

УДК 595.789 : 591.464

МУСКУЛАТУРА ГЕНИТАЛИЙ САМЦОВ ГОЛУБЯНОК ТРИБЫ MILETINI (LEPIDOPTERA, LYCAENIDAE: MILETINAE)

© 2021 г. А. И. Корзеев,* А. А. Стекольников**

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

Поступила в редакцию 28.03.2020 г.

После доработки 22.10.2020 г.

Принята к публикации 22.10.2020 г.

Проведено сравнение скелетно-мышечных признаков гениталий самцов 3 видов трибы *Miletini* для определения ее филогенетического положения и уточнения родственных отношений между родами. Впервые описана мускулатура гениталий самцов *Allotinus substrigosus* (Moore, 1884), *Miletus chinensis* C. Felder, 1862 и *Megalopalpus zymna* (Westwood, 1851). Обнаружен комплекс уникальных признаков, позволяющий противопоставить *Miletini* большинству остальных таксонов подсемейства: описаны неизвестная ранее у чешуекрылых дифференциация депрессоров ункуса и формирование непарного вальварно-фаллического органа. Впервые описана мускулатура уникальной структуры чешуекрылых – апофизарной системы VIII абдоминального сегмента самцов. Выявлены сходство и различия в функциональной организации гениталий между аборигенным африканским и ориентальными видами.

Ключевые слова: Lepidoptera, Lycaenidae, Miletinae, гениталии самцов, мускулатура, филогенез.

DOI: 10.31857/S0367144521010056

Скелетно-мышечная система гениталий бабочек сем. Lycaenidae стала предметом особо пристального внимания только со второй половины прошлого века, хотя признаки скелета гениталий плодотворно используются в таксономии и филогении чешуекрылых около 100 лет. К сожалению, в последнее время интерес энтомологов к сравнительной морфологии заметно снизился в связи с развитием на рубеже XX и XXI веков нового подхода к решению филогенетических задач на основе молекулярно-генетических методов. При таком подходе от исследователя, получающего «молекулярную» кладограмму, ускользает морфологическое содержание эволюционных изменений. Вместе с тем очередность филогенетических ветвлений, установленная молекулярно-генетическими методами, а в некоторых случаях и хронология эволюционных событий (Talavera et al., 2013; Kaliszewska et al., 2015; Espeland et al., 2018) позволяют отделять факты общего происхождения морфологических структур от гомоплазии и оценивать скорость морфологических преобразований (Стекольников и др., 2013; Корзеев, Стекольников, 2016; Korzeev, Stekolnikov, 2017).

Настоящая статья продолжает цикл работ, посвященных эволюции функционально-морфологической организации гениталий и филогенезу основных групп обширного и уникального по биологическим особенностям сем. *Lucanidae*. К настоящему времени детально изучена мускулатура гениталий филогенетически продвинутых таксонов палеарктической фауны подсем. *Polyommatae* (Стекольников, Кузнецов, 2005; Стекольников, 2010; Стекольников и др., 2013). Представители тропических фаун Старого и Нового Света, включающих древние таксоны семейства, изучены более фрагментарно. К настоящему времени описана мускулатура гениталий у 3 таких подсемейств: *Riodininae*, *Curetinae* и *Lipteninae* (Кузнецов, Стекольников, 1998; Stekolnikov, Korzeev, 2017, 2019), а также у гигантской анцестральной трибы *Lucanesthinae* подсем. *Polyommatae* (Стекольников, Корзеев, 2019). Сравнительное исследование скелетно-мышечной системы гениталий базальных групп голубянок необходимо для понимания морфологической эволюции этого семейства.

