

TARTU ÜLIKOOL  
ÖKOLOOGIA JA MAATEADUSTE INSTITUUT  
ZOOLOOGIA OSAKOND  
ZOOLOOGIA ÕPPETOOL

**Andro Truuverk**  
**Triibuste *Larentiini* ja *Scotopterygini* süstemaatikast**  
**(*Lepidoptera: Geometridae: Larentiinae*)**  
Magistritöö

Juhendaja: Ph.D. Erki Õunap

TARTU 2013

## Sisukord

1. Sissejuhatus .....	3
2. Kirjanduse ülevaade .....	6
2.1. Triibus <i>Larentiini</i> .....	6
2.2. Triibus <i>Scotopterygini</i> .....	13
3. Materjal ja metoodika .....	16
3.1 Fülogeneetiline analüüs .....	22
4. Tulemused ja arutelu .....	29
4.1. Triibus <i>Larentiini</i> .....	29
4.2. Triibus <i>Scotopterygini</i> .....	33
Kokkuvõte .....	37
Summary .....	38
Tänuavaldus .....	39
Kirjanduse loetelu .....	40

## 1. Sissejuhatus

Kirivaksiklased (*Larentiinae*) on väga liigirikka rühmana, kuhu kuulub 412 perekonda (Hausmann & Viidalepp, 2012) ja üle 6200 kirjeldatud liigi (Scoble & Hausmann, 2007), levinud kõigil mandritel (Viidalepp & Remm, 1996). Rohkem kui 1300 taksonit kuulub äärmiselt liigirikkasse perekonda *Eupithecia* (Hausmann & Viidalepp, 2012). Erinevalt mitmetest teistest vaksikurühmadest on kirivaksiklaste liigirikkus suurim mõõduka kliimaga regioonides ning troopika kõrgmäestike piirkondades (Holloway, 1997; Minet & Scoble, 1999; Prout, 1912-16). Kirivaksiklased hõlmavad suure osa alpiinse, arktilise ja subarktilise levikuga vaksikuliikidest ning on esindatud ka Uus-Meremaal (Prout, 1912-16), Islandil ja Gröönimaal (Hausmann & Viidalepp, 2012).

Kirivaksiklased on väikesed kuni keskmise suurusega, enamasti ka väliselt iseloomuliku tiivakirja järgi äratuntavad. Tiivakiri koosneb suurest arvust ristvöötidest, mis on tiiva alusel tihti tumedamad ning moodustavad „basaallaigu” (orig. „Basalmakel”) ning on tihti ka keskalal tumedamad, moodustades „keskvöödi” (orig. „Mittelbinde”); minimaalselt on keskala nii seest- kui väljastpoolt vöödiga piiratud (Prout, 1912-16). Enamikul liikidest esineb nii ees- kui tagatiival kesktähn (Minet & Scoble, 1999; Viidalepp & Remm, 1996). Sihvonen ja Kaila (2004) mainivad kirivaksiklastele iseloomulike tunnustena ristvöötidete agregeerumise rohkem või vähem eristunud vöödigruppideks ning eestiiva tipust algava lühikese tipuvöödi olemasolu. Paljudes kirivaksiklaste rühmades esineb üksteisest ainult tiivakirja alusel väga raskesti eristatavaid liike; eriti iseloomulik on see ülimalt liigirikkale perekonnale pisivaksik (*Eupithecia* Curtis, 1825) (Mironov, 2003).

Mõnede triibuse *Xanthorhoini* esindajate emastel on tagatiivad osaliselt redutseerunud (Minet & Scoble, 1999), eriti tavalised on tagatiiva soonestuse ja kuju modifikatsioonid aga triibuste *Trichopterygini* ja *Chesiadini* isastel (Prout, 1912-16). Triibuses *Operophterini* esineb ka liike, mille emased on tugevasti redutseerunud tiibadega ning lennuvõimetud (Snäll et al, 2007). Kirivaksiklastele on iseloomulik, et tagatiiva eessoon (*subcostalis*) ning kesksulu eesserv on tavaliselt liitunud vähemalt poole sulu ulatuses (Hausmann, 2001; Minet & Scoble, 1999), erandina võivad need sooned olla liitumata ning omavahel seotud lühikese lisasoonega. Niisugune modifikatsioon on eriti sage triibuse *Trichopterygini* isastel (Prout, 1912-16).

Vaksiklaste tümpanaalelunditele iseloomulik struktuur on ansa, mille kuju on eri alamsugukondades erinev. Kirivaksiklaste ansa tipp on T- või kirvekujuline (Hausmann, 2001; Öunap et al, 2008).

Kirivaksiklaste röövikud arenevad enamasti puude, põõsaste ja rohttaimede rohelistel lehtedel või õitel ja valmivatel seemnetel. Paljudele kirivaksiklastele meeldib elada metsaservas, isegi siis kui nende röövikud otseselt seal ei toitu, kuna mets on varjuline ja jahe (Hausmann, 2001). Peaaegu kõigi Havail elavate *Eupithecia* perekonna liikide röövikud on aga karnivoorsed, jahtides endast väiksemaid putukaid ja ämblikke (Minet & Scoble, 1999).

Morfoloogiliste ja DNA analüüside põhjal on selgeks saanud, et tegemist on väga ammu, vähemalt 35 miljonit aastat tagasi teistest vaksiklastest lahknenu alamsugukonnaga (Yamamoto & Sota, 2007).

Klassikaline arusaam vaksiklaste põlvnemisest on, et võrdlemisi lihtsa ehitusega tümpanaalelundite ning „normaalse“ arvu ebajalgadega röövikutega kevadvaksiklased (*Archiearinae*) on kõigi teiste vaksikute sõsarrühmaks (Holloway, 1997; Sihvonen & Kaila, 2004). Alles viimasel kümnendil hoogustunud molekulaarsüsteematika-alased uurimused on tõestanud, et see pole nii. Esimestena käsitlesid vaksiklaste alamsugukondade vahelisi suhteid Abraham jt (2001), kes leidsid, et tegelikult on kõige varem lahknenu vaksiklaste rühmaks kirivaksiklased. Samale järeldusele jõudis mõned aastad hiljem Young (2006) ning ka Snälli jt (2007) töös esitatud fülogeneesipuud võib tõlgendada seda hüpoteesi toetavana. Siiski on hiljem jõutud kirivaksiklaste asukoha suhtes ka teistsugustele järeldustele: Yamamoto ja Sota (2007), Regier et al (2009, 2013), Wahlberg et al (2010) ning Sihvonen et al (2011) leidsid, et kirivaksiklased moodustavad koos kuluvaksiklastega (*Sterrhinae*) kõigi teiste vaksikute sõsarrühmaks oleva monofüleetilise liini. Kuna viimati viidatud autorite töödes kasutati oluliselt suuremaid andmematrikseid kui Abrahami jt (2001) ning Youngi (2006) artiklites, on tõenäoliselt õige just hilisem seisukoht.

Kirivaksiklasi hakati omaette süstemaatilise üksusena eristama juba 19. sajandi keskel, kuid tollased eristamiskriteeriumid ei ole tänapäevaste teadmiste kontekstis relevant. Täpsema ülevaate olulisematest uurimustest on andnud Hausmann ja Viidalepp (2012).

Praegune kirivaksiklaste süsteem baseerub suuresti Palearktise faunal ning näiteks kõik Euroopa kirivaksiklased on praeguseks paigutatud triibustesse (Mironov, 2003; Hausmann & Viidalepp, 2012). Seetõttu on ka käesolevas töös keskendutud ennekõike selle maailmajao kirivaksiklaste süstemaatikat käsitlevale tähtsamale kirjandusele. Vastavalt vajadusele on siiski kasutatud ka teisi maailmajaguseid käsitlevaid olulisemaid ülevaateid. Siiski tuleb tõdeda, et globaalses mastaabis ei ole siiani üksmeelt isegi selles osas, kui mitmeks triibuseks oleks kirivaksiklaste alamsugukond mõistlik jaotada: suuresti J. Viidalepa (1996) endise NSV Liidu vaksiklaste nimestikul ning selle hilisematel täiendustel mitmete autorite poolt (nt Mironov, 2003) põhinev Euroopa vaksiklaste süsteem (Hausmann et al, 2011; Hausmann & Viidalepp,

2012) ei ole kooskõlas näiteks Forum Herbulot (2003), Heppneri (2003) ja Viidalepa (2011) välja pakutud triibuste süsteemiga. Nii jagab Heppner kirivaksiklased 18 triibuseks, Forum Herbulot' süsteemis on triibuseid 20, ning Viidalepp (2011) jagab süsteemi 23 triibuseks. A. Hausmanni jt (2011) ainult Euroopat hõlmavas käsitluses on triibuseid 18, ent pole selge, missugune on nende autorite arvamus ainult Uues Maailmas levinud triibuste osas. Lisaks on mitmed trooplilised perekonnad siiani triibustesse paigutamata (nt Holloway, 1997; Xue & Scoble, 2002; Sihvonen et al, 2011). Vaatamata viimatimainitud puudusele lähtutakse käesolevas töös eeldusest, et praegu on kehtiv kogu maailma kirivaksiklasi käsitlev, ent siiski peamiselt Euroopa faunal põhinev süsteem (Viidalepp, 2011); just seda süsteemi peetakse ka allpool silmas, kui mainitakse "kaasaegset süsteemi" või "praegu kehtivat süsteemi". Igal juhul on selge, et kirivaksiklaste süsteem ei ole kaugeltki veel "valmis", vastuseta lahendamist vajavaid küsimusi on väga palju ning neile kõigile ühekorruga vastamine ei ole realistlik. Käesolevas töös keskendutakse seetõttu kahe hiljuti morfoloogiliste ja molekulaarsete uuringute (Choi, 2006a; Viidalepp, 2011; Davis et al, 2012, 2013; Õunap, in prep) käigus üleskerkinud süstemaatika-alase probleemi lahendamisele.

Esmalt üritatakse tuua selgust selles osas kas väga erineva suuruse ja välimusega (tiivakiri) liikidest koosnev triibus *Larentiini* on ikka monofüleetiline. Teiseks ülesandeks on selgitada välja triibuse *Scotoptergini* staatus ja asukoht kirivaksiklaste süsteemis (vt alltpoolt).

## 2. Kirjanduse ülevaade

Mitmed varasemad autorid (nt. Hulst, 1896; Hausmann & Viidalepp, 2012) on maininud, et suur osa enne 19. sajandi lõppu tehtud uurimistööst vaksiklaste väiksemateks süstemaatilisteks üksusteks jaotamisel on paraku olnud ebaadekvaatne. Seetõttu keskendutakse kahes järgnevas alapeatükis neile tähtsamatele uurimustele, mis on avaldatud alates Meyricki (1892) põhjalikust, peamiselt tiivasoonestusele tuginenud uurimusest vaksiklaste süstematiseerimisel. Meyrick (1892) jagas Euroopa vaksiklaste fauna tiivasoonestusele tuginedes kuueks rühmaks, mis tänapäevases käsitluses vastavad alamsugukondadele. Neist viis on samasuguses või peaaegu samasuguses koosseisus valiidid tänaseni: *Hydriomenidae* (=Larentiinae), *Orthostixidae* (=Orthostixinae), *Sterrhidae* (=Sterrhinae), *Geometridae* (=Geometrinae) ja *Selidosemidae* (=Ennominae).

### 2.1. Triibus *Larentiini*

Triibusesse *Larentiini* kuulub kaasaegse käsitluse (Viidalepp, 2011; Hausmann & Viidalepp, 2012) järgi umbes 200 liiki 20 perekonnast. Suurem osa *Larentiini* esindajatest on levinud Palearktises, ent üksikuid liike leidub ka kõigis teistes maailmajagudes peale Antarktika. Triibusele iseloomulikeks sünapomorfseteks tunnusteks on Hausmanni ja Viidlaepa (2012) andmetel isaste puhul suured genitaalid, lai ja lamenenud vinkulum, tegumen kitsam kui vinkulum. Vinkulumi keskosa sisekülj on tahapoole välja sopistunud. Valvi kostaalserv tugevasti sklerotiseerunud, sageli kumer, väljaulatuva jätkega ja terava tipuga. Valvi kostaalserva alusel asub tugevate harjaste kimp. Aedagus pikk, selle distaalne ots kõhtmiselt paindunud. Juksta paariliste või paaritute posterioorsete jätketega. Emaste genitaale kirjeldavad Hausmann ja Viidalepp (2012) aga järgmiselt: Anaalpapillid tagumiste apofüüsides telje suhtes perpendikulaarselt. Ostium küljelt sklerotiseerunud. Apofüüsid suhteliselt lühikesed ja nõrgad. Cingulum tavaliselt olemas.

Meyrick (1892) jagas *Hydriomenidae* 35 perekonnaks, millest kuues leidis tänapäeval triibusesse *Larentiini* kuuluvaid liike. Perekond *Lasiogma* Meyrick, 1892 koosnes tema käsitluses kahest liigist (*L. palaeartica* Staudinger, 1882 ja *L. atrostrigata* Bremer, 1864), mis mõlemad on tänapäeval viidud üle perekonda *Photoscotia* Warren, 1888 (Viidalepp, 1996). Põdrakanepivaksik (*Spargania luctuata* (Denis & Schiffermüller 1775)) kuulus Meyricki (1892) süsteemis hoopis perekonda *Plemyria* Hübner, 1825, kuhu ta lisaks sellele liblikale paigutas terve rea liike triibustest *Cidariini*, *Xanthorhoini* ja *Rheumapterini*. Perekond *Hydriomena*

Hübner, 1825 Meyricki (1892) käsitluses oli väga suur ja mitmekesine rühm, kuhu kuulus liike triibustest *Cidariini*, *Perizomini*, *Stamnodini*, *Euphyiini*, *Hydriomenini*, *Xanthorhoini*, *Rheumapterini*, *Melanthiini*, *Asthenini* ja *Larentiini*. Tänapäevase käsitluse järgi triibusesse *Larentiini* kuuluvatest liikidest oli Meyrick (1892) paigutanud perekonda *Hydriomena* kuus liiki perekonnast *Entephria* Hübner, 1825, kaks liiki perekonnast *Mesoleuca* Hübner, 1825, *Plesioscotia pulchrata* (Alpheraky, 1883), *Earophila badiata* (Denis & Schiffermüller, 1775), *Anticlea derivata* (Denis & Schiffermüller, 1775), *Antilurga alhambrata* (Staudinger, 1859), *Spargania luctuata* ssp. *transversata* (Thunberg, 1788) ja *Larentia malvata* (Rambur, 1833). Perekond *Pelurga* Hübner, 1825 oli Meyricki (1892) süsteemis monotüüpne, ainsaks sinna kuuluvaks liigiks oli *P. comitata* (Linnaeus, 1758). Liigid *Larentia clavaria* (Haworth, 1809) ja *Kuldscha staudingeri* Alphéraky, 1883 kuulusid Meyricki käsitluse järgi perekonda *Xanthorhoe* Hübner, 1825. Kaks tänapäeval perekonda *Entephria* kuuluvat liiki (*E. polata* (Duponchel, 1830) ja *E. ravaria* (Lederer, 1853)) paigutas Meyrick eraldi perekonda *Dasyuris* Guenée, 1868.

