

УДК 595.789 : 591.464

**МУСКУЛАТУРА ГЕНИТАЛИЙ САМЦОВ ОРИЕНТАЛЬНЫХ  
ВИДОВ СЕМ. LYCAENIDAE (LEPIDOPTERA). ТРИБЫ  
LYCAENESTHINI И POLYOMMATINI**

© 2019 г. А. А. Стекольников, \* А. И. Корзеев\*\*

Санкт-Петербургский государственный университет  
Университетская наб., 7/9, С.-Петербург, 199034 Россия  
\*e-mail: an.stekolnikov@gmail.com, \*\*korzeev@gmail.com

Поступила в редакцию 25.04.2018 г.

После доработки 20.01.2019 г.

Принята к публикации 1.03.2019 г.

Впервые описана мускулатура гениталий самцов 5 ориентальных представителей 2 триб подсем. Polyommatinae: Lycaenesthini (*Anthene emolus* Godart, 1824 и *A. seltuttus* (Röber, 1886)) и Polyommadini (*Una usta* (Distant, 1886), *Pithecopus dionisius* (Boisduval, 1832) и *Catopyrops rita* Grose-Smith, 1895). Найден аутопоморфии в строении скелетно-мышечной системы гениталий самцов как для Lycaenesthini (винкуло-ункусное положение депрессоров ункуса и расщепление протракторов эдеагуса), так и для Polyommadini (расщепление ретракторов эдеагуса с перемещением места прикрепления одного из них на латеральные доли тегумена). Выяснено, что последний признак, описанный ранее для подтрибы Polyommadina, появляется в самом основании филогенетического ствола трибы Polyommadini. Описана предполагаемая синапоморфия Lycaenesthini и Polyommadini – наличие окологонального кольца эдеагуса. По сравнению с Polyommadini некоторые признаки мускулатуры гениталий самцов Lycaenesthini обладают плезиоморфными чертами и соответствуют исходному состоянию всей филогенетической ветви Polyommatinae. Новые морфологические сведения о топографии мускулатуры ориентальных Polyommatinae не противоречат имеющимся в литературе молекулярно-генетическим данным о филогении этого подсемейства.

*Ключевые слова:* филогенез, морфология, мускулатура, гениталии самцов, синапоморфии, исходный план строения, Lycaenesthini, Polyommadini.

DOI: 10.1134/S0367144519020084

Мускулатура гениталий самцов сем. Lycaenidae исследована преимущественно у эволюционно продвинутых палеарктических таксонов, таких как подсемейства Theclinae, Lycaeninae и, наиболее подробно, Polyommatinae (Кузнецов, Стекольников, 1998, 2001; Стекольников, Кузнецов, 2005; Стекольников, 2010; Стекольников и др., 2013). Каких-либо сведений о мускулатуре гениталий более древних представителей семейства, за исключением подсемейств Curetinae и Riodininae (Stekolnikov, Korzeev, 2017), нет. Отсутствие данных о мускулатуре гениталий анцестральных видов Lycaenidae, обитающих преимущественно в тропическом поясе Старого Света, не позволяет достоверно представить эволюционные преобразования структуры и функций генита-

лий у этой группы. В статье рассматривается скелетно-мышечная система гениталий самцов 5 видов из 4 родов подсем. Polyommatinae фауны Юго-Восточной Азии. По данным молекулярно-генетического анализа (Vila et al., 2011; Stradomsky, 2016), роды *Anthene* Doubleday, 1847, *Pithecopis* Horsfield, 1828 и *Una* de Nicéville, 1890 занимают базальное положение на кладограмме, в то время как *Catopyrops* Тохореус занимает более продвинутое положение (Vila et al., 2011).

Широко распространенное подсем. Polyommatinae, судя по морфологии палеарктических видов, характеризуется двумя уникальными апоморфиями в строении генитальной мускулатуры самцов (Кузнецов, Стекольников, 1998; Стекольников, 2010; Стекольников и др., 2013). Это – расщепление интравальварных мышц *m5(7)* в подтрибе Polyommatina и расщепление фаллических мышц *m7(6)* на 2 пары, при котором место отхождения новой пары мышц переместилось далеко на дорсальную сторону аннулуса. В результате новые мышцы подходят к межзональной области эдеагуса не снизу, а сбоку. Ожидается, что изучение мускулатуры широкого круга тропических голубянок поможет установить происхождение и дальнейшую эволюцию этих уникальных изменений мускулатуры и, в конечном счете, даст дополнительное представление о филогенезе подсем. Polyommatinae.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Мускулатура гениталий самцов была исследована у бабочек, собранных А. И. Корзеевым в Индонезии во время экспедиции, осуществленной при финансовой поддержке Санкт-Петербургского государственного университета в 2012 г., а также собранных по нашей просьбе А. Л. Монастырским во Вьетнаме. Бабочки были зафиксированы в 70%-ном этаноле непосредственно в природе. Структуру скелета и расположение мышц исследовали на временных препаратах путем рассечения гениталий с помощью ножниц-пинцета и скальпеля. В качестве фиксатора для препаратов использовали глицерин либо 70%-ный этанол. Окрашивание скелетно-мышечных препаратов проводили водным раствором эозина или красителем Evans Blue. Изучение скелетно-мышечных препаратов производилось с привлечением совмещенного с фотоаппаратом Nikon D700 бинокулярного микроскопа NIKON SMZ-1500, позволяющим оцифровывать изображения морфологических и анатомических структур.

Номенклатура мышц принята по статье В. И. Кузнецова с соавт. (Kuznetsov et al., 2004).

#### СПИСОК ИССЛЕДОВАННЫХ ВИДОВ

*Anthene emolus* Godart, 1824. Вьетнам, провинция Дак Лак (Dac Lac Province).

*A. seltuttus* (Röber, 1886). Индонезия: о. Новая Гвинея (New Guinea Island, Indonesia).

*Pithecopis dionisius* (Boisduval, 1832). Индонезия: о. Новая Гвинея (New Guinea Island, Indonesia).

*Una usta* (Distant, 1886). Южный Вьетнам, национальный парк Нам Кат Тиен (Nam Cat Tien National Park).

*Catopyrops rita* Grose-Smith, 1895. Индонезия: о. Ломбок (Lombok Island, Indonesia).

#### РЕЗУЛЬТАТЫ

##### Триба LYCAENESTHINI

***Anthene emolus*** (Godart, 1824), ***A. seltuttus*** (Röber, 1886).

Скелет и мускулатура гениталий обоих исследованных видов, *A. seltuttus* и *A. emolus*, незначительно различаются отдельными деталями строения. Морфологическое сходство этих видов позволяет дать общее описание их строения.

Скелет гениталий самца. Прегенитальный сегмент VIII типичного для *Lucanidae* строения: он включает слабо склеротизованный пластинчатый тергит и редуцированный треугольный стернит.

Тергальная и стерральная области 9-го сегмента слиты в единое кольцо – *аннулус*, расположенное под острым углом к продольной оси брюшка (рис. 1). Его вентральная часть по сравнению с дорсальной областью более глубоко погружена внутрь брюшка.

*Тегумен*, представляющий дорсальную область аннулуса, пластинчатый, поперечный и слабо расширен латерально (рис. 2), слит с парным пластинчатым унксом.

*Ункс* имеет вид двух треугольных лопастей, соединенных между собой в основании узким перешейком (рис. 1). От краев лопастей ункуса латеральнее их оснований отходят серповидные *субункусы* (рис. 1, 2).

*Винкулум* формируется вентральной и латеральными частями аннулуса (рис. 1). Латерально он имеет вид узких ветвей, слегка расширенных дорсально. На вентральной стороне винкулула имеется полый выступ (*саккус*), направленный краниально.

*Вальвы* (рис. 3) компактные, с выпуклыми и прочно склеротизованными латеральными стенками. Нижние края вальв сближены, в результате чего основания их латеральных стенок располагаются почти горизонтально. Поверхность саккулов прочно склеротизована и переходит каудально у *A. emolus* в не менее жестко склеротизованные прямоугольные пластинчатые выступы, расположенные дистально. Мощная склеротизация этих выступов, снабженных крупными зубцами, указывает на основную их функцию по фиксации самки при копуляции. Медиальная стенка вальв слабо склеротизована и переходит в сочленовную мембрану. В отличие от грубоволнистых краев вальв *A. emolus* у *A. seltuttus* вальвы с ровным вентральным краем и с несколько менее развитой склеротизацией их дистальной части (рис. 4). Рисунки вальв этих видов были приведены в ревизии рода *Anthene* (Tite, 1966).

*Юкста* треугольной формы (рис. 5). По сравнению с *A. emolus* в гениталиях *A. seltuttus* ветви юксты более длинные и узкие.

*Эдеагус* (рис. 6) снабжен развитым аподемальным базальным выростом. Семяизвергательный канал (*ejaculatory duct*) проникает в эдеагус дорсально, захватывая значительную площадь. Внутренняя (субзональная) область эдеагуса в 2 раза длиннее внешней (супразональной) области. При этом в области зоны (место слияния манники с эдеагусом) формируется склеротизованное окологонимфальное кольцо (*circumzonal sclerite*).