Обширная триба *Miletini* входит в состав древнего афротропического подсем. *Miletinae*, родственного подсем. *Lipteninae* (De Jong et al., 1996) и расположенного вместе с другими тропическими голубянками в основании филогенетического ствола *Lucanidae*. Подсемейство включает 12 родов и имеет сложную биогеографическую историю, пережив 4 иммиграционных волны из Африки в Юго-Восточную Азию и даже на американский континент (Kaliszewska et al., 2015). Триба *Miletini* включает 3 рода: афротропический *Megalopalpus* Röber, 1886 и 2 ориентальных рода – иммигранта из Африки, *Allotinus* C. Felder et R. Felder, [1865] и *Miletus* Hübner, [1819]. Эти 3 рода составляют кладу со слабой поддержкой (Kaliszewska et al., 2015: p. 579, fig. 1), и для оценки их родственных отношений необходимо привлечение дополнительных признаков. Цели предлагаемой работы – изучение эволюции скелетно-мышечной системы гениталий и уточнение родственных отношений родов трибы *Miletini*, а также положения этой трибы в подсем. *Miletinae*.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Скелет и мускулатура гениталий и апофизарной системы прегенитальных сегментов самцов 3 родов трибы *Miletini* исследованы методом ручного анатомирования. Экземпляры афротропического вида *Megalopalpus zymna* были собраны В. В. Аникиным (Россия) и С. Сафианом (Шопрон, Венгрия) (Szabolcs Sáfán, Sopron, Hungary) в Национальном парке Кибале (Kibale Forest National Park) в Уганде на основании разрешения, выданного Департаментом охраны природы Уганды. Серия экземпляров ориентального вида *Allotinus substrigosus* собрана А. Л. Монастырским и А. И. Корзеевым в южном Вьетнаме в национальном парке Кат Тьен [Cat Tien National Park (Nam Cat Tien)]. Там же А. И. Корзеевым в 2018 и 2019 гг. была собрана большая серия *Miletus chinensis*.

Полевые работы во Вьетнаме, в том числе сбор материала, проводились в соответствии с Соглашением 505/HD о научном сотрудничестве между Национальным парком Кат Тьен и совместным Российско-Вьетнамским тропическим научно-исследовательским центром. Собранные виды не входят в число охраняемых.

Бабочки были зафиксированы непосредственно в природе в 70%-ном этаноле. Структуру скелета и расположение мышц исследовали на временных препаратах путем рассечения гениталий с помощью ножниц-пинцета и скальпеля. В качестве фиксатора использовали глицерин либо 70%-ный этанол. Скелетно-мышечные препараты окрашивали водным раствором эозина или красителем Evans Blue, изучали их с использованием совмещенного с бинокулярным микроскопом Nikon SMZ-1500 фотоаппарата Nikon D700, позволяющего оцифровывать изображения анатомических структур.

В работе для обозначения мышц использована номенклатура, совмещающая 2 широко применяемых ее варианта. В приведенных в статье обозначениях первый знак, расположенный до скобок, соответствует номенклатуре Форбса (Forbes, 1939), а в скобках помещены цифровые обозначения, использовавшиеся российскими исследователями (Кузнецов, Стекольников, 2001).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Miletus chinensis C. Felder, 1862.

Скелет

Генитальный аппарат самцов трибы *Miletini* характеризуется крайней степенью специализации основных генитальных структур: тегумена, винкулума, ункуса, субункусов, вальв, юксты и эдеагуса. Хотя схематические изображения скелета гениталий многих видов этой трибы были опубликованы ранее (Stempffer, 1967; Eliot, 1973, 1986), описаний мускулатуры не существует.

Дорсальная область гениталий самцов гипертрофирована и подвижно сочленена с вентральной частью; она характеризуется сложным строением вальварно-фаллического комплекса придатков и присутствием в прегенитальном отделе брюшка уникальных для самцов структур – апофизов (Eliot, 1986).

Тегумен (рис. 1, 1, 2) разделен тонкой перетяжкой на 2 неравные, подвижно сочлененные части: широкую дистальную и менее развитую проксимальную. Дистальная часть тегумена в дорсальной области узкая, но книзу значительно расширяется в латеральные доли, соединенные с ункусом, но отделенные от него складкой. Проксимальная часть тегумена отделена от винкулума дуговидным ребром жесткости. Собственно винкулум (рис. 1, 1) расширен дорсально, становясь узким в латеральной и вентральной частях. Саккус отсутствует, но вентральная стенка винкулума вытянута каудально в заостренный язычок («saccus directed caudal», по: Eliot, 1973) (рис. 1, 2). Тегумен возле винкулума образует пару аподемальных лопастей – прочно склеротизованную и заостренную переднюю и пластинчатую заднюю, налегающую на латеральные доли дистальной части тегумена. Вершина задней лопасти служит местом прикрепления мышцы, отходящей от апофиза VIII сегмента – *map 8–9(1)*.