Järgmiseks oluliseks verstapostiks vaksiklaste süstemaatika arengus, seda nii kasutatud metodoloogia kui tulemuste poolest, oli Pierce'i (1914) monograafia Briti saarte vaksiklastest, mis tugines nii emaste kui isaste liblikate genitaalide ehitusele. Pierce'i (1914) käsitluses oli kõige olulisemaks struktuurielemendiks, mille alusel liblikaid klassifitseerida, *gnathos*'e olemasolu või puudumine isastel liblikatel. Seetõttu jagas Pierce vaksiklased kaheks rühmaks (tinglikult alamsugukonnaks), mida eesti keeles võiks ehk nimetada gnaatoselisteks (*Gnathoi*) ja gnaatosetuteks (*Agnathoi*). Kirivaksiklased kuulusid selles jaotuses rühma *Agnathoi*. Pierce (1914) jagas *Agnathoi* omakorda 15 alajaotuseks, mis ligikaudu vastavad triibustele tänapäevases vaksiklaste süsteemis. Neist rühmadest 13 koosnesid ainult kirivaksiklastest, tänapäeval (Viidalepp, 2011) triibusesse *Larentiini* kuuluvaid liike leidis Pierce'i "triibustes" *Entephriinae*, *Cidariinae*, *Epirrhoinae* ja *Xanthorhoinae*. Täpsemalt, *Entephria caesiata* (Denis & Schiffermüller, 1775) ja *Entephria flavicinctata* (Hübner, 1813) paigutas Pierce (1914) rühma *Entephriinae*, kuid sinna kuulusid lisaks neile liikidele ka mõned taksonid, mis praegu paigutatakse triibusesse *Cidariini*. *Cidariinae* Pierce'i (1914) käsitluses koosnes valdavas enamuses triibusesse *Cidariini* kuuluvatest liikidest, ent sellesse rühma asetas ta ka *Pelurga comitata*. Liigid *Larentia cervinata* (Denis & Schiffermüller, 1775 = *clavaria*) ja *Mesoleuca albicillata* (Linnaeus, 1758) sidus Pierce taksoniga *Epirrhoinae* ning *Anticlea nigrofasciaria* (Cockayne, 1953 = *derivata*) ja *Earophila badiata* aga taksoniga *Xanthorhoinae*.

Üheks kõige laiahaardelisemaks ülevaateks maailma vaksiklastest, mis pole siiani oma tähtsust kaotanud, on maailma suurliblikate (*Gross-Schmetterlinge der Erde*, toim. A. Seitz.) seeria. Selle raamatusarja neljandas köites (Prout, 1912-16) käsitleti Palearktise vaksiklasi. Prout tugines ennekõike liblikate tiivasoonestuse ja -kuju, jalgade ning kobijate ehitusele, samuti pidas ta oluliseks isastel liblikatel mõnikord esinevaid sekundaarseid sootunnuseid – *androconium*'e. Tänapäeval triibusesse *Larentiini* paigutatud perekondi ei pidanud Prout üksteisega lähedaste. Nii paigutas ta perekonnad *Kyrtolitha* Staudinger, 1892, *Larentia* Treitschke, 1825 ja *Kuldscha* Alphéraky, 1883 kirivaksiklaste süsteemi algusesse, kusjuures *Larentia* ja *Kuldscha* vahel asus *Ortholitha* Glaser, 1887 (= *Scotopteryx*), *Photoscotia* ja *Amnesicoma* Warren, 1895 asusid süsteemi keskel ning *Pelurga* süsteemi lõpuosas. Sarnaselt varasematele autoritele (nt. Meyrick, 1892; Staudinger & Rebel, 1901) asusid mitmed praegu triibusesse *Larentiini* kuuluvad liblikad liigirikkaimas kirivaksiklaste perekonnas, mis Prouti (1912-16) käsitluses kandis nime *Cidaria* Treitschke, 1825. Näiteks *Anticlea correlata* (Warren, 1901) asus Prouti (1912-14) käsitluses *Cidaria* alam perekonnas *Calostigia* Hübner, 1825, *Entephria polata* alam perekonnas *Dasyuris*, *Anticlea derivata*, *Larentia malvata*, *Antilurga alhambrata* ja *Mattia adlata* (Staudinger, 1895) (= *M. callidaria* (Joannis, 1891)) alam perekonnas *Coenotephria* Prout, 1914 ning *Spargania luctuata* alam perekonnas *Euphyia* Hübner, 1825. Alam perekonnad *Entephria*, *Neotephria* Prout, 1914, *Mesoleuca* ja *Earophila* Gumpfenberg, 1887 Prouti (1912-14) käsitluses vastasid täielikult vastavatele perekondadele tänapäevases süsteemis.

Paralleelselt Euroopas tehtava uurimustööga (Pierce, 1914 ja Prout, 1912-16) toimusid liblikasüsteematailised uuringud ka mujal maailmas. Forbes (1917) viis läbi Põhja-Ameerika kirivaksiklaste perekondade revisjoni, kusjuures alamsugukonda ta suuremateks, st triibuse tasemel üksusteks ei jaganud. Tema käsitluses jagunes selle maailmajao kirivaksiklaste fauna rohkem kui 30 perekonnaks. Kõige suurem ja tähtsam oli sarnaselt Meyricki (1892) süsteemile *Hydriomena*. Liike mis tänapäeval kuuluvad triibusesse *Larentiini*, esineb Põhja- Ameerikas väga vähe. Neist enamiku, mis praegu kuuluvad perekondadesse *Anticlea* Stephens, 1831, *Spargania* Guenée, 1858 ja *Mesoleuca* paigutas Forbes suurimasse kirivaksiklaste perekonda *Hydriomena*. Ainult *Anticlea multiferata* (Walker, 1863) paigutas ta perekonda *Percnoptilota* Hulst, 1896 koos mõnede tänapäeval triibusesse *Xanthorhoini* paigutatud liikidega.

Järgmisena avaldas Prout (1920-1941) "Die Gross-Schmetterlinge der Erde" sarjast Indoaustraalia regiooni vaksiklasi käsitleva monograafia. Kõige olulisem uuendus kirivaksiklaste süstemaatikasse oli äärmiselt liigirikka perekonna *Cidaria* jagamine paljudeks väiksemateks perekondadeks. Enamust neist väiksematest perekondadest oli Prout oma varasemas töös (Prout, 1912-16) käsitlenud *Cidaria* alam perekondadena. Käesoleva magistritöö kontekstis on oluline

märkida, et varasemad *Cidaria* alam perekonnad *Anticlea*, *Mesoleuca*, *Neotephria* ja *Entephria* said samuti omaette perekondadeks. Neist kolme esimest piiritles Prout sealjuures täpselt samamoodi nagu tänapäevased autorid (Scoble & Hausmann, 2007). Perekonda *Entephria* oli Prout (1920-41) siiski paigutanud ka mõned tänapäeval triibusesse *Rheumapterini* üle viidud liigid.

Triibuse *Larentiini* tüüpperekonda *Larentia* kirjeldas Prout (1920-41) aga järgmiselt: "Seda perekonda tuntakse Palearktises levinud *Larentia clavaria* järgi. Tegemist on geograafiliselt isoleeritud liigiga, kuid perekond on ida pool laiemalt levinud. Mõned liigid esinevad Palearktises, mitmed Aafrikas ning arvukalt esineb see rühm Indoaustraalias, sealhulgas ka Uus-Meremaal". Tänapäevaseid teadmisi arvesse võttes pole olukord päris niisugune: Prouti käsitluse järgi perekonda *Larentia* kuulunud 27 liigist on valdav enamus üle viidud teistesse perekondadesse, mis ei kuulu üldse triibusesse *Larentiini* Vaid kaks Prouti (1920-41) käsitluses perekonda *Larentia* kuulunud liiki, *L. aganopsis* (Turner, 1922) ja *L. oribates* (Turner, 1927), kuuluvad sinna ka kaasaegse käsitluse järgi (Scoble & Hausmann, 2007; McQuillan & Edwards, 1996). Samas kuulusid kaks tänapäeval (McQuillan & Edwards, 1996) perekonda *Larentia* paigutatud liiki, *L. apotoma* (Turner, 1907) ja *L. assimidata* (Walker, 1862), Prouti (1921-40) käsitluses hoopis perekonda *Coenotephria*.

Siiski tuleb märkida, et kuigi Prouti (1920-41) uus käsitlus kirivaksiklaste süsteemist oli varasematega võrreldes suur samm edasi, ei moodustanud triibusesse *Larentiini* kuuluvad perekonnad endiselt ühtset tervikut vaksiklaste süsteemis. Saranaselt varasemale käsitlusele (Prout, 1912-16) paiknesid *Larentia*, *Kuldscha* ja *Kyrtolitha* kirivaksiklaste süsteemi alguses, omaette perekondadeks saanud *Anticlea*, *Mesoleuca*, *Entephria* ja *Neotephria* neist mõnevõrra tagapool ning *Amnesicoma* ja *Photoscotia* hoopis süsteemi tagumises pooles.

Aafrikas esineb triibusesse *Larentiini* kuuluvaid vaksiklasi vähe (Hausmann & Viidalepp, 2012). Seetõttu hõlmas Prouti (1920-35) Aafrika vaksiklasi käsitlev monograafia käesoleva magistritöö kontekstis vaid perekonna *Larentia*. Sarnaselt Indoaustraalia faunat käsitlevale monograafiale (Prout, 1921-40) piiritleti ka selles töös perekonda *Larentia* väga laialt: ühtekokku 17 liigist paigutatakse tänapäeval perekonda *Larentia* vaid *L. diplocampa* Prout, 1917 ja *L. bitrita* (Felder & Rogenhofer, 1875) (Scoble & Hausmann, 2007), ülejäänud liigid on viidud peamiselt triibusesse *Xanthorhoini* kuuluvatesse perekondadesse.

Esimese formaalse triibuste süsteemi võttis vaksiklaste puhul 1948 aastal kasutusele Ameerika teadlane W. Forbes. Kõigis varasemates töödes on räägitud rohkem või vähem laialivalguvatest „gruppidest“ ühe või teise suurema perekonna ümber. Tema USA kirdeosa vaksiklaste (*Geometridae*), öölaste (*Noctuidae*), surulaste (*Sphingidae*), tutlaste (*Notodontidae*)

ja lainelaste (*Lymantriidae*) faunat käsitlevas töös (1948) toodi vaksiklaste puhul esmakordselt sisse triibus süstemaatilise ühikuna ning kirivaksiklaste jaotamist hulgaks triibusteks on kasutanud ka paljud järgnevad autorid. Töö põhineb nii valmikute, röövikute kui nukkude välismorfoloogial ja genitaalide ehitusel. Forbes (1948) jagas kirivaksiklased kaheksasse triibusesse: *Hydriomenini*, *Stamnodini*, *Xanthorhoini*, *Asthenini*, *Operophterini*, *Eudulini*, *Eupitheciini* ja *Lobophorini* (= *Trichopterygini*). Triibus *Hydriomenini* sisaldas 16 perekonda, millest 4 (*Entephria*, *Spargania*, *Mesoleuca* ja *Earophila*) kuuluvad tänapäeval (Hausmann & Viidalepp, 2012) triibusesse *Larentiini*.

Osa tänapäeval triibusesse *Larentiini* kuuluvaid liblikaid paigutas Forbes (1948) aga triibusesse *Xanthorhoini*. Niisugusteks liikideks olid *Spargania luctuata* (Forbes'i järgi *Xanthorhoe luctuata*), *Anticlea multiferata* (Forbes'i järgi *Percnoptilota multiferata*) ning *Entephria polata* (Forbes'i järgi *Dasyuris polata*).

Kümme aastat hiljem ilmunud röövikute morfoloogial põhinevas Nearktika kirivaksikuid käsitlevas töös võttis Kanada teadlane W.C. McGuffin (1958) Forbes'i (1948) triibuste süsteemi täielikult üle. Ainsa erinevusena eraldas ta perekonna *Mesoleuca* triibusesse *Mesoleucini*. Hilisemad autorid McGuffin'i (1958) poolt loodud triibust *Mesoleucini* aga omaks ei võtnud.

Euroopa vaksiklaste puhul kasutas esimesena formaalset triibuste süsteemi Herbulot (1962-63). Tema ning Forbes'i (1948) töid võrreldes selgub, et sisuliselt võttis Herbulot (1962-63) varasema süsteemi üle ning täpsustas seda mõnede Forbes'i poolt võrdlemisi laialt piiritletud triibuste väiksemateks ja kompaktsemateks triibusteks jagamisega. Oma töös Prantsusmaa vaksiklaste kohta jagas ta sealse fauna 14 triibuseks, mis olid järjestatud järgmiselt: *Asthenini*, *Operophterini*, *Larentiini*, *Cidariini*, *Hydriomenini*, *Rheumapterini*, *Eupitheciini*, *Perizomini*, *Euphyini*, *Xanthorhoini*, *Cataclysmiini*, *Chesiadini*, *Lythriini* ja *Lobophorini* (= *Trichopterygini*). Neist rühmadest *Lythriini* ei kuulu tänapäevase arusaama järgi alamsugukonda *Larentiinae* (Õunap et al, 2008). Üks tema poolt väljapakutud uuendusi oli triibuse *Larentiini* defineerimine enam-vähem tänapäevastes piirides. Herbulot' (1962-63) järgi kuulus Prantsusmaa vaksiklastest triibusesse *Larentiini* 6 perekonda *Entephria*, *Larentia*, *Antilurga* Herbulot, 1951, *Anticlea*, *Pelurga* ja *Mesoleuca*). Kõik need perekonnad kuuluvad triibusesse *Larentiini* ka kaasaegseima (Hausmann & Viidalepp, 2012) käsitluse järgi. Perekonna *Spargania* Guenée, 1858 paigutas Herbulot (1962-63) aga triibusesse *Asthenini*. Praeguse käsitluse (Hausmann & Viidalepp, 2012) järgi kuulub *Spargania* samuti triibusesse *Larentiini*. Samuti kuulus Herbulot' (1962-63) käsitluse järgi roosi-kirivaksik *Earophila badiata* perekonda *Anticlea*.

Viidalepp (1977) võttis oma NSV Liidu vaksiklaste nimestikus Herbulot' süsteemi üle osaliselt muudetud kujul. Täpsemalt muutis Viidalepp triibuste järjekorda (*Asthenini*,

*Operophterini, Larentiini, Xanthorhoini, Melanthiini, Rheumapterini, Phileremini, Hydriomenini, Cataclysmiini, Euphyini, Perizomini, Stammadini, Cidariini, Solitaneini*) kirivaksiklaste süsteemis, ent ei muutnud perekondade paiknemist triibustes. Käesoleva magistritöö seisukohast olulisim aspekt Viidalepa (1977) nimestikus oli aga paljudele idapalearktises levinud perekondadele triibuste süsteemis asukoha leidmine. Triibusesse *Larentiini* paigutas Viidalepp (1977) perekonnad *Kyrtolitha, Kuldscha, Photoscotia, Neotephria ja Pseudentephria* Viidalepp, 1976. Samuti käsitles Viidalepp iseseisva üksusena perekonda *Earophila*, mida mitmetes varasemates ja hilisemates töödes on käsitletud kui perekonna *Anticlea* sünonüümi.

Kuigi Herbulot' (1962-63) süsteemi hakati Euroopas võrdlemisi aktiivselt kasutama, ei võetud seda sugugi igal pool kergesti omaks. Näiteks Fergusoni (1983) Mehhikost põhja poole jäävas Ameerikas esinevate vaksiklaste kataloogis kasutati endiselt 1948. aastast pärinevat Forbes'i süsteemi, mille kohaselt triibust *Larentiini* ei eksisteeri ning perekonnad *Mesoleuca, Spargania ja Anticlea* kuuluvad hoopis äärmiselt liigirikkasse triibusesse *Hydriomenini*. Ka McQuillan ja Edwards (1996) käsitlesid perekonda *Larentia* endiselt triibusesse *Hydriomenini* kuuluvana.

Alates 1990-ndatest aastatest on ennekõike Euroopas avaldatud mitmeid liblikate katalooge (nt. Vives Moreno, 1994; Leraut, 1997), mis käsitlevad vaksiklaste süstemaatikat ka triibuse tasemel. Nende kõigi puhul saab ühise joonena välja tuua, et kuigi detailides leidub erinevusi, kasutatakse Herbulot' (1962-63) süsteemi. Näiteks nii Vives Moreno (1994) kui Leraut (1997) järgi hõlmab *Larentiini* täpselt samasugused perekonnad kui Herbulot' (1962-63) töös. Erinev oli vaid *Spargania* asukoht süsteemis: Herbulot (1962-63) paigutas selle perekonna triibusesse *Asthenini*, Vives Moreno (1994) ja Leraut (1997) käsitluses kuulub *Spargania* aga triibusesse *Rheumapterini*.