Мускулатура гениталий самца. В генитальном аппарате выявлено 7 пар наружных генитальных мышц (рис. 1–7) – *m1*, *m4*, *m5(7)*, *m6(5)a*, *m6(5)b*, *m7(6)*, *m8(3)* – и 2 пары внутренних мышц эдеагуса (не изображены на рисунках) – продольные *m21* и поперечные *m28*. Все перечисленные мышцы, кроме *m6(5)b*, входят в основной план строения *Papilionomorpha* (Кузнецов, Стекольников, 2001).

Внутренние продольные мышцы *m21* связывают стенку базального выроста с везикой (*vesica*), стягивая ее после копуляции внутрь эдеагуса. Поперечные мышцы *m28* расположены внутри основания *bulbus seminalis*, охватывая семяизвергательный канал. Возможно, что при сокращении поперечных мышечных волокон внутри эдеагуса возрастает давление гемолимфы, обеспечивающее выворачивание везики наружу. Поскольку оба мускула, найденные у всех *Papilionomorpha*, включая *Lucanidae*, имеют одинаковое расположение, они не изображаются на рисунках и в последующем тексте не упоминаются.

*m1* – депрессоры ункуса (рис. 2, 7). Мышцы отходят от вентральной области винкулула латеральнее саккуса и идут вдоль винкулула, прикрепляясь к дорсальной стенке ункуса. При сокращении мышцы опускают ункс вместе с субункусами.

*Вальварные мышцы*. С вальвами связаны 3 пары мышц: *m4*, *m5(7)* и *m8(3)*.

*m4* – предположительно леваторы вальв (рис. 3, 4, 7). Мышцы начинаются в латеральной области винкулула от его переднего края и внедряются внутрь вальв, где прикрепляются к участку

плотной мембраны в середине медиальной стенки вальвы. При сокращении мышечных волокон, видимо, происходит подтягивание вальв кверху к краю винкулума. У большинства чешуекрылых эти мышцы выполняют функцию аддукторов вальв.

*m8(3)* – мышцы с неясной функцией, гомологичные абдукторам вальв многих других чешуекрылых (рис. 3–5, 7). Эти треугольные мышцы идут от проксимального угла саккулусов к латеральным краям юксты. По сравнению с *A. emolus* в гениталиях *A. seltuttus* ветви юксты более длинные и узкие, благодаря чему область прикрепления к ним мышц *m8(3)* заметно расширяется.

*m5(7)* – интравальварные мышцы (рис. 3–5, 7), отходят от основания саккулусов. Их мышечные волокна расходятся от места прикрепления веерообразно не только к костальному краю вальвы, но и к значительной части ее латеральной стенки. Сокращение этих объемных мышц сгибает вальвы поперечно, обеспечивая прочную фиксацию терминалий самки с помощью направленных медиально зазубренных вершин вальвы.

*Фаллические мышцы.* У *A. emolus* и *A. seltuttus* обнаружены 3 пары наружных мышц: *m6(5)a*, *m6(5)b* и *m7(6)*.

*m6(5)a* – протракторы эдеагуса (рис. 1, 2, 6, 7). Эти хорошо развитые мышцы отходят от дорсальной области аннулуса парамедиально и подходят к вершине базального выроста эдеагуса.

*m6(5)b* – вторичные мышцы, возникшие в результате продольного расщепления исходных мышц *m6(5)* (рис. 1, 6, 7). Мышцы начинаются на каудальном крае винкулума (рис. 7), располагаясь медиальнее места отхождения депрессоров ункуса (*m1*), и направляются к вершине базального выроста эдеагуса (рис. 6). Предполагается, что их сокращение обеспечивает изменение угла наклона эдеагуса в сагиттальной плоскости.

*m7(6)* – ретракторы эдеагуса (рис. 1, 6, 7). Они начинаются на саккусе, обволакивая его вершину, и заканчиваются на вентролатеральной стороне эдеагуса, где прикрепляются непарным основанием к околожональному кольцу.

### Триба POLYOMMATINI

#### ***Pithecopus dionisius*** (Boisduval, 1832).

Скелет гениталий самца. Прегенитальный сегмент VIII модифицирован. Он заострен на вершине, а его конец более прочно склеротизован по сравнению с основной частью и несет широкий пучок черных жестких щетинок. Стернит краниально раздвоен.

*Аннулус* состоит из 2 частей, различающихся по величине и конфигурации.

*Тегумен* (рис. 8) очень узкий, переходящий книзу в широкие латеральные доли. Каудально с тегуменом сочленен парный ункус.

*Ункус* (рис. 9) состоит из двух вздутых щетинистых лопастей, соединенных в основании узким перешейком. Субункусы отсутствуют. Между лопастями ункуса расположен крупный и уплощенный *анальный конус*, снабженный субанальной пластинкой лировидной формы.

*Винкулум* (рис. 8, 10) представлен прочно склеротизованной поперечной балкой (*transversal beam*), соединяющей между собой внизу латеральные доли тегумена. Саккус отсутствует.

*Вальвы* (рис. 8, 10, 11) компактные, с прочно склеротизованными и выпуклыми латеральными стенками. Дистальный конец вальвы несет 2 прочных выроста. Нижние края вальв в основании слиты, формируя межвальварную склеротизованную зону (рис. 10). В результате слияния оснований вальв нижние части латеральной стенки этих придатков вальв располагаются горизонтально. Медиальная стенка вальв мембранозная в проксимальной области, но склеротизована в дистальной части.

*Юкста* (рис. 10) в виде вытянутого узкого склерита, снабженного медиальным ребром жесткости. Дистально юкста образует вилку, охватывающую эдеагус. Базальный конец юксты также

раздвоен и слит с вальвами в области саккулусов. Из-за проксимального вальварного соединения юкста оказывается смещенной дистально.

*Эдеагус* (рис. 12) без базального выроста, семяизвергательный канал проникает в эдеагус краниально. Наружная (супразональная) область эдеагуса заострена, в то время как его внутренняя (субзональная) область оказывается более массивной и несколько вздутой проксимально. В межзональной области эдеагуса в результате склеротизации прилегающих частей анеллуса сформировано околосонональное кольцо (*circumzonal sclerite*).

**Мускулатура гениталий самца.** В генитальном аппарате выявлено 9 пар наружных мышц: *m1*, *m2(10)*, *m4*, *m5(7)*, *m6(5)*, *m7(6)a*, *m7(6)b*, *m8(3)* и *m20*. За исключением *m7(6)b*, все перечисленные мышцы входят в основной план строения *Papilionomorpha*.

*m1* – депрессоры ункуса (рис. 13). Мышцы отходят от основания широких латеральных долей тегумена к медиальным краям лопастей ункуса, прикрепляясь к ним вентролатерально.

*m2(10)* (рис. 9) – ретракторы анального конуса, отходят от тегумена к латеральным краям лировидной субанальной пластинки (10-й стернит).

*m20* (рис. 9) – производные древних стернальных продольных мышц 10-го абдоминального сегмента, отходят от основания субанальной пластинки, прикрепляясь к расширенной части ректума.

**Вальварные мышцы.** Непосредственно с вальвами связаны 3 пары мышц: *m4*, *m5(7)* и *m8(3)*.

*m4* – предположительно леваторы вальв (рис. 8, 11, 13). Мышцы начинаются на латеральных долях тегумена широким основанием и прикрепляются к костальному краю вальв.

*m8(3)* – мышцы с неясной функцией (рис. 10), отходят от основания вальв и идут к концам дистальных выростов юксты.

*m5(7)* – интравальварные мышцы, волокна которых расходятся веерообразно от места слияния юксты с вальвами (рис. 10, 11). Мышцы прикрепляются к значительной части латеральной стенки вальвы, обеспечивая при сокращении прочную фиксацию терминалий самки дистальными вальварными выростами.

**Фаллические мышцы.** Обнаружены 3 пары наружных мышц: *m6(5)*, *m7(6)a* и *m7(6)b*.

*m6(5)* – протракторы эдеагуса (рис. 8, 9, 12, 13). Мышцы отходят от дорсального края латеральных долей тегумена и идут к основанию эдеагуса.

*m7(6)a* – мышцы отходят парамедиально от винкулума к основанию эдеагуса снизу (рис. 8, 12, 13). Их сокращение предположительно обеспечивает изменение угла наклона эдеагуса в сагитальной плоскости.

*m7(6)b* – вторичные мышцы, возникшие в результате продольного расщепления исходных мышц *7(6)* (рис. 12, 13), они отходят от основания латеральных долей тегумена и подходят к околосонональному кольцу эдеагуса.

### **Una usta** (Distant 1886).

**Скелет гениталий самца.** Сегмент VIII включает слабо склеротизованный пластинчатый тергит и редуцированный треугольный стернит.

Тергальная и стернальная области 9-го сегмента формируют изогнутый, узкий *аннукус*.

*Тегумен* (рис. 14) узкий, сочленен с парным ункусом.

*Ункус* (рис. 14) в виде пары слабо склеротизованных округлых шетинистых лопастей, соединенных в основании узким перешейком. Субункусы отсутствуют.

