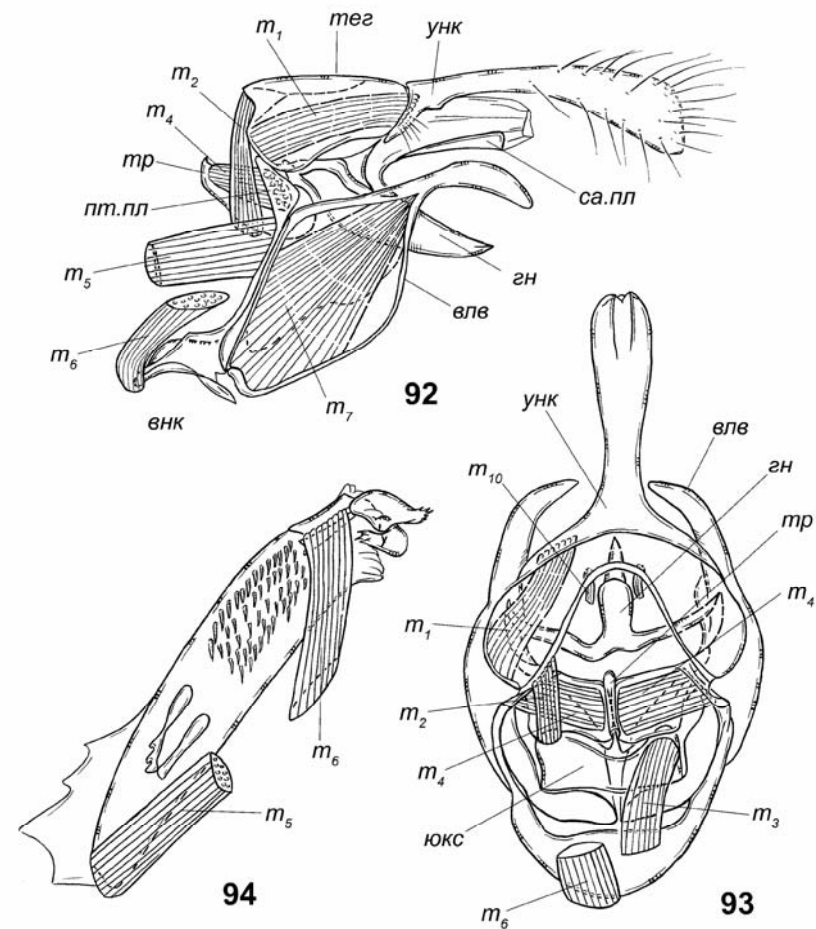


Рис. 92-94. *Dithcodes erasa* Warr., скелетно-мышечный аппарат гениталий самца. 92 – вид сбоку, эдеагус удален, мышцы m_3 , m_{10} не изображены; 93 – вид сверху, эдеагус удален, левые мышцы m_5 , m_3 , m_7 и правые мышцы m_1 , m_2 , m_5 , m_6 , m_7 не изображены; 94 – эдеагус, вид сбоку, мышца m_{21} не изображена.

Евгений Анатольевич Беляев

**ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЕ СВЯЗИ СЕМЕЙСТВА
ПЯДЕНИЦ И ЕГО ПОДСЕМЕЙСТВ
(LEPIDOPTERA: GEOMETRIDAE)**

Чтения памяти Н.А. Холодковского. Вып. 60.
Доклад на шестидесятих ежегодных чтениях
6 апреля 2007 г.

Утверждено к печати
Президиумом
Русского энтомологического общества
6.04.2007

Изготовитель оригинал-макета *С.Ю. Синёв*

Подписано к печати 5.08.2008
Печать офсетная. Бумага офсетная. Гарнитура Times.
Формат 60x84 1/16. Печ. л. 15,0 Тираж 300 экз.

Русское энтомологическое общество
Зоологический институт РАН, 199034, СПб., Университетская наб., 1