Viidalepa (1996) endise NSV Liidu vaksiklaste kataloogis järgiti samuti Herbulot' süsteemi. Sama autori varasema tööga (Viidalepp, 1977) võrreldes oli oluliseks erinevuseks *Spargania* ületoomine triibusest *Asthenini* triibusesse *Larentiini*. Lisaks laiendas Viidalepp veelgi triibuse *Larentiini* taksonoomilist ulatust, tuues sellesse triibusesse ka idapalearktises esinevad perekonnad *Idiotephria* Inoue, 1943 ning *Plesioscotia* Viidalepp, 1986. Kõige kaasaegsemad ülevaatlilikud käsitlused triibuse *Larentiini* koosseisust (Viidalepp, 2011; Hausmann & Viidalepp, 2012) on Viidalepa (1996) klassifikatsiooniga kooskõlas.

Siiski ei ole arusaam triibuse *Larentiini* koosseisust paraku nii ühene nagu eelmise lõigu põhjal arvata võiks. Näiteks paigutatakse perekonnad *Disclisioprocta* Wallengren, 1861 ja *Herbulotina* Pinker, 1971 Fauna Europaea (Hausmann et al, 2011) järgi triibusesse *Larentiini*.

Samas on *Disclisiprocta* juba Fergusoni (1983) kataloogis viidud triibusesse *Xanthorhoini* ning Choi (2006a) on samuti näidanud, et see perekond ei ole seotud triibusega *Larentiini*. Lisaks on Choi ja Stüning (2011) märkinud, et Madeiral ja Kanaari saartel esinev endemne perekond *Herbulotina* kuulub tegelikult triibusesse *Cataclysmiini*. Varasemaid teadmisi täiendab Choi (2006b) avastus, et alates Meyricki (1892) tööst monotüüpseks peetud perekonda *Pelurga* kuulub veel vähemalt kaks idapalearktises levinud liiki, *P. onoi* Inoue, 1965 ja *P. taczanowskiaria* (Oberthür, 1880). Samas seab Choi (2006b) kahtluse alla *Pelurga* asukohta kirivaksiklaste süsteemis ja seostab seda perekonda hoopis triibusega *Hydriomenini*. Lisaks seab Xue ja Zhu (1999) ülevaade Hiina kirivaksiklaste faunast kahtluse alla perekonna *Plesioscotosia* valiidsuse, kuna liik *pulchrata* on viidud perekonda *Amnesicoma*.

Triibust *Larentiini* käsitletud kladistilisi uurimusi on varem tehtud äärmiselt vähe. Liblikate morfoloogial põhineva kladistika tarbeks on liiki *Larentia clavaria* kasutanud oma töödes Viidalepp (2006) ja Choi (2006a) ning vaksiklaste molekulaarüstemaatikat käsitlevas artiklis Sihvonen (2011). Choi (2006a) tööst on ka aru saada, miks kasutada ainult ühte triibusesse *Larentiini* kuuluvat liiki kuna põhiorhk oli suunatud triibusesse *Xanthorhoini* kuuluvate taksonite vaheliste suhete lahendamisele. Viidalepp (2006) üritas lahendada kirivaksiklaste triibuste omavahelisi suhteid sarnaselt Sihvoneni (2011) kõiki vaksiklasi käsitlevale molekulaarsüsteemilisele tööle. Neil autoritel kasutada olnud andmehulki arvestades poleks taksonite lisamine tõenäoliselt tulemusi parandanud.

Käesoleva töö üheks ülesandeks on kriitiliselt analüüsida, kas triibuse *Larentiini* käsitlemine niisugustes piirides nagu kaasaegsetest autoritest on teinud nt. Viidalepp (1996) ning Hausmann ja Viidalepp (2012) on õigustatud, kuna triibust piiritlev morfoloogiline iseloomustus (Viidalepp, 2011) jätab õhku mitmeid küsimusi. Lisaks on mitmed autorid (nt. Leraut, 1997; Choi, 2006b) käsitletud erinevalt Hausmanni ja Viidalepa (2012) järgi kahtlusteta triibusesse *Larentiini* kuuluvate perekondade *Spargania* ja *Pelurga* asukohta kirivaksiklaste süsteemis. Selle ülesande täitmiseks kasutatakse molekulaarsüsteemiatika meetodeid, täpsemalt mitmete geenide järjestustel põhinevate fülogeneesipuude koostamist ning tulemuste analüüsi olemasoleva kirjanduse kontekstis.

## 2.2. Triibus *Scotopterygini*

Triibuse *Scotopterygini* ainsasse perekonda niiduvaksik (*Scotopteryx*) kuulub Hausmanni ja Viidalepa (2012) järgi 137 liiki, millest enamik on levinud Palearktises. Kümme-kond liiki on siiski teada ka Lõuna-Ameerikast ja Lõuna-Aafrikast (Scoble, 1999). Perekonda *Scotopteryx* iseloomustavateks tunnusteks loevad Hausmann ja Viidalepp (2012) isaste genitaalide juures järgmist: tegumen ja vinkulum liitunud valvide dorsobasaalse serva juures. Aedeagus valvidest pikem, enamasti mitme rea teravate, tugevalt sklerotiseerunud ogadega (kornutitega). Viidalepa (2011) järgi on isaste valvid keerulise ehitusega ja tugevasti sklerotiseerunud. Unkus nõrk, püstiste karvapadjanditega. Samuti märgib Viidalepp (2011), et Aafrika loomade genitaalid on mõnevõrra erineva ehitusega. Emaste genitaalid: tagumine osa tihti sklerotiseerunud, sugutuspaua keha (*corpus bursae*) asümeetriline, sugutuspaua juhaga (*ductus bursae*) ühendatud külgmiselt. Viimane tavaliselt sklerotiseerunud (Hausmann & Viidalepp, 2012).

Praegu (Scoble & Hausmann, 2007) perekonda *Scotopteryx* kuuluvad liigid asetab Meyrick (1892) kõik perekonda *Xanthorhoe* ning enamik neist paiknes üksteise järel. Meyricki käsitluses hõlmas perekond *Xanthorhoe* nii tänapäeval sellesse perekonda kuuluvaid liike kui ka taksoneid, mis kuuluvad praegu teistesse triibustesse ja perekondadesse, näiteks *Larentia clavaria* triibusest *Larentiini* ja *Nebula schneideraria* (Lederer, 1855) triibusest *Cidariini*.

Vaid aasta hiljem käsitles Warren (1893) perekonda *Ortholitha* (= *Scotopteryx*) omaette alamsugukonnana *Ortholithinae*. Staudinger ja Rebel (1901) ei jaotanud küll kirivaksiklasi perekonnast kõrgematesse üksustesse, ent perekond *Ortholitha* (= *Scotopteryx*) oli nende käsitluses täiesti iseseisev üksus, sellal kui tänapäeval triibusesse *Xanthorhoini* asetatud taksonid kuulusid kõik äärmiselt liigirikkasse perekonda *Cidaria*. Pierce (1914) käsitles Inglismaa materjali põhjal vaksiklasi süstematiseerides küsimust sarnaselt Warrenile (1893): perekond *Ortholitha* (= *Scotopteryx*) kuulus alamsugukonda *Ortholithinae*. Tema käsitluse järgi asetses *Ortholithinae* taksonite *Xanthorhoinae* ja *Chesiadinae* vahel.

Sarnaselt Staudingeri ja Rebeli (1901) tööle oli ka Prout'i (1912-16) Palearktise vaksikuid käsitlevas teoses perekond *Ortholitha* (= *Scotopteryx*) asetatud teistest tänapäeval triibusesse *Xanthorhoini* kuulvatest liikidest eraldi. Perekonda *Ortholitha* kuulus Prout'i (1912-16) käsitluse järgi 35 liiki, millest *felicaria* (Lucas & de Joannis, 1907) on nüüdseks üle viidud perekonda *Larentia* (Scoble & Hausmann, 2007) ning *latifusata* (Walker, 1862) ja *niphonica* (= *propinquata* (Kollar, 1844)) perekonda *Xenortholitha* Inoue, 1944. Prouti (1912-16) töös omaette liigina käsitletud *O. libanaria* (Prout, 1914) peetakse tänapäeval liigi *Scotopteryx subvicinaria* (Staudinger, 1892) alamliigiks.

Võrreldes Prout'i varasema tööga oli tema Indoaustraalia liblikaid käsitlevas teoses (Prout, 1920-41) toimunud perekonna *Ortholitha* süstemaatika osas mõningane areng. Ka antud monograafias piiritles Prout perekonda *Ortholitha* laiemalt kui tänapäeval, ent lähtudes tundlate ehitusest jagas ta perekonna kaheks grupiks, mis täpselt vastavad tänapäevasele arusaamale perekondadest *Scotopteryx* ja *Xenortholitha*.

Indoaustraalia tööga paralleelselt ilmunud monograafias Aafrika vaksiklastest (Prout, 1920-1935) paigutas Prout perekonda *Ortholitha* (= *Scotopteryx*) 18 liiki. Neist 8 kuuluvad ka tänapäeval perekonda *Scotopteryx* (Scoble & Hausmann, 2007). Ülejäänud 10 liiki on viidud üle triibustesse *Xanthorhoini*, *Perizomini* ja *Larentiini*. Käesoleva magistr töö kontekstis on asjakohane märkida, et kaks Prouti (1921-35) käsitluses perekonda *Larentia* kuulunud liiki, *L. nictitaria* (Herrich-Schaeffer, 1855) ja *L. atrosigillata* (Walker, 1863), on praeguseks üle viidud perekonda *Scotopteryx*.

Kui Herbulot (1962-63) täpsustas vaksiklaste triibuste süsteemi ja kohandas seda vastavalt Euroopa oludele, paigutas ta perekonna *Phasiane* Duponchel, 1829, mis tänapäevase käsitluse (Hausmann & Viidalepp, 2012) on perekonna *Scotopteryx* noorem sünonüüm, triibusesse *Xanthorhoini*. Hilisemad autorid (Hausmann et al, 2011) on teinud Herbulot' käsitluses mõned väiksemad muudatused: on leitud, et *P. diniensis* (Neuberger, 1906) on tegelikult *Scotopteryx angularia* (de Villers, 1789) noorem sünonüüm ning et *P. plumbaria* (Fabricius, 1775) on *S. luridata* (Hufnagel, 1767) Inglismaal levinud alamliik. Viidalepa (1977) ülevaates NSV Liidu vaksiklastest asus perekond *Scotopteryx* samuti triibusesse *Xanthorhoini* kuuluvate perekondade vahel.

Järgnevates käsitlustes Euroopa ja Palearktise fauna kohta on enamasti järgitud Herbulot' (1962-63) klassifikatsiooni: nii Vives Moreno (1994), Viidalepp (1996), Leraut (1997) kui Hausmann ja Viidalepp (2012) on käsitlenud perekonda *Scotopteryx* kui ühte triibuse *Xanthorhoini* liiget. Vaid kahes kaasaegses allikas on vihjatud, et perekonna *Scotopteryx* tingimusteta sidumine triibusega *Xanthorhoini* ei pruugi olla õigustatud. Nii ei paikne Choi (2006a) toodud kladogrammil *Scotopteryx* ning enamik *Xanthorhoini* liike samas klaadis ning Viidalepp (2011) paigutas perekonna *Scotopteryx* eraldi triibusesse *Scotopterygini*, pöördudes sellega tagasi klassikaliste autorite Warreni (1893) ja Pierce'i (1914) käsitluse juurde. Igal juhul on olukord perekonna *Scotopteryx* süstemaatilise paiknemise osas segadusseajav, kuna kahes kõige kaasaegsemas kirjutises (Viidalepp, 2011; Hausmann & Viidalepp, 2012) paigutatakse see perekond erinevasse triibusesse.

Käesoleva magistr töö teiseks ülesandeks on teha kindlaks perekonna *Scotopteryx* asukoht vaksiklaste süsteemis. Pole selge, kas *Scotopteryx* kuulub triibusesse *Xanthorhoini* nagu on

arvanud nt. Leraut (1997) ning Hausmann ja Viidalepp (2012) või peaks käsitlema seda perekonda omaette triibuses nagu on teinud nt. Pierce (1914) ja Viidalepp (2011). Samuti pole selge, missugusesse taksonoomilisse üksusesse peaksid kuuluma mitmed Lõuna-Aafrikas esinevad liblikad, kes praegu (Scoble & Hausmann, 2007) paigutatakse perekonda *Scotopteryx*. Janse (1932-35) on näidanud, et nende liblikate genitaalarmatuuri olulised struktuurid erinevad selgelt perekonna *Scotopteryx* Palearktises esinevate liikide vastavatest struktuuridest (Viidalepp, 2011). Et perekonna *Scotopteryx* paiknemine vaksiklaste süsteemis tekitab küsimusi, nähtub ka Choi (2006a) artiklist. Sarnaselt triibusega *Larentiini* seostuvate küsimuste lahendamisele kasutatakse ka siin mitmete geenide järjestustel põhinevate fülogeneesipuude koostamist ning tulemuste analüüsi.

### 3. Materjal ja metoodika

Töös kasutati nii kuivatatud kui ka sügavkülmutatud liblikaid. Putukad püüti kas valgusele või päevasel ajal võrguga. DNA eraldamiseks eemaldati liblika tagakeha ning säilitati kuivanud putuka puhul lihtsalt suletud vastavalt märgistatud topsis või külmast võetud looma puhul 96% piirituses ja -20 °C juures. Kõik see mis tagakeha eemaldamisest alles jäi: rindmik, tiivad, jalad, hoiti nõelastatuna ja etiketeeritult eraldi kogus.

Analüüsis kasutati 75 alamsugukonda *Larentiinae* kuuluvat liblikat kahekümnest triibusest. Seitsmekümne viiest isendit 21 on autori enda panus antud tööse, ning ülejäänud 54 laenatud materjal kas NCBI geenipangast (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/>) või hiljuti sekveneeritud juhendaja poolt (Õunap, in prep). Materjal laenati andmemaatriksi suurendamiseks. Kui kaasata tööse ainult töö autori poolt eraldatud geneetiline materjal, saab teada analüüsitud liikide vahelised suhted kuid nende asetus laiemas kontekstis jääb teadmata. Seega ei leiaks autor vastuseid esitatud küsimustele, ning kogu töö oleks võrdlemisi kasutu. DNA eraldamiseks kasutati High Pure PCR Template Preparation Kit'i (Roche Diagnostics GmbH, Mannheim, Germany) ja kogu eraldamise protsess toimus vastavalt tootjapoolsele protokollile (Isolating nucleic acids from mammalian tissue) ühe erandiga: esimene inkubeerimine tehti 55 °C ja ühe tunni asemel 2-3 tundi, et suurendada kitiinist DNA kättesaamise hulka. Putukate tagakeha säilitati peale DNA eraldamist genitaalpreparaatide valmistamiseni 96% etanoolis. Genitaal preparaadid tehti esemeklaasile kasutades fiksaatorina euparaali. Hilisem preparaatide vaatlemine toimus stereomikroskoobiga Leica M165 FC ning pildistamine mikroskoobi kaameraga Leica DFC 450 C.

Fülogeneetilise analüüsi teostamiseks prooviti saada DNA järjestused vähemalt 10 geenifragmendi kohta, millest üks oli mitkokondris asuv valgugeen (CO1 – *cytochrome oxidase subunit 1*), kaheksa valke kodeerivad tuumageenid (EF- 1a - *Elongation Factor-1a*, WGL - *wingless* , GAPDH - *Glyceraldehyde-3-phosphate dehydrogenase*, RpS5 - *Ribosomal protein S5*, IDH – *Isocitrate dehydrogenase*, CAD - *Carbamoylphosphate synthase domain protein* ja MDH - *Cytosolic malate dehydrogenase*) ning kaks tuumas asuva ribosoomigeeni 28S rRNA erinevad lõigud (expansion segment 1 ja 2). PCR'i ja sekveneerimisreaktsioonide läbiviimiseks vajalike praimerite valikul jälgiti varasemate tööde eeskujul (Sihvonen et al, 2011; Õunap et al, 2008). Kuna valitud markerites esineb palju varieeruvust, siis on mõeldamatu, et kõigi liikide puhul on praimerite seondumissaidid identse järjestusega. Kui mutatsioon DNA ahelas satub praimeri seondumissaidi 3' otsa lähedusse, siis PCR ei käivitu. Seetõttu ei õnnestunud kõigilt uuritud liikidelt sekveneerida kõiki soovitud järjestusi.