*Винкулум* (рис. 14) узкий, вентромедиально образует обширный, направленный краниально конусовидный полый выступ (*саккус*). Стенки саккуса склеротизованы только латерально, в то

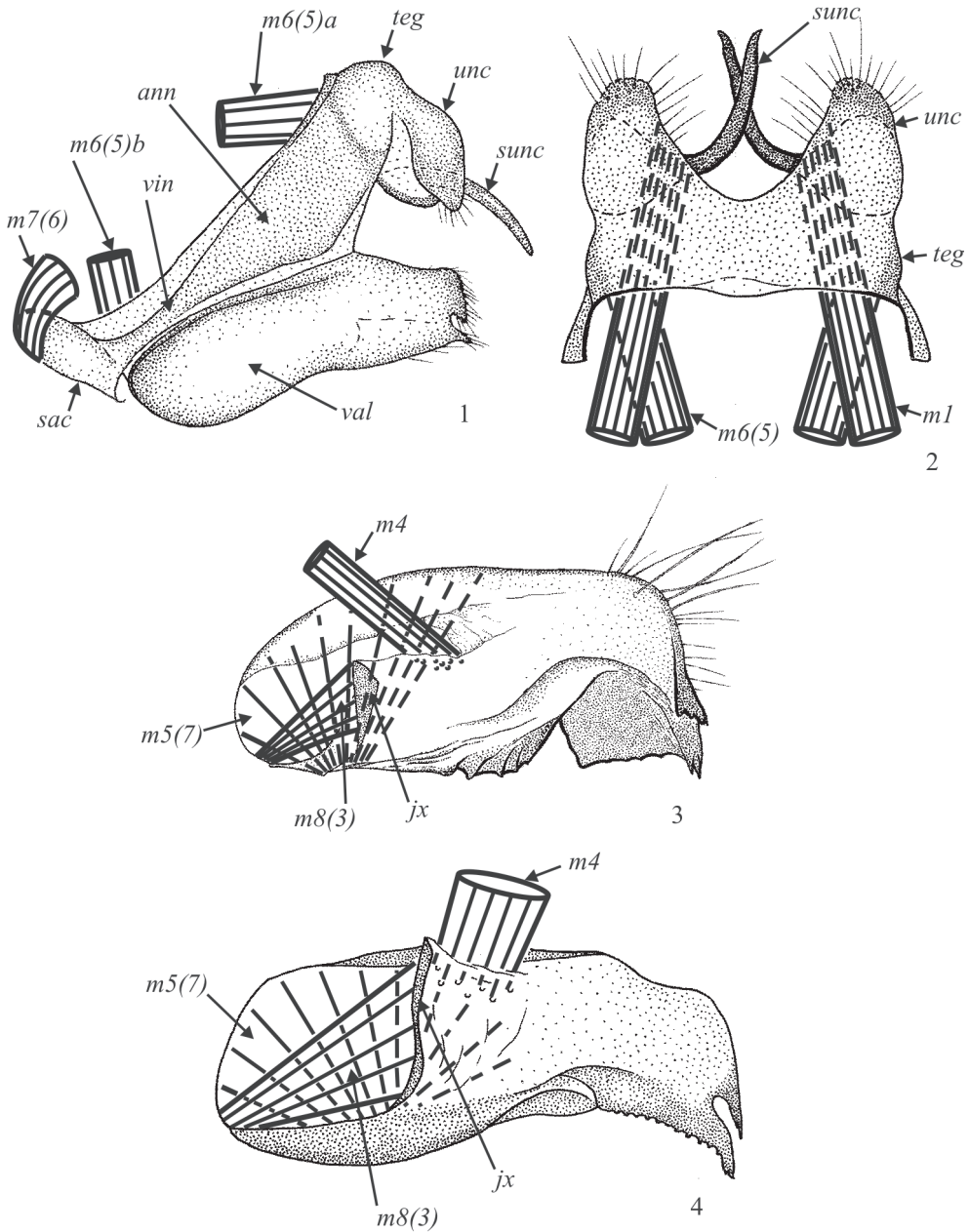


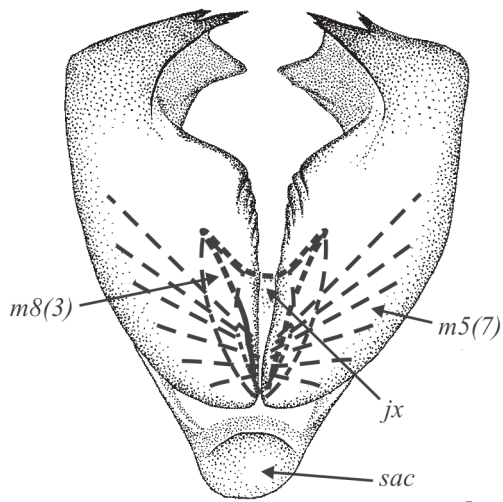
Рис. 1–4. Lycanesthinae, *Anthene* spp., гениталии самцов, скелет и мускулатура.

1 – *A. seltuttus* (Röber), вид сбоку, эдеагус не изображен; 2 – *A. emolus* Godart, тегумен, вид сверху;

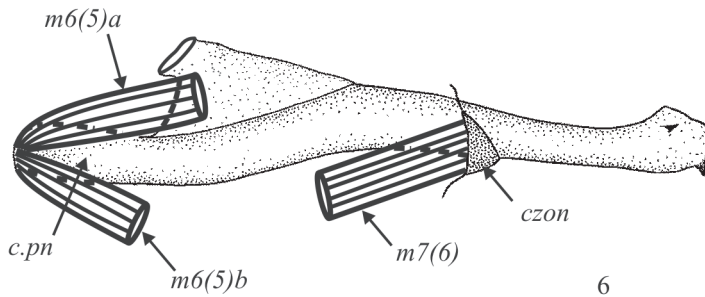
3 – *A. emolus*, вальва, медиальная сторона; 4 – *A. seltuttus*, вальва, медиальная сторона.

Обозначения на рис. 1–21. *m1*, *m2(10)*, *m4*, *m5(7)*, *m6(5)a*, *m6(5)b*, *m7(6)a*, *m7(6)b*, *m8(3)*, *m20* – мышцы. *aed* – эдеагус (aedeagus), *an. t* – анальная трубка (anal tube), *anl* – анеллус (anellus), *ann* – аннулус (annulus), *czon* – околонульное кольцо (circumzonal sclerite), *c. pn* – базальный вырост эдеагуса (coecum penis), *jx* – юкта (juxta), *lpla* – латеральные пластинки анеллуса (lateral plates of anellus), *sac* – саккус (sacculus), *san. pl* – субанальная пластинка (subanal plate), *sunc* – субункус (subuncus), *teg* – тегумен (tegumen), *unc* – ункус (uncus), *val* – вальва (valve), *vin* – винкулум (vinculum).

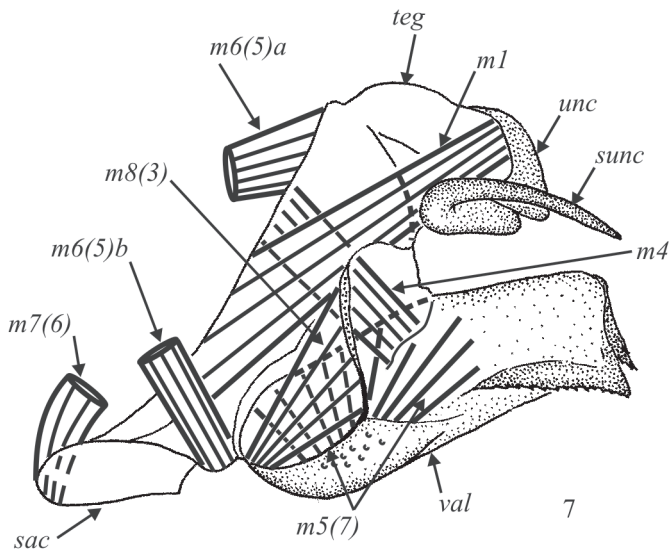




5



6



7

Рис. 5–7. Lycaenesthinae, *Anthene* spp., гениталии самцов, скелет и мускулатура.

5 – *A. emolus* Godart, вальвы и юкста, вентральная сторона; 6 – *A. seltuttus* (Röber), эдеагус, вид сбоку; 7 – *A. seltuttus*, сагиттальный срез, эдеагус не изображен.