Ункус (рис. 1, 1, 2) сочленен с тегуменом, парный, состоящий из 2 очень крупных и вытянутых прямоугольных пластин. Каждая лопасть ункуса, как и прилегающие дистальные части тегумена, укреплены вдоль вентрального края ребрами жесткости. Обе лопасти ункуса расположены в парасагиттальной плоскости, и их медиальные стенки обращены друг к другу. С вентрокаудальными углами латеральных долей тегумена в области их соединения с лопастями ункуса сочленены прямые субункусы, обычно направленные вперед. Анальный конус расположен под лопастями ункуса, мембранозный и без субанальной пластинки.

Вальвы (рис. 1, 1; 2, 1–3) значительно уступают по величине гигантским лопастям ункуса. Вместе с эдеагусом и окружающим его анеллусом они формируют сложный вальварно-фаллический комплекс (рис. 2, 1–3). Вентральные края вальв слиты между собой в основании до трети своей длины, формируя непарную вальварную структуру, сочлененную с винкулумом. Медиальная стенка слитых вальв включает склеротизованный участок, латеральные края которого двумя лентами переходят на анеллус, охватывая эдеагус сверху и сливаясь над ним (рис. 2, 2). В этой части анеллус образует дивертикул со склеротизованной и раздвоенной на конце вент-

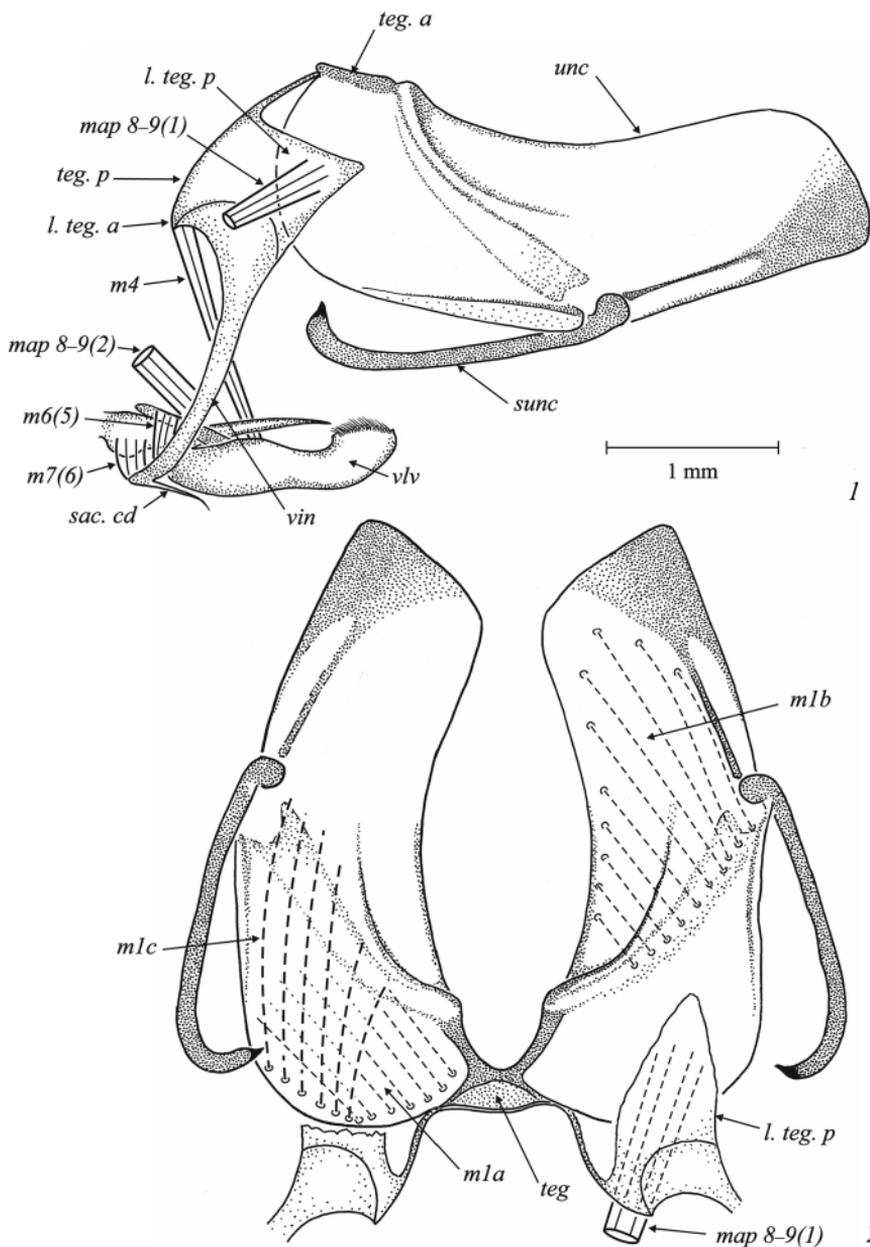


Рис. 1. *Miletus chinensis* C. Felder, 1862, гениталии самца, скелет и мускулатура.