Polümeraasi ahelreaktsiooni (PCR) reaktsioonid viidi läbi kasutades PCR masinat T1 thermocycler (Biometra, Göttingen, Germany) ja tsüklite tingimused olid: 2 min. ahela denaturatsiooniks 94 °C juures, [ sellele järgnes 35–40 tsükli: 30 s. 94 °C juures, 30 s erinevatel temperatuuridel, sõltuvalt praimerit tüübist (primeri seondumiseks) ja 60 s. DNA sünteesiks 68 °C juures] ning reaktsiooni lõpetamiseks 7 min. 68 °C juures viimaseks ekstensiooniks. PCR segude valmistamine ja hilisem töö PCR-i produktidega olid teineteisest ruumiliselt eraldatud, vältimaks kontaminatsiooni. PCR viidi läbi 20 µl reaktsioonisegus, milles oli 1/10 osa Advantage 2 puhvrit (BD Biosciences, San Jose, USA), 0,2 mM dNTP (Fermentas, Vilnius, Leedu), 1 ühik Advantage 2 DNA polümeraasi (BD Biosciences), 5 pmol. praimerite segu ning 20-80 ng. puhastatud genoomset DNA-d.

PCR produktide kvaliteeti hinnati 1,6% agarosgeelil ning 10 µl. PCR produktile lisati 1,5 µl. shrimp alkaline phosphatase and exonuclease I segu (USB, Cleveland, OH) vahekorras 19:1. Seejärel valiti masinast programm mis puhastas produkti jääkides - 15 min. 37 °C, millele järgnes 15 min. pikkune ensüümide inaktivatsioon 80 °C juures.

Praimerite mittespetsiifilise seondumise korral tekkis geelile rohkelt produkte. Vajaliku kätte saamiseks lõigati sellest sobiv piirkond ning eraldati geneetiline materjal kasutades High Pure PCR Product Purification Kit'i (Roche). Kogu protsess toimus rangelt kasutaja poolset juhendit järgides.

Edasi mindi sekveneerimisreaktsioonidega 10 µl, reaktsioonisegsu kus praimerite seondumistemperatuur valiti enamasti paar kraadi madalam kui PCR'i puhul. Segud sekveneerimisreaktsioonide läbiviimiseks valmistati kasutades DYEnamic ET Terminator Cycle Sequencing Kit'i (GE Healthcare, Chalfont St Giles, UK), 1,6 pmol. praimerit ning 1-3 µl. puhastatud PCR produkti. Reaktsioonit tingimused olid: 25 tsükli [ 10 s. 95 °C juures- DNA denaturatsioon, 15 s. erinevatel temperatuuridel- praimerite seondumiseks, sõltuvalt praimerit tüübist, ning 3 min. 60 °C- DNA süntees ]. Sekvenaatoriks oli 3730xl DNA Analyzer (Applied Biosystems, Foster City, CA).

**Tabel 1.** Fülogeneetilises analüüsis kasutatud taksonite kohta käiv lisainformatsioon: Püügikoht (BOL - Boliivia, BRA - Brasiilia, CAN - Kanada, CRI - Costa Rica, CRO - Horvaatia, ECU - Ecuador, EST - Eesti, FRA - Prantsusmaa, FRG - Prantsuse- Guajaana, GRC - Kreet, ITA - Itaalia, KGZ - Kõrgõzstan, LUX - Luksemburg, MNG - Mongoolia, USA - Ameerika- Ühendriigid, RSA - Lõuna- Aafrika Vabariik), püügi kuupäev, koguja nimi, materjali hoiustamise koht (TUZ - TÜ Zooloogiamuuseum, IZBE - EMÜ Põllumajandus- ja Keskkonnainstituut, ZSM - Müncheni Riiklik Zooloogiamuuseum).

<b>Triibus</b>	<b>Püügi koht</b>	<b>Püügi aeg</b>	<b>Koguja</b>	<b>Hoiustamise koht</b>
<b>Asthenini</b>				
<i>Euchoeca nebulata</i> (Scopoli, 1763)	EST, Ahunapalu 3 km SW	7.06.2011	E. Õunap	Coll. TUZ
<i>Hydrelia flammeolaria</i> (Hufnagel, 1767)	EST, Ahunapalu 3 km SW	7.06.2011	E. Õunap	Coll. TUZ
<b>Cataclysmiini</b>				
<i>Cataclysmes shirniensis</i> Ebert, 1965	KGZ, Taldu-Bulak 2800m	23.07.2011	A. Pototski	Coll. TUZ
<i>Phibalapteryx virgata</i> (Hufnagel, 1767)	EST, Haavakannu	10.06.2006	E. Õunap	Coll. IZBE
<b>Chesiadini</b>				
<i>Aplocera plagiata</i> (Linnaeus, 1758)	EST, Viidumäe	15.08.2001	E. Õunap	Coll. IZBE
<i>Chesias legatella</i> (Denis & Schiffermüller, 1775)	FRA, Les Bruyères, Menestreau-en-Villette, LOIRET	20.10.2006	A. Lévêque	Coll. A. Lévêque
<b>Cidariini</b>				
<i>Cidaria fulvata</i> (Forster, 1771)	EST, Pühajõe	16.07.2007	E. Õunap	Coll. TUZ
<i>Coenotephria ablutaria</i> (Boisduval, 1840)	GRC, Crete, Almyrida	31.03.2011	I. Taal	Coll. TUZ
<i>Eulithis pyropata</i> (Hübner, 1809)	EST, Tähtvere Raba	2006	J. Javoš	Coll. TUZ
<i>Lampropteryx otregiata</i> (Metcalf, 1917)	EST, Ahunapalu 3 km SW	7.06.2011	E. Õunap	Coll. TUZ
<b>Erateiniini</b>				
<i>Trochrateina cachara</i> (Schaus, 1901)	CRI, Costa Rica	2004	G. Brehm	Teadmata
<i>Erateina punsara</i> Dognin, 1893	BOL, Sacramento Alto 2500m	12.11.2010	A. Lindt	Coll. IZBE
<b>Eudulini</b>				
<i>Eubaphe mendica</i> (Walker, 1854)	CAN, AB, George Lake	6.07.2010	T. Tammaru	Coll. T. Tammaru
<i>Eudulophasia invaria</i> (Walker, 1854)	FRG, Kaw mts., Amazone Nature Lodge	13.-20.10.2006	J. Viidalepp & K. Sarv	Coll. IZBE
<b>Euphyiini</b>				
<i>Euphyia biangulata</i> (Haworth, 1809)	EST, Oruveski	26.- 28.06.2010	I. Taal	Coll. I. Taal
<i>Euphyia unangulata</i> (Haworth, 1809)	EST, Saburi	4.06.2002	E. Õunap	Coll. IZBE

Triibus	Püügi koht	Püügi aeg	Koguja	Hoiustamise koht
<b>Eupitheciini</b>				
<i>Eupithecia subfuscata</i> (Haworth 1809)	EST, Avinurme	2006	T. Tammaru	Coll. TUZ
<i>Gymnoscelis rufifasciata</i> (Haworth 1809)	EST, Karilatsi	2008	T. Tammaru	Coll. TUZ
<b>Heterusini</b>				
<i>Heterusia conduplicaria</i> Hübner, 1825	BRA, Brasil SC, Rio Natal 800m, S. Bento do Sul	veebr.00	A. Moser	Coll. ZSM
<i>Heterusia quadruplicaria</i> Geyer, 1832	BRA, Brasil-RS, MorroReuter, 500m, Faz Padre Eterno	18.08.2001	A. Moser	Coll. ZSM
<b>Hydriomenini</b>				
<i>Hydriomena furcata</i> (Thunberg, 1784)	EST, Limnoloogiajaam	7.07.2006	E. Õunap	Coll. TUZ
<i>Hydriomena impluviata</i> (Denis&Schiffermüller, 1775)	EST, Avinurme	9.06.2001	E. Õunap	Coll. IZBE
<b>Larentiini</b>				
<i>Earophila badiata</i> (Denis & Schiffermüller, 1775)	EST, Salinõmme	11.05.2011	E. Õunap	Coll. TUZ
<i>Anticlea derivata</i> (Denis & Schiffermüller, 1775)	EST, Salinõmme	11.05.2011	E. Õunap	Coll. TUZ
<i>Kyrtolitha obstinata</i> Staudinger, 1892	KGZ, Taldu-Bulak 2800m,	23.07.2011	A. Pototski	Coll. TUZ
<i>Larentia clavaria</i> (Haworth, 1809)	ITA, Trevignano, Roma 40 km NW	17.09.2005	T. Tammaru	Coll. T. Tammaru
<i>Mesoleuca albicillata</i> (Linnaeus, 1758)	EST, Laeva	2006	T. Tammaru	Coll. TUZ
<i>Mesoleuca ruficillata</i> (Guenée, 1858)	CAN, AB, George Lake, 700m.	05.-06.07.2011	T. Tammaru	Coll. T. Tammaru
<i>Pelurga comitata</i> (Linnaeus, 1758)	EST, Karilatsi	2006	T. Tammaru	Coll. TUZ
<i>Entephria punctatissima</i> (Warren, 1893)	KGZ, Kashka-Suu, 3300m, Alai Mountains	19.07.2011	A. Pototski	Coll. TUZ
<i>Photoscotia palaeartica</i> (Staudinger, 1882)	KGZ, Taldu-Bulak 2400m	24.07.2011	A. Pototski	Coll. TUZ
<i>Plesioscotia pulchrata</i> (Alpheraky, 1883)	KGZ, Kashka-Suu, 3300m, Alai Mountains	19.07.2011	A. Pototski	Coll. TUZ
<i>Spargania luctuata</i> (Denis & Schiffermüller, 1775)	EST, Laeva	10.06.2010	T. Tammaru	Coll. T. Tammaru
<i>Spargania magnoliata</i> Guenée, 1858	CAN, AB, George Lake, 700m.	05.-06.07.2011	T. Tammaru	Coll. T. Tammaru
<b>Melanthiini</b>				
<i>Anticollix sparsata</i> (Treitschke, 1828)	EST, Augli	5.07.2004	E. Õunap	Coll. IZBE

<b>Triibus</b>	<b>Püügi koht</b>	<b>Püügi aeg</b>	<b>Koguja</b>	<b>Hoiustamise koht</b>
<i>Melanthia procellata</i> (Denis & Schiffermüller, 1775)	FRA, Val de Choisisle les Augustins, Saint-Cyr-sur-Loire, INDRE-ET-LOIRE	15.05.2009	A. Lévêque	Coll. A. Lévêque
<i>Horisme vitalbata</i> (Denis & Schiffermüller, 1775)	EST, Viidumäe	30.06.2001	E. Õunap	Coll. IZBE
<b>Operophterini</b>				
<i>Epirrita dilutata</i> (Denis & Schiffermüller, 1775)	EST, Nigula LKA	12.10.2008	A. Sakala	Coll. TUZ
<i>Malacodea regelaria</i> Tengström, 1869	EST, Puka	1994	J.Viidalepp	Teadmata
<i>Operophtera fagata</i> (Scharfenberg, 1805)	EST, Tartu	18.10.2011	E. Õunap	Coll. TUZ
<b>Perizomini</b>				
<i>Perizoma albulata</i> (Denis & Schiffermüller, 1775)	EST, Tooma	26.06.2001	E. Õunap	Coll. IZBE
<i>Mesotype didymata</i> (Linnaeus, 1758)	EST, Nigula LKA	13.07.2010	A. Sakala	Coll. TUZ
<b>Phileremini</b>				
<i>Philereme transversata</i> (Hufnagel, 1767)	EST, Kõiguste	8.07.2011	I. Taal	Coll. TUZ
<i>Philereme vetulata</i> (Denis & Schiffermüller, 1775)	EST, Laelatu	2006	J. Javoiš	Coll. TUZ
<b>Rheumapterini</b>				
<i>Hydria cervinalis</i> (Scopoli, 1763)	EST, Kurtna	2006	T. Tammaru	Coll. TUZ
<i>Rheumaptera hastata</i> (Linnaeus, 1758)	EST, Männikjärve raba	26.06.2001	E. Õunap	Coll. IZBE
<i>Triphosa dubitata</i> (Linnaeus, 1758)	EST, Saunja	24.03.2012	I. Taal	Coll. TUZ
<b>Solitaneini</b>				
<i>Baptria tibiale</i> (Esper, 1791)	EST, Laeva	28.06.2006	T. Tammaru	Coll. T. Tammaru
<b>Stamnodini</b>				
<i>Stamnodes pauperaria</i> (Eversmann, 1848)	MNG, Gobi Altay Aimak, S. of Mongolian Altay, Alag Kharkhan Mts., h-2500m	11.-14.06.2004	Saldaitis	Coll. ZSM
<i>Callipia constantinaria</i> Oberthür, 1881	ECU	2007	G. Brehm	Teadmata
<i>Callipia sp.</i>	BOL, Colomi 2725m	1.10.2010	A. Lindt	
<i>Stamnodes topazata</i> (Strecker, 1899)	CAN, AB, Kananaskis	3.07.2010	T. Tammaru	Coll. T. Tammaru
<b>Trichpterygini</b>				
<i>Dyspteris abortivaria</i> Herrich-Schäffer, 1858	USA, FL, Gainesville, Payner Praire	23.06.2010	E. Õunap	Coll. TUZ
<i>Dyspteris crispisulcans</i> Prout, 1926	ECU, Santa Rosa 1940m	12.04.2007	A. Lindt	Coll. IZBE

<b>Triibus</b>	<b>Püügi koht</b>	<b>Püügi aeg</b>	<b>Koguja</b>	<b>Hoiustamise koht</b>
<i>Pteraphapteryx sexalata</i> (Retzius, 1758)	EST, Tartu	2006	T. Tammaru	Coll. TUZ
<i>Trichopteryx carpinata</i> (Borkhausen, 1794)	EST, Viidumäe	5.05.2001	E. Õunap	Coll. IZBE
<b>Xanthorhoini</b>				
<i>Catarhoe cuculata</i> (Hufnagel, 1767)	EST, Viidumäe	15.07.2001	E. Õunap	Coll. IZBE
<i>Epirrhoe tristata</i> (Linnaeus, 1758)	EST, Karilatsi	2006	T. Tammaru	Coll. TUZ
<i>Scotopteryx angularia</i> (Villers, 1789)	ITA, Camia di Bettola	12.09.2010	R. Viidalepp	Coll. TUZ
<i>Scotopteryx bipunctaria</i> (Denis & Schiffermüller, 1775)	CRO, Biokovo, L10 1350 m	7.08.2007	I. Mihoci & M. Vajdič	Coll. TUZ
<i>Scotopteryx chenopodiata</i> (Linnaeus, 1758)	EST, Augli	5.07.2004	E. Õunap	Coll. IZBE
<i>Scotopteryx coarctaria</i> (Denis & Schiffermüller, 1775)	CRO, Biokovo, L8 1080 m	24.05.2007	I. Mihoci & M. Vajdič	Coll. TUZ
<i>Scotopteryx cryptocycla</i> (Prout, 1913)	RSA, Gauteng, Mogale's Gate Biodiv. Centre 1500m	15.02.2012	E. Õunap	Coll. TUZ
<i>Scotopteryx deversa</i> (Prout, 1913)	RSA, Gauteng, Mogale's Gate Biodiv. Centre 1420m	13.02.2012	E. Õunap	Coll. TUZ
<i>Scotopteryx luridata</i> (Hufnagel, 1767)	LUX, Luxemburg	14.05.2011	T. Tammaru	Coll. T. Tammaru
<i>Scotopteryx moeniata</i> (Scopoli, 1763)	CRO, Lička Plješivica L6	13.08.2008	I. Mihoci & M. Vajdič	Coll. TUZ
<i>Scotopteryx mucronata</i> (Scopoli, 1763)	CRO, Lička Plješivica L5	26.06.2008	M. Vajdič, Kučinič	Coll. TUZ
<i>Scotopteryx olympia</i> Rezbanyai-Reser, 2003	CRO, Biokovo, L11 1435 m	2.07.2007	I. Mihoci & M. Vajdič	Coll. TUZ
<i>Scotopteryx sartata</i> (Alphéraky, 1883)	KGZ, Taldu-Bulak 2800m	23.07.2011	A. Pototski	Coll. TUZ
<i>Scotopteryx vicinaria</i> (Duponchel, 1830)	GEO, Vardzia	21.05.2012	E. Õunap	Coll. TUZ
<i>Scotopteryx sp.</i> (HS02SA)	RSA, Western Cape, Overstrand, Farm 215 120m	20.02.2012	E. Õunap	Coll. TUZ
<i>Xanthorhoe biriviata</i> (Borkhausen, 1794)	EST, Karilatsi	2006	T. Tammaru	Coll. TUZ
<i>Xanthorhoe montanata</i> (Denis & Schiffermüller, 1775)	EST, Tooma	26.06.2001	E. Õunap	Coll. IZBE
<b>Triibusesse paigutama perekond</b>				
<i>Hagnagora clustimena</i> (Druce, 1893)	CRI, Ujarras 1560m	8.02.2007	A. Lindt	Coll. IZBE
<i>Hagnagora mortipax</i> (Butler, 1872)	ECU	2008	G. Brehm	Teadmata