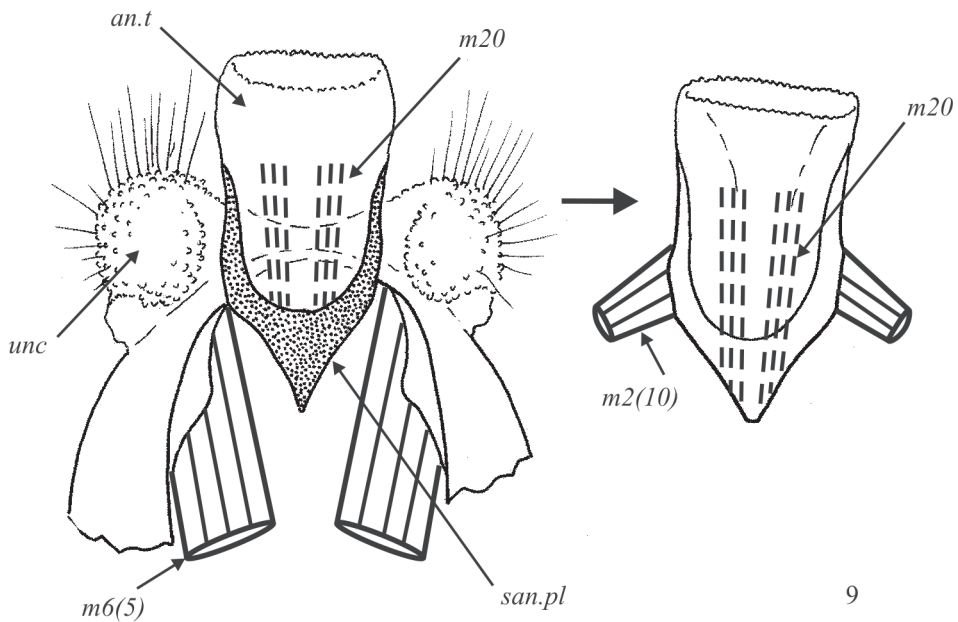
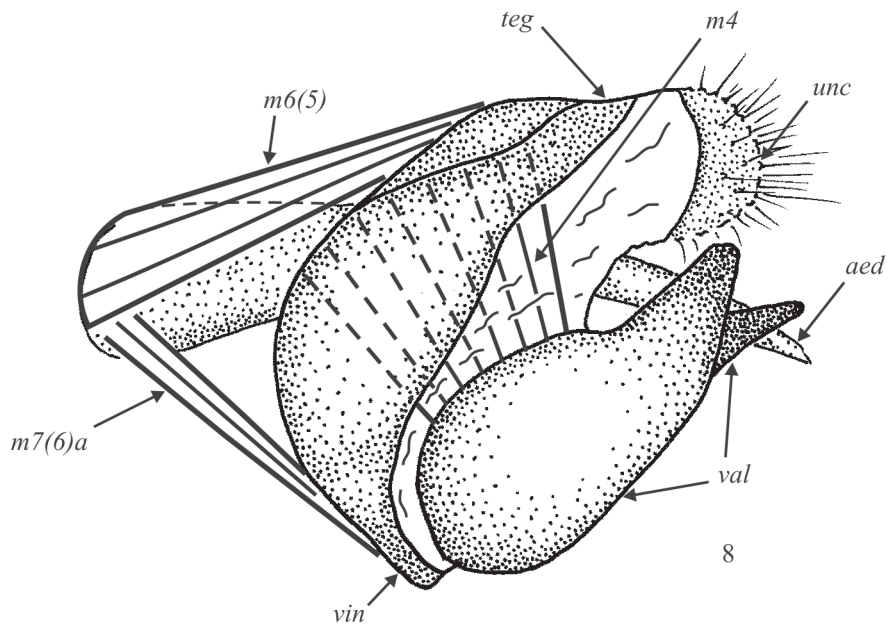


Рис. 8, 9. *Pithecopus dionisius* (Boisduval), гениталии самца, скелет и мускулатура.

8 – вид сбоку; 9 – тегумен и анальный конус, вид сверху.



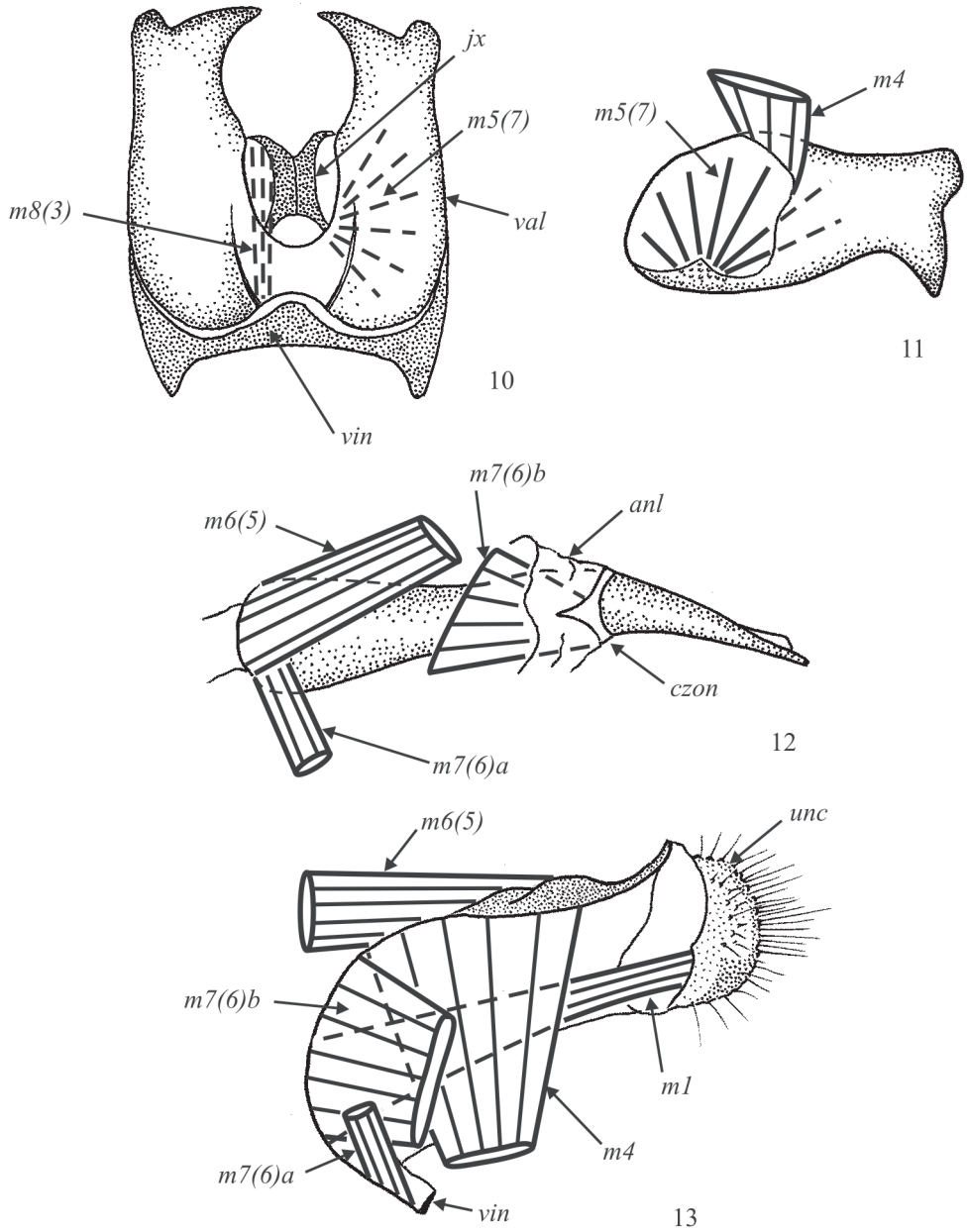


Рис. 10–13. *Pithecopus dionisius* (Boisduval), гениталии самца, скелет и мускулатура.  
 10 – вальвы и юкста, вентральная сторона; 11 – вальва, медиальная сторона; 12 – эдегус, вид сбоку;  
 13 – аннулус и ункус, сагиттальный срез.

время как его дорсальная и вентральная части мембранозные. Латеральные части винкулума на значительном протяжении сочленены с подвижными вальвами. К верхней области винкулума примыкает узкая зона слабой склеротизации диафрагмы, связанная с 2 латеральными пластинками анеллуса, расположенными по бокам от эдеагуса (рис. 15, 16).

*Вальвы* (рис. 14, 15) компактные, эллипсоидные, с прочно склеротизованными и выпуклыми латеральными стенками. Дистально вальвы уплощены и снабжены мощными крупными зубцами, фиксирующими положение брюшка самки при копуляции. Проксимальная область вальв обширная, а их медиальная стенка мембранозная.

*Юкта* (рис. 15) треугольной формы с медиальным ребром жесткости. Из-за проксимального соединения вальв юкта оказывается смещенной дистально.

*Эдеагус* (рис. 16) без базального выроста, слабо изогнут. Семяизвергательный канал проникает в эдеагус краниально.

*Мускулатура гениталий самца.* В генитальном аппарате выявлено 7 пар наружных мышц: *m1*, *m4*, *m5(7)*, *m6(5)a*, *m6(5)b*, *m7(6)* и *m8(3)*. Все найденные мышцы, кроме *m6(5)b*, относятся к основному плану строения Papilionomorpha. Мы не исключаем также присутствие у *Una usta* не обнаруженных нами ретракторов анального конуса *m2(10)*.

*m1* – депрессоры ункуса (см. рис. 14), отходят от верхней области аннулуса к вентролатеральным краям лопастей ункуса.

*Вальварные мышцы.* Непосредственно с вальвами связаны 3 пары мышц: *m4*, *m5(7)* и *m8(3)*.

*m4* – мышцы с неясной функцией, возможно, – леваторы вальв (рис. 14, 15). Они начинаются на аннулусе латерально и прикрепляются к дистальной части сочленовного края вальв.

*m8(3)* – мышцы с неясной функцией (рис. 14, 15). Отходят от основания вальв к латеральным пластинкам анеллуса.

*m5(7)* – интравальварные мышцы (рис. 15). Эти объемные мускулы отходят веерообразно от треугольной юксты, прикрепляясь к значительной части латеральной стенки вальв. Сокращение этих мышц обеспечивает прочную фиксацию терминалий брюшка самки зазубренными вальвами.