1 – вид сбоку; 2 – вид сверху, правая и левая половины гениталий распластаны в горизонтальной плоскости, мышцы *m1* изображены только на правой части гениталий, мышцы *mt* 8–9 – на левой части.

Обозначения на рис. 1–7. *aed* – эдеагус; *amp* – ампула; *an. t* – анальная трубка; *anl* – анеллус; *ap 7*, *ap 8* – апофизы VII и VIII сегментов; *c. pn* – базальный вырост эдеагуса; *l. teg. a* – передняя лопасть тегумена; *l. teg. p* – задняя лопасть тегумена; *sac. cd* – направленный назад саккус; *sunc* – субунккус; *szon* – субзональная область эдеагуса; *teg* – тегумен; *teg. a* – передняя часть тегумена; *teg. p* – задняя часть тегумена; *tr* – транстилла; *unc* – ункус; *vin* – винкулум; *vlv* – вальва. VI–VIII – сегменты брюшка.

Названия мышц приведены в тексте.

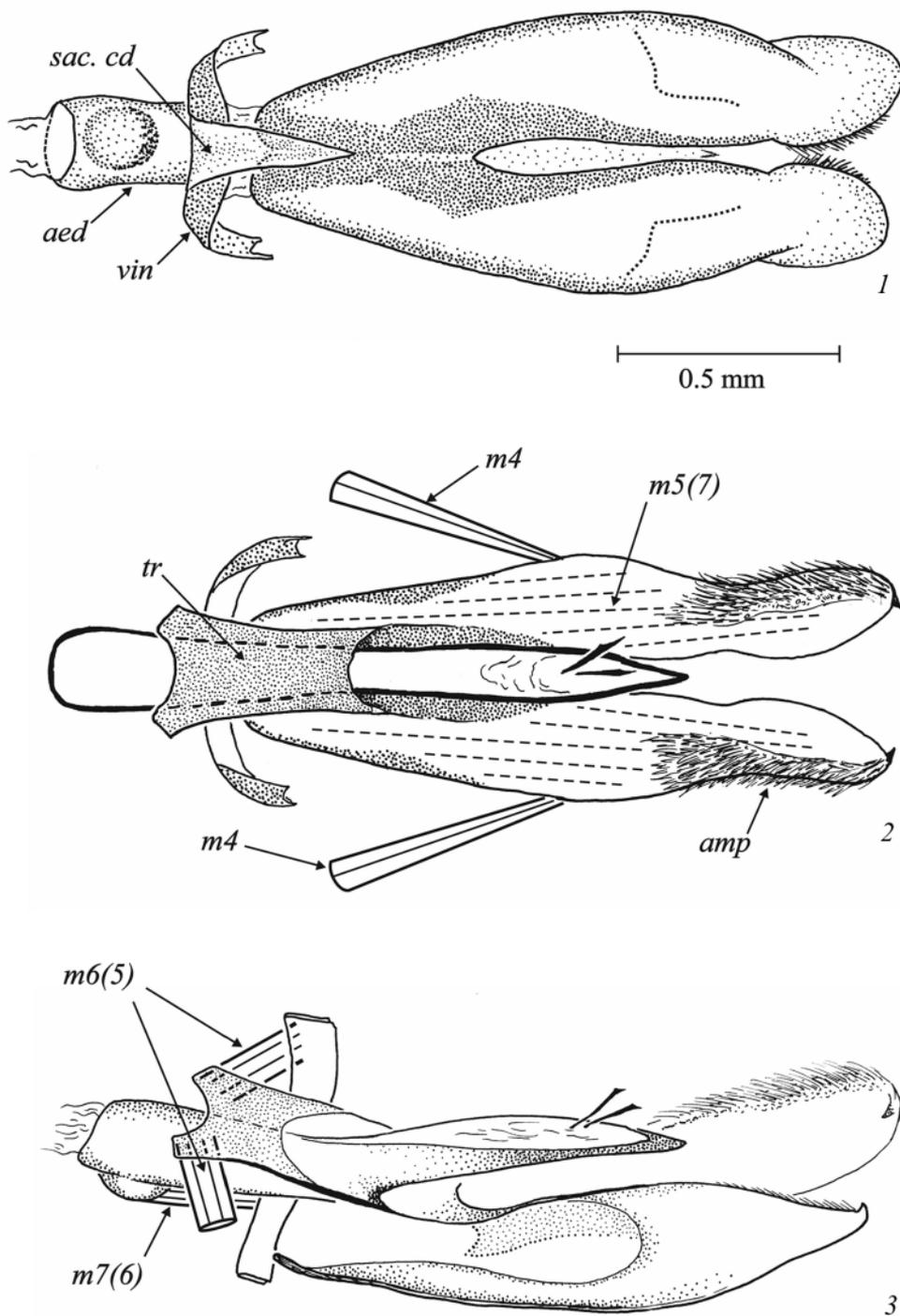


Рис. 2. *Miletus chinensis* C. Felder, 1862, вальварно-фаллический комплекс, скелет и мускулатура.

1 – вид снизу, 2 – вид сверху, 3 – изображение вполоборота.

ральной стенкой (рис. 2, 2, 3). В результате эдеагус окружен твердой рамкой, берущей начало на медиальной стенке непарного вальварного органа. Субзональная область эдеагуса слита снизу с центральной склеротизацией медиальной стенки вальв и сверху – с вентральной стенкой дивертикула анеллуса. В дистальной части костального края вальв развито плотное утолщение (*ampulla*), покрытое густой щеткой жестких волосков.

Эдеагус (рис. 1, 1; 2, 2, 3) цилиндрический, с заостренной вершиной, в основании снизу он вздут. Семяизвергательный канал (*ductus ejaculatorius*) входит в основание эдеагуса сзади.

Мускулатура

Обнаружено 8 пар мышц: *m1a*, *m1b*, *m1c*, *m2(10)*, *m4*, *m5(7)*, *m6(5)* и *m7(6)*.