### 3.1 Fülogeneetiline analüüs

Sekvenaatorist saadud järjestuste põhjal pandi kokku pikemad konsensusjärjestused kasutades programmi Sequencher 5.0 (Sequencher® version 5.0 sequence analysis software, Gene Codes Corporation, Ann Arbor, MI USA <http://www.genecodes.com>), ning vigade olemasolul need parandati. Valgugeenide järjestused joondati programmiga ClustalW (Thompson et al 1994), 28S järjestused aga programmiga MAFFT v.7 (Kato & Standley, 2013). Kontrollitud ja joondatud geenifragmentide pikkused olid järgmised: COI - 1531 aluspaari (ap), CAD - 850 ap, EF-1a - 953 ap, GAPDH - 678 ap, IDH - 722 ap, MDH - 733ap, RpS5 - 589 ap, WGL - 367 ap, 28S - 833 ap. Andmemaatriksi kogupikkus oli 7264 ap.

Andmete fülogeneetiliseks analüüsiks ettevalmistamiseks kasutati programmi BioEdit v7.1.3.0 (Hall, 1999). Need geenifragmendid mida kätte ei õnnestunud saada tähistati BioEdit'is programmi keelele vastavalt küsimärkidega (?), mis tähendas meie teadmiste puudumist antud positsioonides paiknevate nukleotiidide kohta. Fülogeneesipuude koostamisel kasutati peamiselt Bayesi meetodil põhinevat programmi BEAST v1.7.4 (Drummond et al, 2012) koos lisadega: BEAUTi v1.7.4, Tracer v1.5, TreeAnnotator v1.7.4, LogCombiner v1.7.4, FigTree v1.4.0.

Analüüsis kasutatud ja sekveneeritud andmed on kajastatud Tabelis 2. Kuna fülogeneesi uurimist võimaldavaid programme ja meetodeid on mitmeid, siis kasutati võrdlusmomendi saamiseks ka programmi RaxML 7.2.8 (Stamatakis et al, 2008), mis omakorda põhineb suurima tõepära (maximum likelihood) meetodil.

Bayesi analüüsi jaoks defineeriti kõik geenifragmendid erinevate partitsioonidena. 28S geeni erinevaid osi (expansion segments D1 ja D2) käsitleti koos ühise partitsioonina, kuna need on sama geeni erinevad osad ning seetõttu ühise evolutsioonilise ajalooga. Partitsioone oli seetõttu üheksa. Kõigile partitsioonidele rakendati GTR+ $\Gamma$ +I mudelit, kui ühte universaalseimat. Molekulaarse kella seadistamisel valiti "relaxed lognormal" mudel (Drummond et al, 2012), mis ei eelda, et evolutsioonipuu eri harudes toimub molekulaarse kella "tiksumine" sama kiirusega. Parameetri "Tree prior" väärtuseks seadistati "Birth-Death process", analüüsi alguspunktiks olev puu (starting tree) moodustas programm juhuslikult. Iga partitsiooni "ucl.d.stdev" parameetri eeljaotuseks (prior) määrati "uniform distribution" 0 ja 1 vahel, algväärtuseks oli 0,5. Kõigi teiste parameetrite eeljaotused jäeti muutmata, st kasutati programmi BEAUTi poolt valitud vaikeväärtusi. Analüüsi pikkus oli 40 miljonit põlvkonda, parameetrite hetkeväärtused salvestati iga 2000 põlvkonna järel. Analüüs viidi läbi kahes teineteisest sõltumatus korduses. Kuna arvutuste maht oli lauaarvutil mõistliku aja jooksul läbiviimiseks liiga suur, kasutati Bayesi

analüüsi jaoks Oslo Ülikooli hallatavat ning interneti teel vabalt kasutada olevat arvutuskeskust BioPortal (<https://www.bioportal.uio.no/>).

Pärast Bayesi analüüsi lõppu laaditi logifailid lauaarvutisse ning uuriti neid programmiga Tracer, mis võimaldab otsustada, kas tulemused on edasiseks kasutamiseks piisavalt head ning määrata algfaasi (burn-in) pikkuse. Käesoleva töö puhul selgus, et kumbki analüüs eraldi võetuna ei andnud täielikult rahuldavaid tulemusi, kuna mõnede parameetrite puhul ei olnud saavutatud piisav ESS (Effective Sample Size). Seetõttu kombineeriti kahe analüüsi tulemused omavahel kasutades programmi LogCombiner ning saadud tulemuste taaskordsel uurimisel programmiga Tracer selgus, et kahe analüüsi tulemused summeerituna võimaldavad pidada saadud puud usaldusväärseks. Seejärel koostati programmi LogCombiner kasutades kahe analüüsi jooksul salvestatud puude kohta (jättes välja algfaasi jooksul salvestatud puud) koondfail. Viimase põhjal koostati programmiga TreeAnnotator lõplik puu, mis visualiseeriti programmiga FigTree (Joonis 1).

Kui ülalkirjeldatud meetodika (bayesi analüüs programmiga BEAST) ei eelda välisgrupi defineerimist, siis suurima tõepära (maximum likelihood, ML) meetodil tehtava analüüsi jaoks on välisgrupi nimetamine hädavajalik. Mõnede hiljutiste uurimuste (Sihvonen et al, 2011; Strutzenberger et al, 2010) andmetel on perekond *Dyspteris* ja temale lähedased taksonid (tribus *Dyspteridini sensu* Viidalepp, 2011) kõigi teiste kirivaksiklaste lähimaks sugulaseks. Seetõttu võeti ML analüüsi käigus välisgrupiks kaks perekonda *Dyspteris* kuuluvat liiki: *Dyspteris abortivaria* ja *D. crispisulcans*.

Suurima tõepära (maximum likelihood, ML) meetodi kasutamiseks programmiga RAxML 7.2.8 (Stamatakis et al, 2008) viidi analüüs läbi vastavas veebiserveris (<http://phylobench.vital-it.ch/raxml-bb/>). Sarnaselt Bayesi analüüsile defineeriti andmestik ka seekord üheksa partitsioonina (üks iga geeni kohta) ning igale partitsioonile rakendati GTR+ $\Gamma$ +I mudel. Kuna programmi koduleht ei võimalda analüüsi parameetreid muuta, oli bootstrapping'u pikkuseks 100 replikatsiooni. Pärast analüüsi lõppu laeti tulemused lauaarvutisse. Hindamiseks analüüsi stabiilsust korraldi ML analüüsi kolm korda.

**Tabel 2.** Geenipangast (NCBI GeneBank) saadud andmed on tähistatud vastava koodiga. Lühendiga Orig. tähistusega lahtrid viitavad antud töö autori panusele andmete kogumisel ja sümbolitega on tähistatud artiklid, kust andmed pärinevad. ¥ - Snäll et al., 2007, □ - Õunap et al., 2008, # - Sihvonen et al., 2011, \* - Abraham et al., 2001, ‡ - Õunap, in prep. !! - Mutanen et al., 2010, ≠ - Wahlberg et al., 2010, × - vastav marker polnud kättesaadav.

Kood	Liik	COI	EF-1a	wgl	28S D1	28S D2	GAPDH	RpS5	IDH	CAD	MDH
<b>Asthenini</b>											
E. Õunap 862	<i>Euchoeca nebulata</i>	‡	AY948497¥	AY948525¥	AY948453¥	AY948474¥	‡	‡	‡	‡	‡
E. Õunap 860	<i>Hydrelia flammeolaria</i>	‡	AY948498¥	AY948526¥	AY948454¥	AY948475¥	‡	‡	‡	‡	‡
<b>Cataclysmiini</b>											
E. Õunap 886	<i>Cataclysmes shirniensis</i>	‡	‡	‡	‡	‡	‡	‡	‡	‡	‡
E. Õunap 372	<i>Phibalapteryx virgata</i>	EU443352□	EU443290□	EU443311□	‡	EU443371□	‡	‡	‡	‡	‡
<b>Chesiadini</b>											
E. Õunap 97	<i>Aplocera plagiata</i>	‡	‡	‡	‡	‡	‡	‡	‡	‡	‡
E. Õunap 713	<i>Chesias legatella</i>	‡	‡	×	‡	‡	‡	‡	×	‡	‡
<b>Cidariini</b>											
TUZ600928	<i>Cidaria fulvata</i>	‡	‡	‡	‡	‡	‡	‡	‡	‡	JF784886#/‡
E. Õunap 854	<i>Coenotephria ablutaria</i>	‡	‡	‡	‡	‡	‡	‡	‡	‡	‡
TUZ600979	<i>Eulithis pyropata</i>	‡	‡	‡	‡	‡	‡	‡	‡	‡	‡
E. Õunap 861	<i>Lampropteryx otregiata</i>	‡	‡	‡	‡	‡	‡	‡	‡	‡	‡
<b>Erateinini</b>											
gb-CR-S-1239	<i>Trocherateina cachara</i>	JF784673#	JF785298#	JF785048#	×	×	×	JF784933#	JF785473#	JF785160#	JF784817#
E. Õunap 911	<i>Erateina punsara</i>	‡	‡	‡	‡	‡	‡	‡	‡	‡	‡
<b>Eudulini</b>											
E. Õunap 520	<i>Eubaphe mendica</i>	‡	‡	‡	‡	‡	×	‡	×	‡	×
E. Õunap 472	<i>Eudulophasia invaria</i>	‡	‡	‡	‡	‡	×	×	‡	‡	‡
<b>Euphyiini</b>											
E. Õunap 523	<i>Euphyia biangulata</i>	‡	‡	‡	‡	‡	‡	‡	‡	‡	×

Kood	Liik	COI	EF-1a	wgl	28S D1	28S D2	GAPDH	RpS5	IDH	CAD	MDH
E. Õunap 202	<i>Euphyia unangulata</i>	‡	‡	‡	‡	‡	‡	‡	‡	‡	‡
	<b>Eupitheciini</b>										
TUZ600990	<i>Eupithecia subfuscata</i>	‡	‡	‡	‡	‡	‡	‡	‡	‡	‡
TUZ600993	<i>Gymnoscelis rufifasciata</i>	‡	‡	‡	‡	‡	‡	‡	‡	‡	‡
	<b>Heterusini</b>										
E. Õunap 908	<i>Heterusia conduplicaria</i>	‡	‡	‡	‡	‡	‡	‡	×	‡	‡
E. Õunap 907	<i>Heterusia quadruplicaria</i>	‡	‡	‡	‡	‡	‡	‡	×	‡	‡
	<b>Hydriomenini</b>										
TUZ600755	<i>Hydriomena furcata</i>	‡	AY948506¥	AY948533¥	AF178895*	AF178919*	×	‡	×	‡	‡
E. Õunap 32	<i>Hydriomena impluviata</i>	EU443350□	EU443288□	EU443309□	‡	EU443369□	‡	‡	‡	‡	‡
	<b>Larentiini</b>										
E. Õunap 849	<i>Anticlea badiata</i>	Orig.	Orig.	Orig.	Orig.	×	Orig.	Orig.	Orig.	Orig.	×
E. Õunap 848	<i>Anticlea derivata</i>	Orig.	Orig.	Orig.	Orig.	Orig.	Orig.	Orig.	Orig.	Orig.	Orig.
E. Õunap 876	<i>Kyrtolitha obstinata</i>	Orig.	Orig.	Orig.	Orig.	Orig.	Orig.	Orig.	Orig.	Orig.	×
E. Õunap 518	<i>Larentia clavaria</i>	‡	‡	‡	‡	‡	‡	‡	GU830070!!	JF785226#	GU830387!!
TUZ600984	<i>Mesoleuca albicillata</i>	‡	‡	‡	‡	×	×	‡	‡	‡	‡
E. Õunap 852	<i>Mesoleuca ruficillata</i>	Orig.	Orig.	Orig.	Orig.	×	Orig.	Orig.	×	Orig.	Orig.
TUZ600975	<i>Pelurga comitata</i>	‡	‡	‡	‡	‡	‡	‡	‡	‡	‡
E. Õunap 873	<i>Entephria punctatissima</i>	Orig.	Orig.	Orig.	Orig.	Orig.	Orig.	Orig.	Orig.	Orig.	×
E. Õunap 874	<i>Photoscotia palaeartica</i>	Orig.	Orig.	Orig.	×	×	Orig.	Orig.	Orig.	Orig.	Orig.
E. Õunap 878	<i>Plesioscotia pulchrata</i>	Orig.	Orig.	Orig.	Orig.	Orig.	Orig.	Orig.	Orig.	Orig.	Orig.
E. Õunap 847	<i>Spargania luctuata</i>	Orig.	Orig.	Orig.	Orig.	Orig.	Orig.	Orig.	Orig.	×	Orig.