*Фаллические мышцы.* Обнаружены 3 пары наружных мышц: *m6(5)a*, *m6(5)b* и *m7(6)* (рис. 14, 16).

*m6(5)a* – протракторы эдеагуса, начинаются на каудальном крае винкулума напротив места отхождения депрессоров ункуса (*m1*) и направляются к основанию эдеагуса.

*m6(5)b* – вторичные мышцы с неясной функцией, возникшие в результате продольного расщепления исходных протракторов эдеагуса *m6(5)*. Эти хорошо развитые мышцы отходят от вентральной области аннулуса недалеко от саккуса и подходят к основанию эдеагуса. Их сокращение предположительно обеспечивает изменение угла наклона эдеагуса в сагиттальной плоскости.

*m7(6)* – ретракторы эдеагуса. Они начинаются на вершине саккуса и заканчиваются на латеродорсальной стороне эдеагуса.

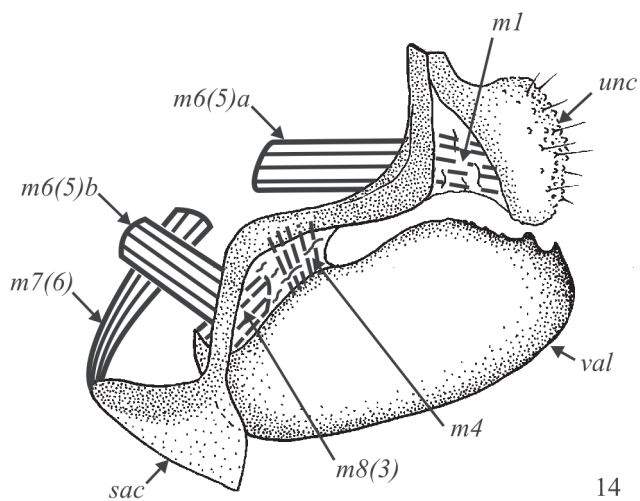
### **Catopyrops rita** Grose-Smith, 1895.

*Скелет гениталий самца.* Сегмент VIII включает слабо склеротизированный пластичатый тергит и редуцированный треугольный стернит.

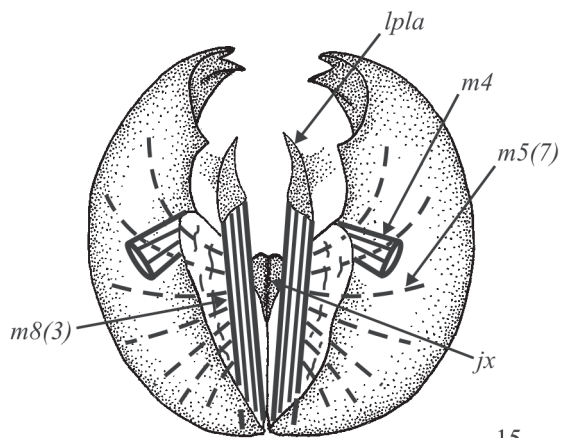
Аннулус состоит из 2 неравных по величине и различающихся по конфигурации частей.

*Тегумен* (рис. 17, 18) узкий, переходящий в широкие латеральные доли. Каудально с тегуменом слит парный ункус.

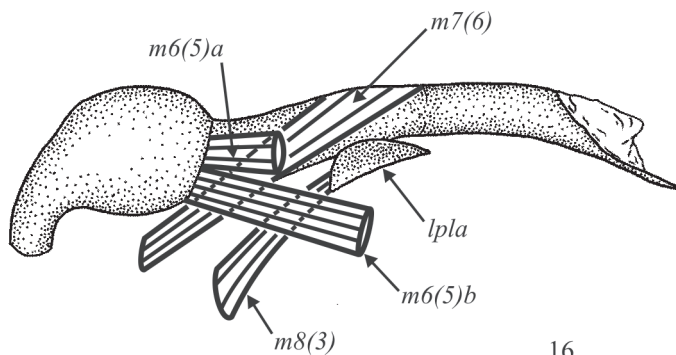
*Ункус* (рис. 17, 18) состоит из двух сравнительно крупных щетинистых лопастей, соединенных в основании узким перешейком. С основанием ункуса латерально сочленены серповидные субункусы.



14



15



16

Рис. 14–16. *Una usta* (Distant), гениталии самца, скелет и мускулатура.  
 14 – вид сбоку, эдеагус не изображен; 15 – вальвы и юкста, вентральная сторона;  
 16 – эдеагус, вид сбоку.

*Винкулум* (рис. 17, 19) имеет вид поперечной балки (*transversal beam*), связывающей между собой латеральные доли тегумена. Саккус отсутствует.

*Вальвы* (рис. 17, 19, 20) вытянутые, с сильно склеротизованными латеральными стенками, но их медиальные стенки в проксимальной области снабжены обширными мембранозными окнами. Дистальный конец вальвы с искривленным острым выростом вентрального (нижнего) края. Нижние края вальв в основании сближены, но не слиты.

*Юкста* (рис. 19) поперечная, узкая, соединяет саккулы вальв. От латеральных частей юксты каудально отходит пара отростков, соединенных участком мембранозного анеллуса.

*Эдеагус* (рис. 21) без базального выроста, и семяизвергательный канал проникает в него краиниально. Наружная (супразональная) область эдеагуса короткая и несет на вершине 2 отростка Чапмена. Внутренняя (субзональная) область эдеагуса массивная и несколько вздута проксимально, причем ее дорсальная область заметно менее склеротизована по сравнению с вентральной. Субзональная область эдеагуса отделена от супразональной склеротизованным околосоноальным кольцом.

**Мускулатура гениталий самца.** В генитальном аппарате выявлено 8 пар наружных мышц: *m1*, *m2(10)*, *m4*, *m5(7)*, *m6(5)*, *m7(6)a*, *m7(6)b* и *m8(3)*. Все обнаруженные мышцы, кроме *m7(6)b*, относятся к основному плану строения Papilionomorpha.

*m1* – депрессоры ункуса (рис. 17, 18). Мышцы отходят от средней части латеральных долей тегумена каудально и внедряются внутрь лопастей ункуса, прикрепляясь к их медиальной стенке.

*m2(10)* – ретракторы анального конуса (рис. 18), идут к анальному конусу от тегумена.

*Вальварные мышцы.* Непосредственно с вальвами связаны 3 пары мышц: *m4*, *m5(7)* и *m8(3)*.

*m4* – флексоры вальв (рис. 17, 18, 20). Мышцы начинаются на латеральных долях тегумена широким основанием и, сужаясь, прикрепляются к мембранозной медиальной стенке вальв.

*m8(3)* – мышцы с неясной функцией (рис. 17, 19), отходят от основания вальв и идут к вершине дистальных ветвей юксты.

*m5(7)* – интравальварные мышцы (рис. 17, 19, 20), отходят от места слияния юксты с вальвами. Их волокна расходятся веерообразно, прикрепляясь к латеральной стенке вальв. При сокращении они сгибают вальвы, фиксируя конец брюшка самки своими дистальными выростами снизу и сбоку.

*Фаллические мышцы.* В этой группе обнаружены 3 пары наружных мышц: *m6(5)*, *m7(6)a* и *m7(6)b*.

*m6(5)* – протракторы эдеагуса (рис. 17, 18, 21). Мышцы отходят от латеральных частей тегумена к основанию базального выроста эдеагуса.

*m7(6)a* – ретракторы эдеагуса (рис. 17, 18, 21). Мышцы отходят от узкой вентральной области винкулума парамедиально к основанию эдеагуса снизу.

*m7(6)b* – вторичные мышцы с неясной функцией, возникшие в результате продольного расщепления исходных мышц *m7(6)* (рис. 17, 19). Эти мышцы отходят от основания латеральных долей тегумена к мембранозному анеллусу, прикрепляясь между отростками юксты.

## **Анализ признаков скелетно-мышечной системы гениталий самцов**

### ***Anthene emolus* и *A. seltuttus* (Lycanesthini)**

#### Филогенетическое положение рода *Anthene*

Обширный род *Anthene* Doubleday, 1847 насчитывает более 100 видов, распространенных преимущественно в тропическом поясе Африки, лишь 9 из них обитает в Ориентальной области (Tite, 1966; Vane-Wright, de Jong, 2003). Нами исследованы 2 вида: ориентальный *A. seltuttus* и палеотропический *Anthene emolus*.

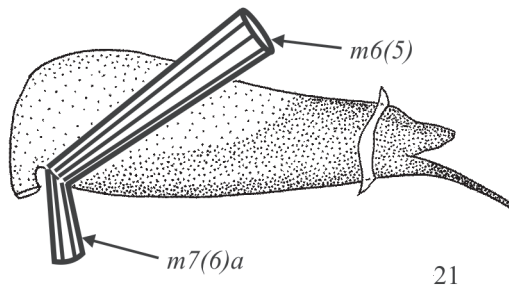
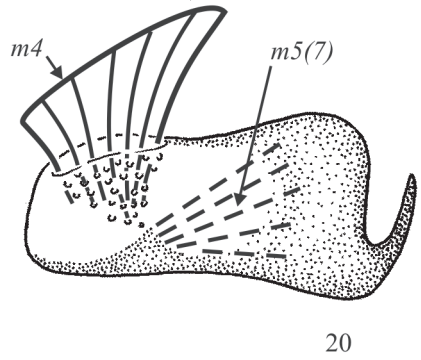
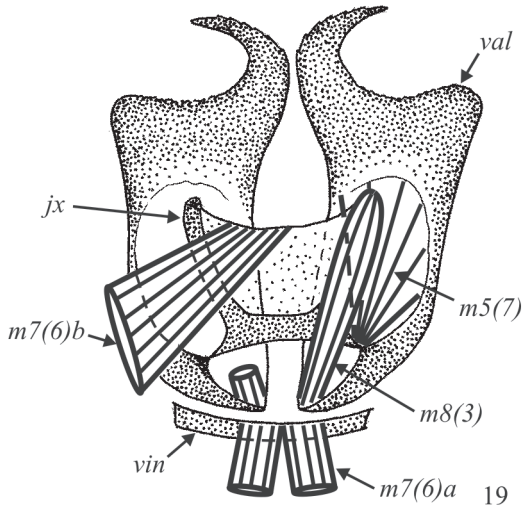
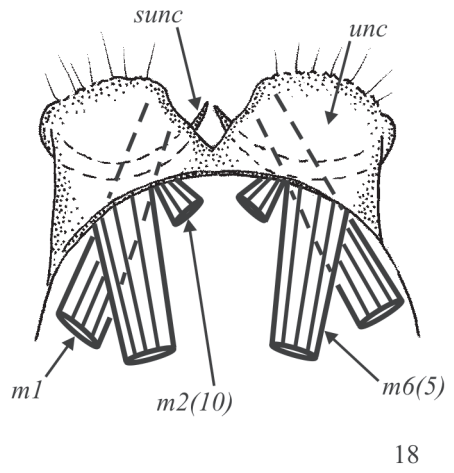
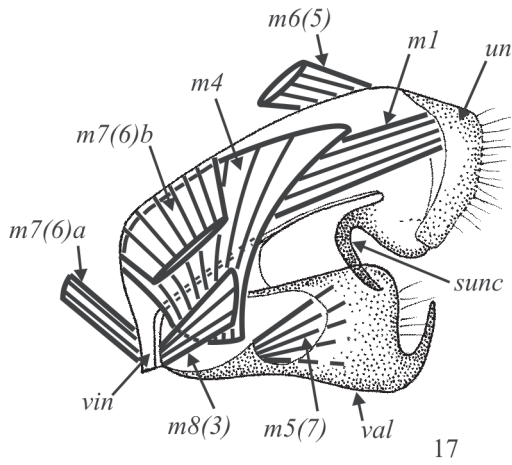


Рис. 17–21. *Catopyrops rita* (Grose-Smith), гениталии самца, скелет и мускулатура. 17 – сагиттальный срез, эдеагус не изображен; 18 – тегумен, вид сверху; 19 – вальвы и юкста, вентральная сторона; 20 – вальва, медиальная сторона; 21 – эдеагус, вид сбоку.

На основании морфологических и молекулярных данных общепризнано базальное положение рода *Anthene* в подсем. Polyommatinae (de Jong et al., 1996; Wahlberg et al., 2005; Vila et al., 2011; Stradomsky, 2016).

Этот род был включен Элиотом (Eliot, 1973) в трибу Lycaenesthini, которую он рассматривал как сестринскую по отношению к трибам Polyommagini, Candalidini и Niphandini в рамках подсем. Polyommatinae. В специальном обзоре, посвященном классификации триб Lepidoptera (Heppner, 2003), ранг Niphandini был понижен до статуса подтрибы в пределах Polyommagini. Позднее триба Candalidini на основе молекулярных и морфологических данных была выведена из состава подсем. Polyommatinae (Stradomsky, 2016). В результате Lycaenesthini и Polyommagini оказываются единственными трибами в системе Polyommatinae. По новейшим исследованиям (Espeland et al., 2018), род *Anthene* возник в олигоцене, около 30 млн лет назад, в промежутке между более древним родом *Cupidopsis* и более молодыми таксонами трибы Polyommagini.

#### Аутапоморфия *Anthene* (Lycaenesthini)

1. Отхождение депрессоров ункуса (*m1*) от вентральной области аннулуса возле основания саккуса и их прикрепление к дорсальной стенке ункуса. Такое расположение депрессоров ункуса уникально не только для Lycaenidae, но и для всего инфраотряда Papilionomorpha. Среди Lepidoptera сходное, независимо приобретенное положение *m1* известно только для части таких древних таксонов, как Nerialomorpha (Nerialidae) и Nepticulomorpha (Nepticulidae или Opostegidae) (Кузнецов, Стекольников, 2001).

#### Признаки основного плана строения *Anthene* (Lycaenesthini)

1. В отличие от куполообразного тегумена первичных Lycaenidae (Curetinae или Riodininae) тегумен видов *Anthene* (рис. 2) пластинчатый и слабо расширенный. Однако в более молодых подтрибах Polyommatina и Cupedina (Hirowatari, 1992; Стекольников, Кузнецов, 2005) он редуцирован до узкой поперечной полоски, латерально переходящей в широкие доли. Тегумен *Anthene* без таких долей, не подвергается редукции и рассматривается как начальный этап его эволюции у Polyommatinae.

2. Парный ункус *Anthene* соответствует анцестральному типу ункуса филогенетической ветви, включающей Polyommatinae, Lycaeninae, и Theclinae.

3. Присутствующие у *Anthene* серповидные субункусы входят в исходный план строения всего сем. Lycaenidae.

4. Интравальварные мышцы *m5(7)* у *Anthene* отходят от саккулусов возле основания юксты и расходятся веерообразно. Такое расположение волокон входит в основной план строения мускулатуры Polyommatinae и развито, кроме *Anthene*, у его ориентальных представителей (*Pithecops dionisius*, *Una usta*, *Cathopyrops rita*). На основе веерного расположения мышечных волокон внутри подсемейства возникают производные типы интравальварной мускулатуры: их поперечное расположение в подтрибе Cupidina (Стекольников, 2010) и формирование 2 слоев мышц-антагонистов в подтрибе Polyommatina (Стекольников и др., 2013). За пределами Polyommatinae веерообразное расположение интравальварных мышц сохраняется в сестринском таксоне – подсем. Lycaeninae (Кузнецов, Стекольников, 1998; рис. 6).

5. Продольное расщепление протракторов эдеагуса *mb(5)* на 2 пары мышц: *mb(5)a* и *mb(5)b*. Первая пара – *mb(5)a* идет к базальному выросту эдеагуса от дорсальной части аннулуса, тогда как вторая пара – *mb(5)b* берет свое начало на его вентральной области в основании саккуса. Такое положение протракторов эдеагуса не



уникально для *Lucaenesthini* и найдено в гениталиях *Una usta*, ориентального вида *Polyommata* (настоящее сообщение, см. рис. 14, 16). Ранее среди других *Lucaenidae* оно было описано у исследованных видов *Riodininae* – *Polycaena tamerlana* (Кузнецов, Стекольников, 1998) и *Paralaxita damajanti* (Stekolnikov, Korzeev, 2017). Расщепление протракторов здеагуса у других *Lepidoptera* встречается редко и возникает спорадически в не близко родственных таксонах. Соответственно, расщепление протракторов здеагуса у *Lucaenesthini* и *Polyommata*, по всей вероятности, произошло независимо.

#### Признаки *Anthene* (*Lucaenesthini*) неясного филогенетического значения

1. Отхождение аддукторов вальв *m4* от латеральных частей тегумена к медиальной стенке вальв. Характер прикрепления этих мышц к вальвам в пределах чешуекрылых очень изменчив, и различные его варианты часто являются результатом гомоплазии, в том числе и прикрепление к медиальной мембране (Кузнецов, Стекольников, 2001).

2. Юксто-вальварное положение мышцы *m8(3)*. Внутри *Polyommata* они имеют различное положение: первичное винкуло-вальварное, вторичное юксто-вальварное или отхождение к юксте одновременно от винкула и частично от вальв (Кузнецов, Стекольников, 2001). В подсем. *Lucaeninae* из 4 исследованных видов в 3 случаях описано исходное винкуло-вальварное положение *m8(3)*, и только у *Thersamonia thrsamon* Esper, 1784 мышцы занимают юксто-вальварное положение. У *Theclinae* из-за ослабления активной функции вальв отмечается ослабление мышц и их редукция. Таким образом, положение мышц *m8(3)* внутри *Lucaenidae* изменяется независимо в таксонах различного ранга и малопригодно для филогенетического анализа.

#### Анализ признаков скелетно-мышечной системы гениталий самцов ориентальных видов *Polyommata*

##### Филогенетическое положение исследованных родов *Polyommata*

**Подтриба *Pithescopina*** (sensu Stradomsky, 2016). Ориентальные роды *Pithescops* Horsfield, 1828 и *Eupsychellus* Röber, 1891 включены Элиотом (Eliot, 1973) в секцию *Pithescops*. Страдомский (Stradomsky, 2016) на основании молекулярного анализа 2 видов рода *Pithescops* (*P. dionisius* и *P. phoenix* Röber, 1886) и особенностей скелета гениталий самцов выделил подтрибу *Pithescopina*. По Страдомскому (Stradomsky, 2016), подтриба *Pithescopina* противопоставлена почти всем остальным *Polyommata*, занимая за исключением *Vrephidina*, наиболее базальное положение в системе.