Kood	Liik	COI	EF-1a	wgl	28S D1	28S D2	GAPDH	RpS5	IDH	CAD	MDH
E. Õunap 851	<i>Spargania magnoliata</i> <b>Melanthiini</b>	Orig.	Orig.	×	Orig.	Orig.	×	×	×	×	Orig.
E. Õunap 338	<i>Anticollix sparsata</i>	EU443353□	EU443291□	EU443312□	‡	EU443372□	‡	‡	‡	‡	‡
E. Õunap 712	<i>Melanthia procellata</i>	‡	‡	‡	‡	‡	×	‡	×	‡	‡
E. Õunap 59	<i>Horisme vitalbata</i> <b>Operophterini</b>	‡	‡	‡	‡	‡	‡	‡	‡	‡	‡
E. Õunap 486	<i>Epirrita dilutata</i>	‡	AY948487¥	AY948515¥	AY948445¥	AY948466¥	‡	‡	‡	‡	‡
	<i>Malacodea regelaria</i>	×	AY948490¥	AY948518¥	AY948446¥	AY948467¥	×	×	×	×	×
E. Õunap 853	<i>Operophtera fagata</i> <b>Perizomini</b>	‡	AY948489¥	AY948517¥	AF178892*	AF178916*	‡	‡	‡	‡	‡
E. Õunap 48	<i>Perizoma albulatum</i>	‡	AY948491¥	AY948519¥	AY948447¥	AY948468¥	‡	‡	‡	‡	‡
E. Õunap 742	<i>Perizoma didymatum</i> <b>Phileremini</b>	‡	AY948492¥	AY948520¥	AY948448¥	AY948469¥	‡	×	GU580860≠	‡	‡
E. Õunap 857	<i>Philereme transversata</i>	‡	‡	‡	‡	‡	‡	‡	‡	‡	‡
TUZ600976	<i>Philereme vetulata</i> <b>Rheumapterini</b>	‡	‡	‡	‡	‡	×	‡	‡	JF785241#	JF784869#/‡
TUZ600980	<i>Hydria cervinalis</i>	‡	‡	‡	‡	‡	‡	‡	‡	‡	‡
E. Õunap 46	<i>Rheumaptera hastata</i> <b>Triphosiini</b>	‡	‡	‡	‡	‡	‡	‡	‡	‡	‡
E. Õunap 888	<i>Triphosa dubitata</i> <b>Solitaneini</b>	‡	‡	‡	‡	‡	‡	‡	‡	‡	‡
E. Õunap 517	<i>Baptria tibiale</i> <b>Stamnodini</b>	‡	‡	‡	‡	‡	×	‡	×	×	‡
E. Õunap 903/887	<i>Stamnodes pauperaria</i>	‡	‡	‡	‡	‡	‡(887)	‡	‡(887)	‡(887)	‡(887)

Kood	Liik	COI	EF-1a	wgl	28S D1	28S D2	GAPDH	RpS5	IDH	CAD	MDH
gb-0081	<i>Callipia constantinaria</i>	JF784670#	JF785294#	JF785045#	×	×	JF785419#	JF784930#	×	JF785157#	JF784814#
E. Õunap 856	<i>Callipia sp.</i>	‡	‡	‡	‡	‡	‡	‡		‡	‡
E. Õunap 521	<i>Stamnodes topazata</i>	‡	‡	‡	‡	‡	‡	‡	×	‡	‡
<b>Trichpterygini</b>											
E. Õunap 731	<i>Dyspteris abortivaria</i>	‡	‡	‡	‡	‡	‡	‡	‡	‡	‡
E. Õunap 737	<i>Dyspteris crispisulcans</i>	‡	‡	‡	‡	‡	×	×	‡	‡	‡
TUZ600989	<i>Pterapherapteryx sexalata</i>	‡	‡	‡	‡	‡	‡	‡	‡	‡	‡
E. Õunap 1	<i>Trichopteryx carpinata</i>	EU443349□	EU443287□	EU443308□	‡	EU443368□	‡	‡	‡	JF785229#	‡
<b>Xanthorhoini</b>											
E. Õunap 126	<i>Catarhoe cuculata</i>	‡	‡	‡	‡	‡	‡	‡	‡	‡	‡
TUZ600986	<i>Epirrhoe tristata</i>	‡	‡	‡	‡	‡	‡	‡	‡	‡	‡
E. Õunap 882	<i>Scotopteryx angularia</i>	Orig.	×	Orig.	Orig.	Orig.	Orig.	Orig.	Orig.	Orig.	Orig.
E. Õunap 868	<i>Scotopteryx bipunctaria</i>	Orig.	Orig.	×	Orig.	Orig.	Orig.	Orig.	×	Orig.	Orig.
E. Õunap 334	<i>Scotopteryx chenopodiata</i>	‡	AY948504¥	AY948531¥	AY948459¥	AY948480¥	‡	‡	‡	‡	‡
E. Õunap 872	<i>Scotopteryx coarctaria</i>	Orig.	Orig.	×	Orig.	Orig.	×	Orig.	×	Orig.	Orig.
E. Õunap 881	<i>Scotopteryx cryptocycla</i>	Orig.	Orig.	Orig.	Orig.	Orig.	×	Orig.	Orig.	Orig.	Orig.
E. Õunap 880	<i>Scotopteryx deversa</i>	Orig.	Orig.	×	Orig.	Orig.	Orig.	Orig.	Orig.	Orig.	Orig.
E. Õunap 850	<i>Scotopteryx luridata</i>	Orig.	Orig.	Orig.	Orig.	Orig.	×	Orig.	×	×	Orig.
E. Õunap 871	<i>Scotopteryx moeniata</i>	Orig.	Orig.	Orig.	Orig.	Orig.	Orig.	Orig.	Orig.	Orig.	Orig.
E. Õunap 870	<i>Scotopteryx mucronata</i>	Orig.	Orig.	Orig.	Orig.	Orig.	Orig.	Orig.	Orig.	Orig.	Orig.

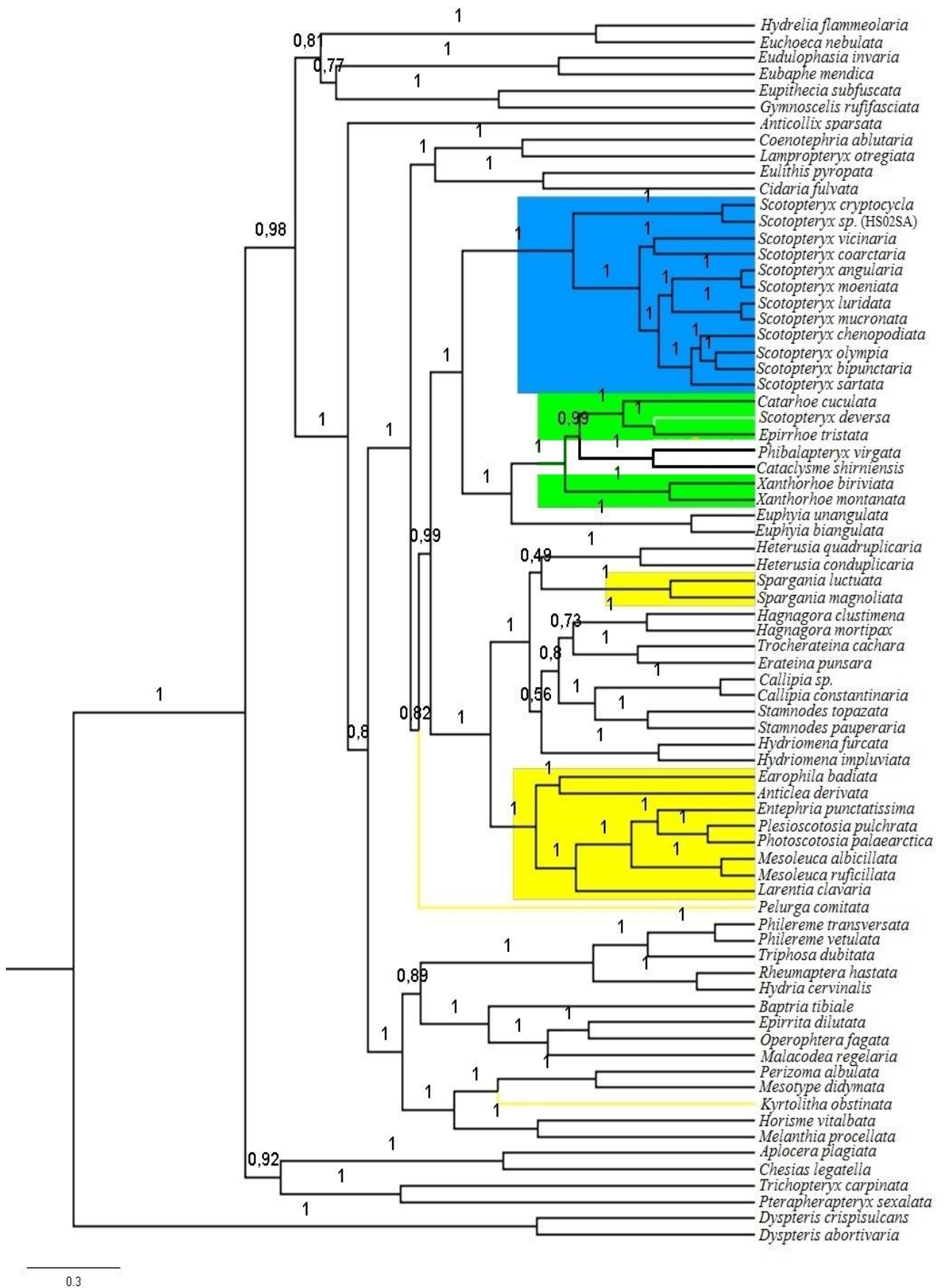
Kood	Liik	COI	EF-1a	wgl	28S D1	28S D2	GAPDH	RpS5	IDH	CAD	MDH
E. Õunap 869	<i>Scotopteryx olympia</i>	Orig.	Orig.	×	Orig.	×	Orig.	×	×	Orig.	Orig.
E. Õunap 875	<i>Scotopteryx sartata</i>	Orig.	Orig.	Orig.	Orig.	Orig.	Orig.	Orig.	Orig.	Orig.	Orig.
E. Õunap 920	<i>Scotopteryx vicinaria</i>	Orig.	Orig.	Orig.	Orig.	Orig.	Orig.	Orig.	Orig.	Orig.	Orig.
E. Õunap 879	<i>Scotopteryx HS02SA</i>	Orig.	Orig.	Orig.	Orig.	Orig.	×	Orig.	Orig.	Orig.	Orig.
TUZ600978	<i>Xanthorhoe biriviata</i>	‡	‡	‡	‡	‡	‡	‡	‡	‡	‡
49	<i>Xanthorhoe montanata</i>	‡	‡	‡	‡	‡	‡	‡	‡	‡	‡
	<b>Triibusesse paigutamata perekond</b>										
E. Õunap 733	<i>Hagnagora clustimena</i>	‡	‡	×	‡	‡	×	×	×	×	‡
gb-ID-17164	<i>Hagnagora mortipax</i>	JF784682#	JF785307#	JF785056#	×	×	×	×	×	JF785169#	JF784825#

## 4. Tulemused ja arutelu

Bayesi meetodil tehtud analüüsi tulemusena saadud fülogeneesipuu (Joonis 1) on võrdlemisi korralikult lahutunud, vaid üksikute sõlmede posterioorne tõenäosus (*posterior probability*) on alla 0,9. Lisaks toetab Bayesi analüüsi tulemusena saadud fülogeneesipuu (Joonis 1) mitmetes olulistest sõlmedes viimastel aastatel tehtud avastusi kirivaksiklaste fülogeneesi kohta. Näiteks paigutus triibus *Dyspteridini* kõigi teiste kirivaksikaste sõsarrühmaks nagu on näidanud Strutzenberger jt (2010) ja Sihvonen jt. (2011). Ka leiti käesolevas töö käigus sarnaselt Sihvoneni jt (2011) tööle, et järgmisesse kirivaksiklaste evolutsiooni käigus lahknud liini kuuluvad triibused *Trichopterygini* ja *Chesiadini* (joonis 1). Siiski leidub käesoleva töö ning Sihvoneni jt (2011) tulemuste vahel ka suuri erinevusi – näiteks paigutused triibused *Eupitheciini*, *Asthenini* ja *Eudulini* omaette klaadi, mis on õderühmaks kõigile teistele kirivaksiklastele peale *Dyspteridini*, *Chesiadini* ja *Trichopterygini*, ent Sihvoneni jt (2011) andmetel on *Eupitheciini* ja *Melanthiini* lähedased hoopis triibustele *Perizomini* ja *Melanthiini*. Väiksemaid erinevusi käesoleva töö ja varasemate autorite tulemuste vahel leidub veelgi, ent arvestades praeguse töö lähteülesandeid, pole mõttekas neid kõiki üksikshaaval käsitleda.

### 4.1. Triibus *Larentiini*

Triibus *Larentiini* ei moodustanud käesolevas töös monofüleetilist klaadi. Vastupidi, kaasaegses süsteemis (Viidalepp, 1996; Hausmann & Viidalepp, 2012) sellesse triibusesse paigutatud perekondi leidub koguni neljas erinevas kohas (Joonis 1). Kõige rohkem eristab teistest *Larentiini* perekondadest *Kyrtolitha*, mis paigutus analüüsi käigus triibuse *Perizomini* sõsarrühmaks (Joonis 1). Iseenesest pole *Kyrtolitha* paiknemine teistest *Larentiini* esindajatest kaugele üllatav, kuna nii käesolevas töös kasutatud liigil *K. obstinata* Staudinger, 1892 (Joonis 2) kui ka teistel selle perekonna esindajatel (Xue & Zhu, 1999) ei laiene vinkulumi dorsaalsed harud kolmurkselt, mistõttu pole vinkulum märgatavalt laiem kui tegumen, samuti on vinkulumi keskosa tahapoole suunatud väljasopistus nõrk. Viidalepa (2011) ning Hausmanni ja Viidalepa (2012) määratluse kohaselt peaks aga *Larentiini* esindajatel olema vinkulum selgelt laiem kui tegumen ning väga selge tahapoole suunatud väljasopistusega. Ka pole *K. obstinata* tugevasti kitiniseerunud sakkuluse jätke (Joonis 2) triibusele *Larentiini* kuigi iseloomulik: Xue ja Zhu (1999) ning Hausmanni ja Viidalepa (2012) töödes illustreeritud kümnetest triibuse *Larentiini* esindajatest on vaid paaril Idapalearktises levinud *Mesoleuca* liigil sakkulus tugevasti kitiniseerunud jätkega.



**Joonis 1.** Bayesi meetodil põhinev fülogeneesipuu. Kollasega on tähistatud hetkel triibusesse *Larentiini* kuuluvad liigid, rohelisega triibus *Xanthorhoini* ja sinisega triibus *Scotopterygini*.



**Joonis 2.** *Kyrtolitha obstinata*, isase genitaalid (aedeagus eemaldatud).

*Kyrtolitha* paiknemine *Perizomini* sõsarrühmana on aga väga üllatav, kuna see perekond erineb nii välimuse kui genitaalide morfoloogia poolest *Perizomini* perekondadest märgatavalt. Nii on juba Prout (1912-16) märkinud, et *Kyrtolitha* eristub teistest kirivaksiklastest tagatiiva pikenenud eesserva poolest, ent *Perizomini* esindajatel niisugune tunnus puudub (Mironov, 2003). Ka on *Kyrtolitha* liigid suured, siruulatusega enamasti ligikaudu 3 cm. (Xue & Zhu, 1999), sellal kui triibusesse *Perizomini* kuuluvad valdavalt väikesed liblikad. Lisaks puudub *Kyrtolitha* liikidel triibusele *Perizomini* iseloomulik unkuse aluselt esileulatuv pikk jätke (Joonis 2, Mironov, 2003). Seetõttu pole *Kyrtolitha* viimine triibusesse *Perizomini* õigustatud ning kaaluda võiks isegi omaette triibuse moodustamist. Asjatu segaduse vältimiseks peab autor mõistlikuks selle sammuga oodata vähemalt niikaua, kuniks molekulaarsetel markeritel põhinevasse fülogeneetilisse analüüsi on haaratud veel vähemalt üks *Kyrtolitha* liik ning mõni tema sõsarperekonna *Kuldscha* esindaja.

Triibuse *Larentiini* ülejäänud perekondadest kaugemale asetus fülogeneetilise analüüsi käigus ka *Pelurga*. Täpsemalt paikneb see perekond võrdlemisi eraldiseisva üksusena triibuse *Cidariini*

ning väga mitmekesise klaadi, kuhu kuulvad nt *Xanthorhoini*, *Euphyiini*, *Larentiini*, *Hydriomenini*, *Stammodini* jne, vahel (Joonis 1). Asjaolule, et *Pelurga* ei pruugi olla teiste *Larentiini* perekondade lähedane sugulane, viitavad ka Davise jt (2012, 2013) töödes avaldatud, kuid süstemaatilisest vaatepunktist kommenteerimata fülogeneesipuud. Nende uute teadmiste valguses väärrib kindlasti tunnustust Meyricki (1892) ning hilisemate klassikaliste autorite intuitsioon (täpsemalt vt. eestpoolt), kes juba rohkem kui sajandi jooksul on perekonda *Pelurga* käsitlenud omaette taksonoomilise üksusena. Ka *Pelurga* puhul osutavad käesolevas töös saadud tulemused, et see perekond võib kuuluda isegi omaette triibusesse. Siiski peab autor sarnaselt eelpool *Kyrtolitha* puhul kirjutatuga *Pelurga* jaoks omaette triibuse moodustamist praegu veel ennatlikuks. Esiteks on sel liigil olemas mitmed Viidalepa (2011) käsitluse järgi triibusele *Larentiini* iseloomulikest tunnustest (nt. vinkulumi dorsaalsed harud laienevad kolmnurkselt, vinkulumi keskosas asub tugev tahapoole suunatud väljasopistus), teiseks oleks kindlamate tulemuste saamiseks vaja fülogeneetilist analüüsi korrata niiviisi, et lisaks käesolevas töös kasutatud *P. comitata*'le uuritakse ka mõnda teist sama perekonna liiki. Niisugune käsitlus peaks aitama välistada nn. LBA (Long Branch Attraction) fenomenist tulenevaid efekte, kus teistest uuritud organismidest fülogeneetiliselt kauged taksonid satuvad valesse klaadi juhuslike mutatsioonide kuhjumise tõttu (Bergsten, 2005; Hedtke et al, 2006). Alles juhul, kui *Pelurga* paigutub olemaolevatest triibustest eraldiseisvasse klaadi ka pärast lähedaste (Choi, 2006b) *P. onoi* või *P. taczanowskii* kasutamist, saab selle perekonna jaoks omaette triibuse moodustamist pidada õigustatuks.