**Подтриба *Azanina*** (sensu Stradomsky, 2016). Исследованный нами род *Una de Nicéville*, 1890 представлен единственным ориентальным видом, *Una usta* с 2 подвидами. По Элиоту (Eliot, 1973) этот монотипный род вместе с малочисленным родом *Orthomiella* de Nicéville, 1890 составляет особую секцию *Una*. Однако Страдомский (Stradomsky, 2016) на основе молекулярно-генетического анализа и строения гениталий самцов включил *Una* и *Orthomiella* вместе с родами *Azanus* Moore, 1881 и *Petrelaea* Тохореус, 1929 в подтрибу *Azanina*.

**Подтриба *Danina*** (sensu Stradomsky, 2016). Род *Catopyrops* Тохореус, 1929 широко распространен в Индии и Юго-Восточной Азии. Элиот (Eliot, 1973) объединял его с родами *Prosotas* Н. Н. Друссе, 1891, *Ionolyce* Тохореус, 1929 и некоторыми другими в секцию *Nacaduba*. На основе признаков гениталий обоих полов Хироватары (Hirovatarai,

1992) разделил секцию *Nacaduba* на 2 самостоятельные секции, *Nacaduba* и *Prosotas*. Род *Catopyrops* при этом вошел в секцию *Prosotas*. По Страдомскому (Stradomsky, 2016), роды *Nacaduba* Moore, 1881, *Prosotas* Druce, 1891, *Ionolyce* Тохореус, 1929 и *Danis* Fabricius, 1807 с учетом их морфологического сходства включены в сестринскую по отношению к *Azapina* подтрибу *Danina*, расположенную на кладограмме ближе к ее основанию. Род *Catopyrops* при этом не был изучен. Однако, по другим молекулярным данным (Vila et al., 2011), род *Catopyrops* размещается рядом с *Cathochrysops* в одной из 2 крупных клад, удаленных от основания филогенетического ствола. Таким образом, филогенетическое положение *Catopyrops* неясно и нуждается в корректировке.

#### А у т а п о м о р ф и и

1. Расщепление ретракторов эдеагуса *m7(6)* на 2 пары мышц, *m7(6)a* и *m7(6)b* является существенным признаком, обнаруженным у ориентальных видов (*Pithecopus dionisius*, подтриба *Pithecopina* и *Catopyrops rita*, подтриба *Danina*). Расщепление ретракторов эдеагуса было описано ранее в подтрибе *Polyommata* (Кузнецов, Стекольников, 1998). При этом у одной из пар мышц *m7(6)a* место ее прикрепления сдвигается с окологональной зоны эдеагуса на базальный вырост (*coecum penis*), в то время как у второй пары, *m7(6)b*, сохраняется первичное место прикрепления в окологональной области эдеагуса. Одновременно место отхождения *m7(6)b* сдвигается дорсально на латеральные доли тегумена. Кроме того, *m7(6)b* прикрепляются к специальным аподемам окологонального кольца (*alula*, по Элтону). Подобный тип расщепления и топографии новых мышц в полной мере развит у *P. dionisius*, в том числе и прикрепление *m7(6)b* к *alula*. В то же время у филогенетически более молодого вида *C. rita* отсутствует окологональное кольцо, а мышцы *m7(6)b* прикрепляются не к эдеагусу, а под ним к мембранозному анеллусу между вершинами ветвей юксты. И, наконец, у *U. usta* расщепление *m7(6)b* не наблюдается. Приведенные варианты указывают на независимое расщепление ретракторов эдеагуса в трибе *Polyommata* на ранних этапах ее эволюции. Важно отметить, что перемещение места отхождения мышцы *m7(6)b* с саккуса на тегумен наблюдается исключительно у *Polyommata*.

Предполагается, что приведенная модификация ретракторов эдеагуса является аутапоморфией трибы *Polyommata*. Расщепление *m7(6)*, зарегистрированное в двух других подсемействах (*Lycaeninae* и *Theclinae*), возникает независимо и отсутствует в анцестральных таксонах этих подсемейств. Кроме того, мышцы у них обладают иной топографией: они сохраняют прикрепление обеих пар на саккусе и *m7(6)b* не перемещается на тегумен (Кузнецов, Стекольников, 1998).

2. Медиальная часть пластинчатого тегумена у исследованных ориентальных видов *Polyommata*, в отличие от *Anthene*, редуцирована до узкой полоски, обнаруживая большое сходство с этой структурой у *Polyommata*.

#### Параллелизмы скелетно-мышечной системы гениталий исследованных ориентальных *Polyommata*

1. У *P. dionisius* и *U. usta* отсутствуют субункусы, характерные для подавляющего большинства *Lycaenidae*. Поскольку эти виды относятся к не близко родственным клладам, отсутствие у них ункуса является результатом гомоплазии.

2. У *P. dionisius* и *C. rita* отсутствует саккус. Как и в первом случае, здесь имеет место независимая редукция органа.

3. Винкулум у *P. dionisius* и *C. rita* имеют вид узкой поперечной балки, соединяющей между собой широкие латеральные доли тегумена. Такая конструкция аннулуса развита у большинства Polyommagini. Однако у *U. usta*, подобно *A. emolus* и *A. seltuttus*, винкулум сохраняет первичное состояние – он постепенно расширяется к дорсальной области аннулуса. Таким образом, формирование широких латеральных долей тегумена и соединяющего их узкого винкула протекает независимо в первичных кладах Polyommagini.

4. В гениталиях *U. usta*, как у *A. emolus* или *A. seltuttus*, протракторы эдеагуса *m6(5)* расщеплены на 2 пары мускулов. Поскольку между *A. emolus* и *U. usta* отсутствует непосредственное родство, расщепление *m6(5)* у *U. usta* является не уникальной аутопоморфией этого монотипного рода.

5. У *A. emolus* и *A. seltuttus* обнаружено окологональное кольцо эдеагуса – склерит, гомологичный крыловидным отросткам, или *alulae*, по Элиоту (Eliot, 1973). Крыловидные отростки служат аподемами для прикрепления ретракторов эдеагуса *m7(6)* и присутствуют в филогенетически наиболее продвинутых родах подтрибы Polyommatina (Корзеев, Стекольников, 2016). В исследованных родах ориентальных Polyommagini окологональное кольцо развито (*Pithecopis dionisius*) или отсутствует (*Catopyrops rita*, *Una usta*). Таким образом, эти аподемальные структуры эдеагуса у *Anthene* и внутри Polyommagini возникают независимо.

Таким образом, в приведенной выборке анцестральных таксонов Polyommagini в строении скелета и мускулатуры гениталий обнаруживаются гомоплазии, что характерно для анцестральных представителей интенсивно развивающихся таксонов, например, для Polyommatina (Стекольников и др., 2013).

#### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

**Синапоморфии Lycaenesthini и Polyommagini.** При изучении скелета и мускулатуры гениталий самцов ориентальных родов Polyommagini (*Pithecopis dionisius*, *Una usta* и *Catopyrops rita*) и Lycaenesthini (*Anthene*) не были обнаружены непротиворечивые синапоморфии для этих триб. Единственный признак – развитие гомологичных аподемальных структур на анеллусе для прикрепления ретракторов эдеагуса, найденный у *Anthene* (Lycaenesthini), *Pithecopis dionisius* (Polyommagini) и в подтрибе Polyommatina, не может претендовать на аутопоморфию подсем. Polyommatinae из-за установленного независимого его происхождения.

**Аутопоморфии Polyommagini.** Особый интерес представляет эволюция функционально-морфологической системы эдеагуса. У ранее исследованных Polyommagini (Кузнецов, Стекольников, 1998; Стекольников, Кузнецов, 2005; Стекольников, 2010) был обнаружен уникальный признак – расщепление ретракторов эдеагуса *m7(6)* с перемещением базального места прикрепления производной пары мышц на тегумен. По-видимому, этот признак возник уже на начальных этапах становления Polyommagini, у одного из наиболее древних видов, *Pithecopis dionisius* (подтриба Pithecopina). Положение ретракторов эдеагуса у него полностью соответствуют топографии мышц, известной для Polyommatina, Everina или Scolitantidae. У *Catopyrops rita* (Danina, sensu Stradomsky) производные ретракторы *m7(6)* сформированы, но идут от тегумена к мембранозному анеллусу возле ветвей юксты. Таким образом, почти полностью завершённое преобразование мышечной системы эдеагуса произошло внутри трибы Polyommagini на ранних этапах ее эволюции. Исключением служит *Una usta*, у которого ретракторы эдеагуса остаются не расщепленными.