Suurem osa käesolevas töös uuritud *Larentiini* perekondadest moodustab monofüleetilise klaadi, kuhu kuulub ka perekond *Larentia* (Joonis 1). Just seda rühma, kuhu kuuluvad kindlasti perekonnad *Earophila*, *Anticlea*, *Larentia*, *Mesoleuca*, *Entephria*, *Photoscotia* ja *Plesioscotia*, tulebki käsitleda kui triibust *Larentiini*. Märkimist väärrib, et nii Sihvoneni jt. (2011) kui käesolevas töös (Joonis 1) paikneb *Larentiini* samas väga liigirikkas fülogeneesipuu harus, millest on kõigepealt lahknenu *Cidariini*, seejärel triibusest *Xanthorhoini* ja sellele lähedastest rühmadest (*Euphyiini*, *Scotopterygini*, *Cataclysmiini*) koosnev klaad, järgmisena *Larentiini* ning viimaks peamiselt Lõuna-Ameerikas esinev ning triibustest *Hydriomenini*, *Stammodini*, *Erateinini* ning *Heterusiini* koosnev liin. Kuna mitmed varem triibusesse *Larentiini* paigutatud perekonnad sattusid käesolevas töös hoopis teistesse kladidesse, tuleks edaspidi molekulaarseid markereid kasutades kontrollida ka praegusest töös materjali puudumise tõttu välja jäänud *Larentiini* perekondade (nt. *Antilurga*, *Mattia* Viidalepp, 2009, *Neotephria*, *Kuldsha* jne) paiknemist kirivaksiklaste fülogeneesipuu. Pole välistatud, et täpsemal uurimisel tuleb mõni neist perekondadest samuti mõnda teise triibusesse üle viia.

Lisaks perekondadele *Kyrtolitha* ja *Pelurga* ei paigutunud triibusega *Larentiini* samasse klaadi ka perekong *Spargania*, mille asukohta kirivaksiklste süsteemis on viimaste kümnendite jooksul korduvalt muudetud (Herbulot, 1962-63; Vives Moreno, 1994; Viidalepp, 1996) ning mille paigutust süsteemis hindasid Hausmann ja Viidalepp (2012) ebaselgeks. Bayesi analüüsi käigus asetust *Spargania* küll *Larentiini* lähedusse, ent siiski samasse klaadi hoopis triibustega *Heterusiini* (Joonis 1). Erinevalt kahest ülalmainitud perekonnast õnnestus autoril *Spargania* puhul uurida kahte liiki (Tabel 1, Joonis 1) ning selle rühma LBA efektide tõttu fülogeneesipuul valesse kohta sattumine peaks seetõttu küll välistatud olema. Omaette küsimus on aga, kuidas kujunenud olukord lahendada. Fülogeneetilise analüüsi tulemused (Joonis 1) viitavad üheselt, et *Spargania* ei kuulu triibusesse *Larentiini* ning kõne alla võiks tulla tema liitmine triibusega *Heterusiini*. Samas oli *Heterusia* Hübner, 1831+*Spargania* klaad äärmiselt nõrga posterioorse toetusega (0,49) ning seetõttu ei ole ainult fülogeneesipuu kaugeltki piisav argument viimase süstemaatilise paigutuse muutmiseks. Samuti pole hetkel materjali puudumise tõttu võimalik võrrelda *Spargania* ning *Heterusia* genitaalide morfoloogiat. Autori arvates saaks *Spargania* paiknemise osas formaalseid muudatusi teha alles pärast täiendavaid morfoloogilisi ning fülogeneetilisi uuringuid.

Suurima tõepära meetodil läbi viidud fülogeneetiline analüüs (joonist pole esitatud) toetab *Larentiini* liikide paiknemise osas peaaegu täielikult Bayesi meetodil teostatud analüüsi tulemusi: *Kyrtolitha* paikneb endiselt *Perizomini* sõsarrühmana, *Pelurga* on fülogeneesipuu vastavast harust lahknenu hiljem kui *Cidariini*, ent varem kui *Xanthorhoini* ja viimasele lähedased triibused, *Earophila*, *Anticlea*, *Mesoleuca*, *Entephria*, *Photoscotia* ja *Plesioscotia* kuulvad perekonnaga *Larentia* samasse monofüleetilisse klaadi ning neid perekondi saab tõepoolest käsitleda kui triibust *Larentiini*. Ainsa erinevusena paigutus *Spargania* suurima tõepära meetodil kõigi "Lõuna-Ameerika" triibuste (*Heterusiini*, *Hydriomenini*, *Stamnodini*, *Erateinini*), mitte ainult *Heterusiini* sõsarrühmaks.

## 4.2. Triibus *Scotopterygini*

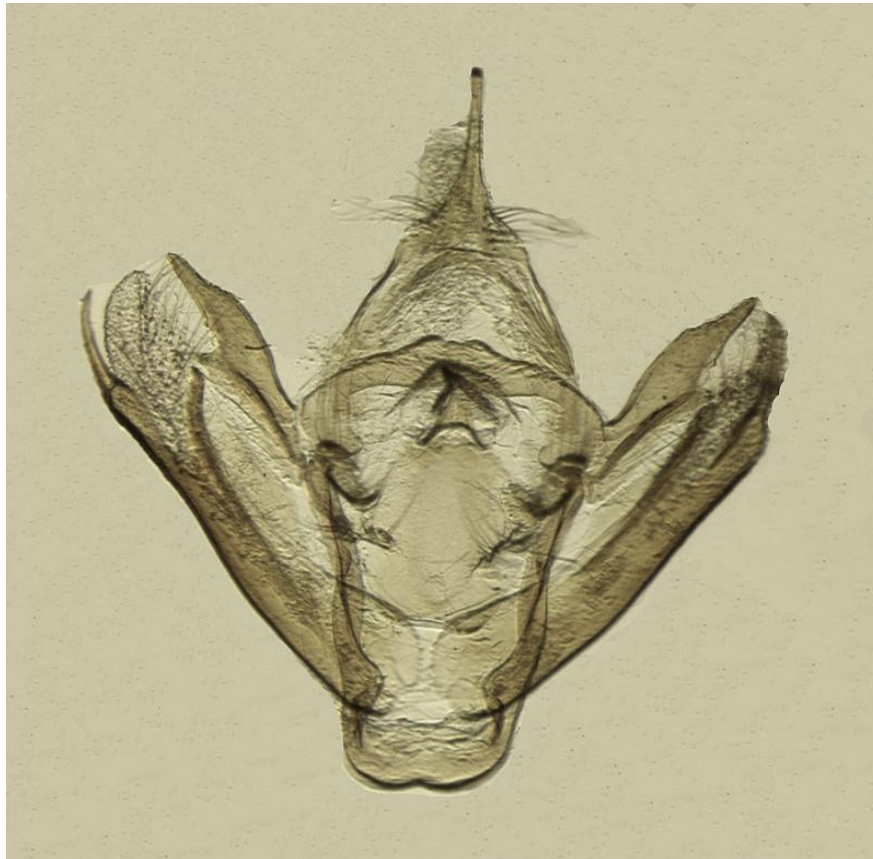
Peaaegu kõik perekonda *Scotopteryx* kuuluvad liigid (erand: *S. deversa* (Prout, 1913)) moodustasid fülogeneetilise analüüsi käigus teistest kirivaksiklastest selgelt eristuva klaadi (Joonis 1). Kuna triibus *Euphyiini* paikneb *Scotopterygini* ja *Xanthorhoini* vahel (Joonis 1), toetavad ka käesoleva magistratöö tulemused Choi (2006a) ja Viidalepa (2011) hüpoteesi, et perekond *Scotopteryx* moodustab eraldiseisva, juba ammu teistest triibusesse *Xanthorhoini* kuuluvatest liikidest lahknenu klaadi. Analoogiliselt Viidalepa (2011) ettepanekule tuleks seda

perekonda käsitleda kui omaette triibust *Scotopterygini*. Siiski jääb käesoleva töö autorile arusaamatuks, miks on seisukohad perekonna *Scotopteryx* triibuselise kuuluvuse osas vaid aastase vahega kardinaalselt muutunud: (vrd. Viidalepp, 2011; Hausmann & Viidalepp, 2012).

Analüüsis kasutati kokku 13 liiki perekonnast *Scotopteryx*. 10 neist on levinud Palearktises, kolm aga Lõuna-Aafrikas. Kõik Palearktise liigid, *S. cryptocycla* (Prout, 1913) ning seni kirjeldamata liik (BOLD andmebaasisi tähistatud kui *Scotopteryx HS02SA*) moodustasid väga kõrge posterioorse toetusega (1,0) klaadi, kusjuures Aafrika liigid (*S. cryptocycla* ning *S. HS02SA*) olid omakorda Palearktise liikide sõsarrühmaks (Joonis 1). Kuna need Lõuna-Aafrikas esinevad liigid kuuluvad samasse klaadi Palearktise liikidega, siis võib suhteliselt kindlaid väiteid teha nende triibuselise kuuluvuse kohta: kindlasti on tegu triibusesse *Scotopterygini* kuuluvate liblikatega. Seega pole õigustatud Viidalepa (2011) kahtlus, et ilma sakkuluse jätketa Lõuna-Aafrika liikidel (Joonis 3) pole perekonna *Scotopteryx* Palearktises levinud liikidega, kel selline jätke alati olemas (Joonis 4) kuigi palju ühist. Eraldi, ammu selgelt eristunud liinis paiknemine annab aga vihje, et tegu võiks olla omaette perekonnaga, ent kas see ka nii on jääb hetkel lahtiseks. Selgust või pigem kindlust uue perekonna moodustamise osas annaks suuremal hulgal Aafrikast pärit loomade analüüsi lisamine. Et Aafrika ja Palearktise liigid võiksid kuuluda eraldi perekondadesse, näitavad Viidalepa (2011) hinnangul ka Janse (1932-35) illustreeritud isaste liblikate genitaalarmatuurid.



**Joonis 3.** *Scotopteryx cryptocycla*, isase genitaalid (aedeagus eemaldatud).

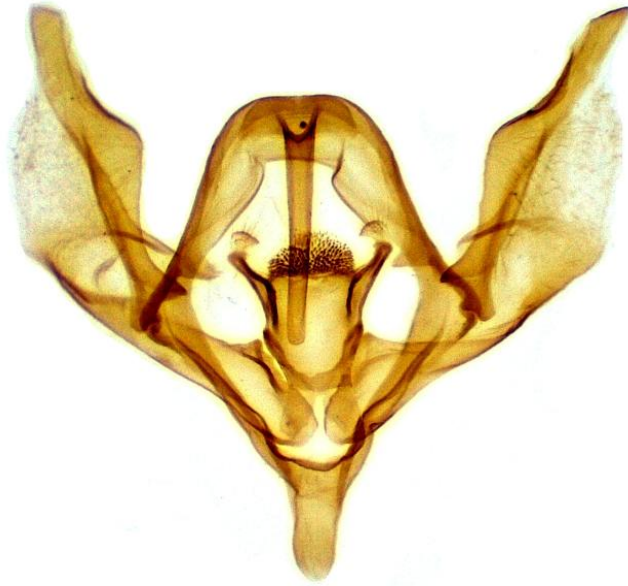


**Joonis 4.** *Scotopteryx mucronata* (Scopoli, 1763), isase genitaalid (aedeagus eemaldatud).

Kolmas analüüsi võetud Aafrika liik perekonnast *Scotopteryx*, *S. deversa*, ei kuulu aga kindlasti triibusesse *Scotopterygini* (Joonis 1). Fülogeneetilisel analüüsil paigutus see liik *Epirrhoe tristata* (Linnaeus, 1758) sõsarliigiks, kusjuures selle klaadi lähimaks sugulaseks oli *Catarhoe cuculata* (Hufnagel, 1767) (joonis 1). *S. deversa* kuuluvust *Catarhoe* Herbulot, 1951 ja *Epirrhoe* Hübner, 1825 sugulaste hulka toetab ka genitaalide sarnasus: tal esineb selge, paljudest väikestest ogadest koosnev *calcar* (Joonis 5), mis on iseloomulik triibusele *Xanthorhoini* (Joonis 6), samuti on vinkulum ja tegumen kokku kasvanud. Need tunnused puuduvad triibusel *Scotopterygini* (Joonis 3; Joonis 4; vt. ka Viidalepp, 2011). Liigi *deversa* perekondlik kuuluvus on aga hetkel segane. Käesoleva magistritöö raames tehtud analüüsis paigutus ta *Epirrhoe tristata* kõrvalliigiks, ent samas tuleb arvestada, et kaugelt suurem osa triibuse *Xanthorhoini* rohkem kui 20 perekonnast (Hausmann & Viidalepp, 2012) polnud analüüsi võetud. Parema ülevaate saamiseks "*S. deversa*" perekondliku asetuse osas annaks suuremal arvul triibusesse *Xanthorhoni* kuuluvate perekondade analüüsimine molekulaasete meetoditega. Lisaks pole ka triibuse *Xanthorhoini* taksonoomiline ulatus päris selge: molekulaarsel analüüsil paigutusid *Cataclysmes shirniensis* Ebert, 1965 ning *Phibalapteryx virgata* (Hufnagel, 1767) (*Cataclysmiini*) *Epirrhoe*+*Catarhoe*+*S. deversa*" klaadi sõsarrühmaks. Seetõttu on *Xanthorhoini* tänapäevases

tähenduses joonisel 1 parafüleetiline. Triibuse *Xanthorhoini* klassifikatsiooni ja piiritlemisega seotud küsimuste lahendamine ei ole aga käesoleva magistr töö eesmärgiks, mistõttu seda siinkohal põhjalikumalt ei käsitleta.

Ka suurima tõepära meetod näitas, et *Scotopterygini* on kindlasti omaette triibus ning et *Xanthorhoini* on parafüleetiline takson. Samuti paigutus *Scotopteryx deversa* ka selle analüüsimeetodiga *Epirrhoe tristata* kõrvale.



**Joonis 5.** "*Scotopteryx*" *deversa*, isase genitaalid (aedeagus eemaldatud).



**Joonis 6.** *Catarhoe putridaria* (Herrich-Schäffer 1852), isase genitaalid (aedeagus eemaldatud).

## Kokkuvõte

Kirivaksiklased (*Larentiinae*) on väga liigirikka rühmana, kuhu kuulub 412 perekonda ja üle 6200 kirjeldatud liigi levinud kõigil mandritel. Morfoloogiliste ja DNA analüüside põhjal on selgeks saanud, et tegemist on väga ammu, vähemalt 35 miljonit aastat tagasi teistest vaksiklastest lahknenu alamsugukonnaga.

Fülogeneesipuu moodustamiseks üritati sekveneerida iga liigi kohta vähemalt kümme markerit, mida analüüsiti programmidega BEAST ja RAxML.

Antud magistritöö tulemustest selgub, et triibus *Larentiini* ei ole praeguse käsitluse järgi kindlasti monofüleetiline. Sarnaselt Viidalepa (2011) tööle moodustab perekond *Scotopteryx* teistest triibusse *Xanthorhoini* (va. *S. deversa*) kuuluvatest liikidest eraldi klaadi ning see tõttu tuleks käsitleda kui eraldi triibust (*Scotopterygini*). Osa Aafrika liike perekonnast *Scotopteryx* kuulub samuti triibusse *Scotopterygini* kuid on Palearktise liikidele sõsarrühmaks. *Scotopteryx deversa* paiknemine triibusse *Xanthorhoini* tundub genitaalide sarnasuste tõttu teiste *Xanthorhoini* liikidega mõneti ootuspärane.

## Summary

### **On the systematics of the tribes Larentiini and Scotopterygini (Lepidoptera: Geometridae: Larentiinae)**

Geometrid moths from the subfamily Larentiinae are distributed all over the world. This subfamily comprises roughly 6200 described species which have been divided between 412 genera. By morphological and phylogenetic analyzes it has become clear that Larentiinae diverged from other subfamilies at least 35 million years ago.

To form a successful phylogenetic tree we tried to sequence at least ten markers for each species, these sequences were analyzed by the programs BEAST and RAxML.

Thesis results demonstrate that the tribe Larentiini is not monophyletic by the current approach. Similarly with an article done by Viidalep in 2011, family *Scotopteryx* forms a separate clade from other families that belong to tribe Xanthorhoini (excl. *S. deversa*) and by these results should be considered as a separate tribe (Scotopterygini). Some African species from the genus *Scotopteryx* belong also to tribe Scotopterygini but form a sister clade to all Palearctic species. *Scotopteryx deversa*'s position in the tribe Xanthorhoini seems to be expected and is supported by some similarities in genitalia with other species belonging to the tribe.

## **Tänuavaldus**

Väga hea juhendamise eest tänan oma juhendajat Erki Õunapit. Õpetlike kommentaaride ja soovitude eest Jaan Viidaleppa ja Rasmus Puuseppa ning neid kes on aidanud kaasa mingilgi moel antud töö valmimisele - Urmas Saarma, Peeter Anijalg. Samuti sooviks tänada inimesi, kes on lahkelt oma loomi DNA eraldamiseks ja muut moodi lõhkumiseks kasutada andnud: Toomas Tammaru, Aleksander Pototski, Imre Taal, Aare Lindt, Axel Hausmann, Antoine Lévêque jne.

## Kirjanduse loetelu

- Abraham D., Ryrholm N., Wittzell H., Holloway J.D., Scoble M.J., Lofstedt C. (2001): Molecular phylogeny of the subfamilies in geometridae (Geometroidea : Lepidoptera). *Molecular Phylogenetics and Evolution* **20**: 65-77.
- Belshaw R., Quicke D.L.J. (1997): A molecular phylogeny of the Aphidiinae (Hymenoptera: Braconidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* **7**: 281–293.
- Bergsten J. (2005): A review of long-branch attraction. *Cladistics* **21**, 163-193.
- Brower A.V.Z., DeSalle R. (1998): Patterns of mitochondrial versus nuclear DNA sequence divergence among nymphalid butterflies: the utility of *wingless* as a source of characters for phylogenetic inference. *Insect Molecular Biology* **7**: 73–82.
- Choi S.-W. (2006a): Cladistic analysis of the tribe Xanthorhoini in the Holarctic region (Lepidoptera, Geometridae). Lk. 201-202. In: Hausmann, A., McQuillan, P. (toim.) Proceedings of the Forum Herbulot 2006. Integration of molecular, ecological and morphological data: Recent progress towards the higher classification of the Geometridae (Hobart, 19-20 January 2006). *Spixiana* **29**: 199-216.
- Choi S.-W. (2006b): Taxonomic revision of the genera Pareulype Herbulot and Pelurga Huebner (Lepidoptera, Geometridae) in Korea. *Integrative Biosciences* **10**: 103-108.
- Choi S.-W., Stuning D. (2011): Revision of the genus Paraplaneta Warren, 1895 (Lepidoptera: Geometridae, Larentiinae) from Southeast Asia. *Zootaxa*, 29-44.
- Davis R.B., Pienaar J., Õunap E., Tammaru T., Javoš J. (2012) Disentangling determinants of egg size in the Geometridae (Lepidoptera) using an advanced phylogenetic comparative method. *Journal of Evolutionary Biology*, 25: 210-219.
- Davis R.B., Õunap E., Javoš J., Gerhold P., Tammaru T. (2013) Degree of specialization is related to body size in herbivorous insects: a phylogenetic confirmation. *Evolution*, **67**: 583-589.
- Drummond A.J., Suchard M.A., Xie D., Rambaut A. (2012): Bayesian phylogenetics with BEAUti and the BEAST 1.7. *Mol Biol Evol* **29**: 1969–1973.
- Forbes W.T.M. (1917): The genera of Hydrimeninae of the United States (Lep.). *Journal of the New York Entomological Society*, **25**: 44–67.
- Forbes W.T.M. (1948): Lepidoptera of New York and neighboring states, 2. *Memoirs Cornell University Agriculture Experimental Station*, **274**: 1–263.
- Guenée A. (1857a): In Boisduval M.M. & M.A. Guenée. *Histoire naturelle des insectes (Lepidoptera), Species Général des Lépidoptères*. Tom. IX. Uranides et Phalenites I. – Paris.

- Guenée A. (1857b): In Boisduval M.M. & M.A. Guenée. *Histoire naturelle des insectes (Lepidoptera), Species Général des Lépidoptères*. Tom. X. Uranides et Phalenites II. – Paris.
- Hall T. A. (1999): BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. *Nucleic Acids Symposium Series*, **41**: 95–98.
- Hausmann A. (2001): The geometrid moths of Europe. Volume 1. Introduction, Archiarinae, Orthostixinae, Desmobathrinae, Alsophilinae, Geometrinae: Apollo Books. 282 lk.
- Hausmann A., Viidalepp, J. (2012): The Geometrid Moths of Europe, Vol. 3, (Apollo Books).
- Hedtke S. M., Townsend T. M., Hillis D. M. (2006): Resolution of phylogenetic conflict in large data sets by increased taxon sampling. *Systematic Biology* **55**: 522-529.
- Heppner J.B. (2003): Tribal classification of the Lepidoptera. *Lepidoptera News 2003*: 1-22.
- Herbulot C. (1962): Mise a jour de la liste des Geometridae de France. *Alexanor* **2**: 117-124.
- Hodges R.W. (1983): Check list of the Lepidoptera of America north of Mexico: including Greenland, (E. W. Classey).
- Holloway J.D. (1997): The moths of Borneo: family Geometridae, subfamilies Sterrhinae and Larentiinae. *Malayan Nature Journal* **51**: 1-242.
- Hulst G.D. (1896): A classification of the Geometrina of North America, with descriptions of new genera and species. *Transactions of the American Entomological Society* **23**: 245-386.
- Janse A.J.T. (1932-1935): *The moths of South Africa 2. Geometridae*. Durban, 418 lk.
- Katoh, Standley (2013): MAFFT multiple sequence alignment software version 7: improvements in performance and usability. (Outlines version 7) (*Molecular Biology and Evolution* **30**:772-780)
- Larsen N. (1992): Higher order interactions in 23S rRNA. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **89**: 5044–5048.
- Leraut P.J.A. (1997): Liste systématique et synonymique des Lépidoptères de France, Belgique et Corse, 2nd edn. – Suppl. a *Alexanor*, Paris- Wetteren, 526 lk.
- McGuffin W. C. (1958): Larvae of the Nearctic Larentiinae (Lepidoptera: Geometridae). *Memoirs of the Entomological Society of Canada*, **90**: 5-104.
- McQuillan P.B., Edwards E.D. (1996): Geometridae. In: *Checklist of the Lepidoptera of Australia. Monographs on Australian Lepidoptera*, Vol. 4 (eds ES Nielsen, ED Edwards & TV Rangsi) CSIRO, Melbourne lk. 200–228.
- Meyrick E. (1892): On the classification of the Geometrina of the European fauna. *Transactions of the Entomological Society of London for the year 1892*: 53-140.

- Minet J. & Scoble M. J. (1999): 17. The Drepanoid/Geometroid assemblage. (lk. 301-320). In: Kristensen, N. P. (toim.) *Handbook of Zoology. Volume IV. Arthropoda: Insecta. Part 35. Lepidoptera, Moths and Butterflies. Volume 1: Evolution, Systematics and Biogeography.* Walter de Gruyter. Berlin. 491 lk.
- Mironov V. (2003): Larentiinae II (Perizomini and Eupitheciini). In: Hausmann A, editor. *The Geometrid Moths of Europe 4.* Apollo Books, Stenstrup. lk. 1–463.
- Monteiro A., Pierce N.E. (2001): Phylogeny of *Bicyclus* (Lepidoptera: Nymphalidae) inferred from COI, COII, and EF-1 $\alpha$  gene sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **18**: 264–281.
- Mutanen M., Wahlberg N., Kaila L. (2010): Comprehensive gene and taxon coverage elucidates radiation patterns in moths and butterflies. *Proceedings of the Royal Society B*, **277**: 2839–2848.
- Pierce F.N. (1914): *The Genitalia of the Group Geometridae of the Lepidoptera of the British Islands.* – E. W. Classey Ltd. Faringdon, U.K. 88 lk. + 48 tahvliit
- Prout L.B. (1912-16): Die spannerartigen Nachtfalter. In: Seitz, A. (ed.): *Die Gross-Schmetterlinge der Erde, vol. 4.* – Verlag A. Kernen, Stuttgart. 479 lk. + 25 tahvliit
- Prout L.B. (1920-41): Die Indoaustralischen Spanner. In: Seitz, A. (ed.): *Die Gross-Schmetterlinge der Erde, vol. 12.* – Verlag A. Kernen, Stuttgart. 356 lk.
- Prout L.B. (1929-35): Die Afrikanischen Spanner. In: Seitz, A. (ed.): *Die Gross-Schmetterlinge der Erde, vol. 16.* – Verlag A. Kernen, Stuttgart. 152 lk.
- Regier J.C. ja 19 autorit. (2009): Toward reconstructing the evolution of advanced moths and butterflies (Lepidoptera: Ditrysia): an initial molecular study. *Bmc Evolutionary Biology* **9**: 280.
- Regier J.C. ja 15 autorit. (2013): A Large-Scale, Higher-Level, Molecular Phylogenetic Study of the Insect Order Lepidoptera (Moths and Butterflies). *PLoS One* 8(3): e58568. doi:10.1371/journal.pone.0058568.
- Sihvonen P., Kaila L. (2004): Phylogeny and tribal classification of Sterrhinae with emphasis on delimiting Scopulini (Lepidoptera : Geometridae). *Systematic Entomology* **29**: 324-358.
- Sihvonen P., Mutanen M., Kaila L., Brehm G., Hausmann A., et al. (2011): Comprehensive molecular sampling yields a robust phylogeny for geometrid moths (Lepidoptera: Geometridae). *Public Library of Science ONE* 6(6): e20356.

- 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**: 241–252.
- Stamatakis A., Hoover P., Rougemont J. (2008): A Rapid Bootstrap Algorithm for the RAxML Web-Servers. *Systematic Biology*, **75**(5): 758-771
- Staudinger O., Rebel H. (1901): *Katalog der Lepidopteren des palaearktischen Faunengebietes* 1. – Verlag Friedländer & Sohn, Berlin. 411 lk.
- Strutzenberger P., Brehm G., Bodner F., Fiedler K. (2010): Molecular phylogeny of *Eois* (Lepidoptera, Geometridae): evolution of wing patterns and host plant use in a species rich group of Neotropical moths. *Zoologica Scripta* **39**: 603–620.
- Viidalepp J. (1977): Spisok pjadenits (Lepidoptera, Geometridae) fauny SSSR. II. Entomologitsheskoje Obozrenie, **56**(4): 564 - 576.
- Viidalepp J. (1996): *Checklist of the Geometridae (Lepidoptera) of the former U.S.S.R.* Apollo Books. Stenstrup. 109 lk.
- Viidalepp J., Remm H. (1996): *Eesti liblikate määraja*. Tallinn. 442 lk.
- Viidalepp J. (2006): Cladistic analysis of the subfamily Larentiinae. Lk. 202-203. In: Hausmann, A., McQuillan, P. (toim.) Proceedings of the Forum Herbulot 2006. Integration of molecular, ecological and morphological data: Recent progress towards the higher classification of the Geometridae (Hobart, 19-20 January 2006). *Spixiana* **29**: 199-216.
- Viidalepp J. (2011): A morphological review of tribes in Larentiinae (Lepidoptera: Geometridae). *Zootaxa*, 1-44.
- Vives Moreno A. (1994): *Catalogo sistematico y sinonimico de los lepidopteros de la Peninsula Iberica y Baleares (Insecta: Lepidoptera) (segunda parte)*, (Secretaria General Tecnica, Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentacion).
- Wahlberg N., Snäll N., Viidalepp J., Ruohomäki K., Tammaru T. (2010): The evolution of female flightlessness among Ennominae of the Holarctic forest zone (Lepidoptera, Geometridae). *Mol. Phylogenet. Evol.* **55**: 929–938.
- Warren W. (1893): On new Genera and Species of Moths of the Family Geometridae from India, in the Collection of H. J. Elves. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 1893, 341–434.
- Õunap E., Viidalepp J., Saarma U. (2008): Systematic position of Lythriini revised: transferred from Larentiinae to Sterrhinae (Lepidoptera, Geometridae). *Zool. Scr.* **37**: 405–413.

- 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. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **44**: 711-723.
- Young C. J. (2006): 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.
- Xue D., Zhu H. (1999): *Lepidoptera Geometridae Larentiinae*. Fauna Sinica, Insecta 15, Science Press. Beijing, 1090 lk., 25 ill.
- Xue D., Scoble M.J. (2002): A review of the genera associated with the tribe Asthenini (Lepidoptera: Geometridae: Larentiinae). *Bulletin of the Natural History Museum Entomology Series* **71**: 77-133.

### **Viiteid internetiallikatele**

- Forum Herbulot (2003): The Forum Herbulot world list of family group names in Geometridae, <http://www.herbulot.de> [vaadatud 1..05.2013]
- Hausmann A., Mironov V., Viidalepp J. (2011): Fauna Europaea: Geometridae. In Karsholt, O. & van Nieukerken, E. J. (toim.) (2011) Fauna Europaea: Lepidoptera, Moths. Fauna Europaea version 2.5, <http://www.faunaeur.org> [vaadatud 05.05.2013].
- Karsholt O., van Nieukerken E. J. (toim.) (2013): Lepidoptera, Moths. Fauna Europaea version 2.6.1, <http://faunaeur.org> [vaadatud 24.05.2013].
- Scoble M.J., Hausmann A. (2007): Online list of valid and available names of the Geometridae of the World, [http://www.lepbarcoding.org/geometridae/species\\_checklists.php](http://www.lepbarcoding.org/geometridae/species_checklists.php) [vaadatud 10.04.2013]
- <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/>

## **Lihtlitsents lõputöö reprodutseerimiseks ja lõputöö üldsusele kättesaadavaks tegemiseks**

Mina, Andro Truuverk

(sünnikuupäev: 23.01.1986)

1. annan Tartu Ülikoolile tasuta loa (lihtlitsentsi) enda loodud teose:

Triibuste *Larentiini* ja *Scotopterygini* süstemaatikast (*Lepidoptera: Geometridae: Larentiinae*), mille juhendaja on Erki Õunap.

- 1.1.reprodutseerimiseks säilitamise ja üldsusele kättesaadavaks tegemise eesmärgil, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace-is lisamise eesmärgil kuni autoriõiguse kehtivuse tähtaja lõppemiseni;
- 1.2.üldsusele kättesaadavaks tegemiseks Tartu Ülikooli veebikeskkonna kaudu, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace'i kaudu kuni autoriõiguse kehtivuse tähtaja lõppemiseni.

2. olen teadlik, et punktis 1 nimetatud õigused jäävad alles ka autorile.

3. kinnitan, et lihtlitsentsi andmisega ei rikuta teiste isikute intellektuaalomandi ega isikuandmete kaitse seadusest tulenevaid õigusi.

Tartus, 27.05.2013