**Аутапоморфии Lycaenesthini.** В трибе Lycaenesthini на роль аутапоморфий претендуют 2 признака скелетно-мышечной системы гениталий. Так, винкуло-ункусное положение мышц *m1* является уникальным признаком в гениталиях *Anthene*. Тем не менее, поскольку перемещение мест отхождения мышц по аподемальной поверхности возникают достаточно легко (Стекольников, 2008), филогенетическая роль этого признака мала. Второй апоморфный признак, описанный для *Anthene* – расщепление протракторов эдеагуса *mb(5)*, не был обнаружен среди Polyommagini, за единственным исключением. В гениталиях *Una usta* протракторы эдеагуса расщеплены так же, как у *Anthene*. В обоих случаях нет уверенности, что в пределах многочисленного рода *Anthene* не будет установлено плезиоморфное состояние этих признаков и различия между Polyommagini и Lycaenesthini не окажутся размытыми. В то же время по сравнению с Polyommagini некоторые признаки мускулатуры гениталий самцов Lycaenesthini обнаруживают плезиоморфные черты, соответствующие исходному состоянию филогенетической ветви всего подсем. Polyommatinae (наличие пластинчатого тегумена без обширных латеральных долей и веерообразный тип интравальварных мышц). Таким образом, по сравнению с Polyommagini триба Lycaenesthini в большей степени сохраняют анцестральный облик гениталий подсем. Polyommatinae.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы признательны А. Л. Монастырскому (Вьетнам, Институт леса) за переданные для исследования большие серии голубянок *Anthene emolus* и *Una usta*, собранные во Вьетнаме.

#### ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты 14-04-00139-а и 18-04-00312).

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Корзеев А. И., Стекольников А. А. 2016. Сопоставление сравнительно-морфологических данных с «молекулярными» филогенетическими деревьями: заключительный этап эволюции скелетных признаков гениталий самцов в подтрибе Polyommatina (Lepidoptera, Lycaenidae). Часть 1. Вальвы (дистальная часть), эдеагус и юкта. Энтомологическое обозрение **95** (3): 473–504. (Korzeev A. I., Stekolnikov A. A. 2016. Congruence between comparative morphology and molecular phylogenies: the final stage of evolution of the skeletal characters of male genitalia in the subtribe Polyommatina (Lepidoptera, Lycaenidae). Part 1. Valvae (distal part), aedeagus, and juxta. Entomological Review **96** (6): 647–671).
- Кузнецов В. И., Стекольников А. А. 1998. Эволюция скелета и мускулатуры гениталий самцов в семействах Riodinidae и Lycaenidae (Lepidoptera). Энтомологическое обозрение **77** (2): 443–461.
- Кузнецов В. И., Стекольников А. А. 2001. Новые подходы к системе чешуекрылых мировой фауны (на основе функциональной морфологии брюшка). СПб.: Наука, 462 с.
- Стекольников А. А. 2008. Морфологические принципы эволюции мускулатуры насекомых. СПб.: Издательство СПбГУ, 180 с.
- Стекольников А. А. 2010. Эволюция скелета и мускулатуры гениталий самцов в сем. Lycaenidae (Lepidoptera). II. Инфратриба Polyommatina Swainson, 1827. Энтомологическое обозрение **89** (3): 561–587. (Stekolnikov A. A. 2011. Evolution of the skeleton and musculature of the male genitalia in the family Lycaenidae (Lepidoptera): II. Infratribe Polyommatina Swainson, 1827. Entomological Review **91** (1): 37–57).
- Стекольников А. А., Кузнецов В. И. 2005. Эволюция скелета и мускулатуры гениталий самцов в семействе голубянок (Lepidoptera, Lycaenidae). I. Секции *Cupido*, *Glaucopsyche*, *Lycaenopsis*, *Itylos*. Энтомологическое обозрение **84** (4): 738–760. (Stekolnikov A. A., Kuznetsov V. I. 2005. Evolution of skeleton and musculature of the male genitalia in the family Lycaenidae (Lepidoptera): I. The *Cupido*, *Glaucopsyche*, *Lycaenopsis*, and *Itylos* sections. Entomological Review **85** (9): 1055–1073).
- Стекольников А. А., Лухтанов В. А., Корзеев А. И. 2013. Сопоставление сравнительно-морфологических данных с «молекулярными» филогенетическими деревьями: эволюция скелетно-мышечной системы гениталий самцов в подтрибе Polyommatina (Lepidoptera, Lycaenidae). Энтомологическое обозрение **92** (3): 517–536. (Stekolnikov A. A., Lukhtanov V. A., Korzeev A. I. 2014. Congruence between comparative morphology and molecular phylogenies: Evolution of the male genital skeletal/muscular system in the subtribe Polyommatina (Lepidoptera, Lycaenidae). Entomological Review **94** (2): 166–180).

- De Jong R., Vane-Wright R. I., Ackery P. R. 1996. The higher classification of butterflies (Lepidoptera): problems and prospects. *Entomologia Scandinavica* **27** (1): 65–101.
- Eliot J. N. 1973. The higher classification of the Lycaenidae (Lepidoptera): a tentative arrangement. *Bulletin of the British Museum (Natural History)*. *Entomology* **28** (6): 371–505.
- Espeland M., Breinholt J., Willmott K. R., Warren A. D., Vila R., Toussaint E. F. A., Maunsell S. C., Aduse-Poku K., Talavera G., Eastwood R., Jarzyna M. A., Guralnick R., Lohman D. J., Pierce N. E., Kawahara A. Y. 2018. A comprehensive and dated phylogenomic analysis of butterflies. *Current Biology* **28** (6): 770–778.
- Heppner J. B. 2003. Tribal classification of the Lepidoptera. *Lepidoptera News* **1–2**: 1–22.
- Hirowatari T. 1992. A generic classification of the tribe Polyommata of the Oriental and Australian regions (Lepidoptera, Lycaenidae, Polyommata). *Bulletin of the University of Osaka Prefecture. Ser. B* **44**, Suppl.: 1–102.
- Kuznetsov V. I., Naumann C. M., Speidel W., Stekolnikov A. A. 2004. The skeleton and musculature of male and female terminalia in *Oenosandra boisduvalii* Newman, 1856 and the phylogenetic position of the family Oenosandridae (Insecta: Lepidoptera). *SHILAP. Revista de Lepidopterología* **32** (128): 297–313.
- Stekolnikov A. A., Korzeev A. I. 2017. The musculoskeletal system of male genitalia in *Curetis bulis* Westwood, 1851 (Lepidoptera, Lycaenidae: Curetinae) and *Paralaxita damajanti* (C. Felder et R. Felder, 1860) (Lepidoptera, Riodinidae: Nemeobiinae). *Entomological Review* **97** (1): 1–9.
- Stradomsky B. V. 2016. A molecular phylogeny of the subfamily Polyommata (Lepidoptera: Lycaenidae). *Caucasian Entomological Bulletin* **12** (1): 145–156.
- Talavera G., Lukhtanov V. A., Pierce N. E., Vila R. 2013. Establishing criteria for higher-level classification using molecular data: The systematics of *Polyommatus* blue butterflies (Lepidoptera, Lycaenidae). *Cladistics* **29**: 166–192 (doi 10.1111/j.1096-0031.2012.00421.x).
- Tite G. E. 1966. A revision of the genus *Anthene* from the Oriental region. *Bulletin of the British Museum (Natural History)*. *Entomology* **18**: 253–275.
- Vane-Wright R. I., Jong R. 2003. The butterflies of Sulawesi: annotated checklist for a critical island fauna. *Zoologische Verhandelingen, Leiden* **343** (11): 3–267.
- Vila R., Bell C. D., Macniven R., Goldman-Huertas B., Ree R. H., Marshall R. C., Bálint Z., Johnson K., Benyamini D., Pierce N. E. 2011. Phylogeny and palaeoecology of *Polyommatus* blue butterflies show Beringia was a climate-regulated gateway to the New World. *Proceedings of the Royal Society. Series B: Biological Sciences* **278** (1719): 2737–2744.
- Wahlberg N., Braby M. F., Brower A. V. Z., De Jong R., Lee M.-M., Nylin 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. *Proceedings of the Royal Society. Series B: Biological Sciences* **272**: 1577–1586.

## MORPHOLOGY OF THE MALE GENITALIA OF THE ORIENTAL SPECIES OF THE FAMILY LYCAENIDAE (LEPIDOPTERA). TRIBES LYCAENESTHINI AND POLYOMMATINI

A. A. Stekolnikov, A. I. Korzeev

*Key words*: phylogeny, morphology, musculature, male genitalia, synapomorphies, initial gross plan, Lycaenesthini, Polyommata.

### SUMMARY

Musculature of the male genitalia of five Oriental representatives of two tribes of the subfamily Polyommata: Lycaenesthini (*Anthene emolus* Godart, 1824 and *A. seltuttus* (Röber, 1886)) and Polyommata (*Una usta* (Distant, 1886), *Pithecopus dionisius* (Boisduval, 1832) and *Catopyrops rita* Grose-Smith, 1895) is described for the first time. Apomorphies in the structure of the skeleton and muscles of the male genitalia for both Lycaenesthini (the vinculo-uncal position of the uncus depressors and splitting of the protractors of the aedeagus) and Polyommata (splitting of the retractors of the aedeagus with shift of the place of attachment of one of them onto the lateral lobes of the tegumen) are found. The latter character, described formerly in the subtribe Polyommata, has appeared at the very base of the phylogenetic lineage of the tribe Polyommata. A presumed synapomorphy of Lycaenesthini and Polyommata, the presence of the circumzonal sclerite of the aedeagus is described. Some characters of the male genitalia of Lycaenesthini possess plesiomorphic features and correspond to the ancestral gross plan of the entire phylogenetic lineage of Polyommata. New data on the topography of the muscles of Oriental Polyommata do not conflict with the molecular genetic data on the phylogeny of this subfamily.