Мышцы *m1* – депрессоры ункуса (рис. 1, 1, 2) – дифференцированы на 3 производные пары мышц в виде широких пучков. Все эти мышцы связаны с тегуменом: *m1a* отходят от переднего края латеральных долей тегумена к медиальной стенке возле складки, расположенной между тегуменом и унксом; *m1c* располагаются ниже мышцы *m1a* и под небольшим, но отчетливым углом к ней. Мышцы *m1b* внедряются в пределы ункуса, начинаясь от прикраевого ребра жесткости латеральной стенки тегумена и одновременно в основании ункуса на дуговидном ребре. Они располагаются веерообразно внутри лопастей ункуса, прикрепляясь к их медиальной стенке вплоть до вершины.

Мышцы *m2(10)* – ретракторы анального конуса. Это тонкие мышцы, связывающие тегумен с основанием анального конуса латерально (на рисунках не изображены).

Мышцы *m4* (рис. 1, 1; 2, 2) соответствуют аддукторам вальв большинства чешуекрылых. Они отходят от мышечков передних лопастей тегумена, направляются вниз и прикрепляются к костальному краю вальв на уровне слияния их вентральных краев.

Мышцы *m5(7)* (рис. 2, 2) сгибают вальвы поперечно. Эти интравальварные продольные мышцы связывают нижний край единого вальварного основания с дистальными концами вальв.

Мышцы *m6(5)* (рис. 1, 1; 2, 3) – гомологи протракторов эдеагуса – отходят от винкулума парамедиально к склеротизированным стенкам дивертикула анеллуса и частично к базальному выросту эдеагуса.

Мышцы *m7(6)* (рис. 1, 1; 2, 3) – гомологи ретракторов эдеагуса. Они идут к базальному выросту эдеагуса от медиальной области винкулума, включая основание языковидного склерита.

Allotinus substrigosus (Moore, 1884).

Скелет

Allotinus substrigosus сходен с *Miletus chinensis* по морфологии тегумена, ункуса, субункусов и винкулума (рис. 3, 1–4). Сходны у них также вальвы и эдеагус, формирующие вальварно-фаллический комплекс. У обоих видов склеротизированный анеллус охватывает эдеагус, но у *Allotinus substrigosus* он формирует кожух вокруг его

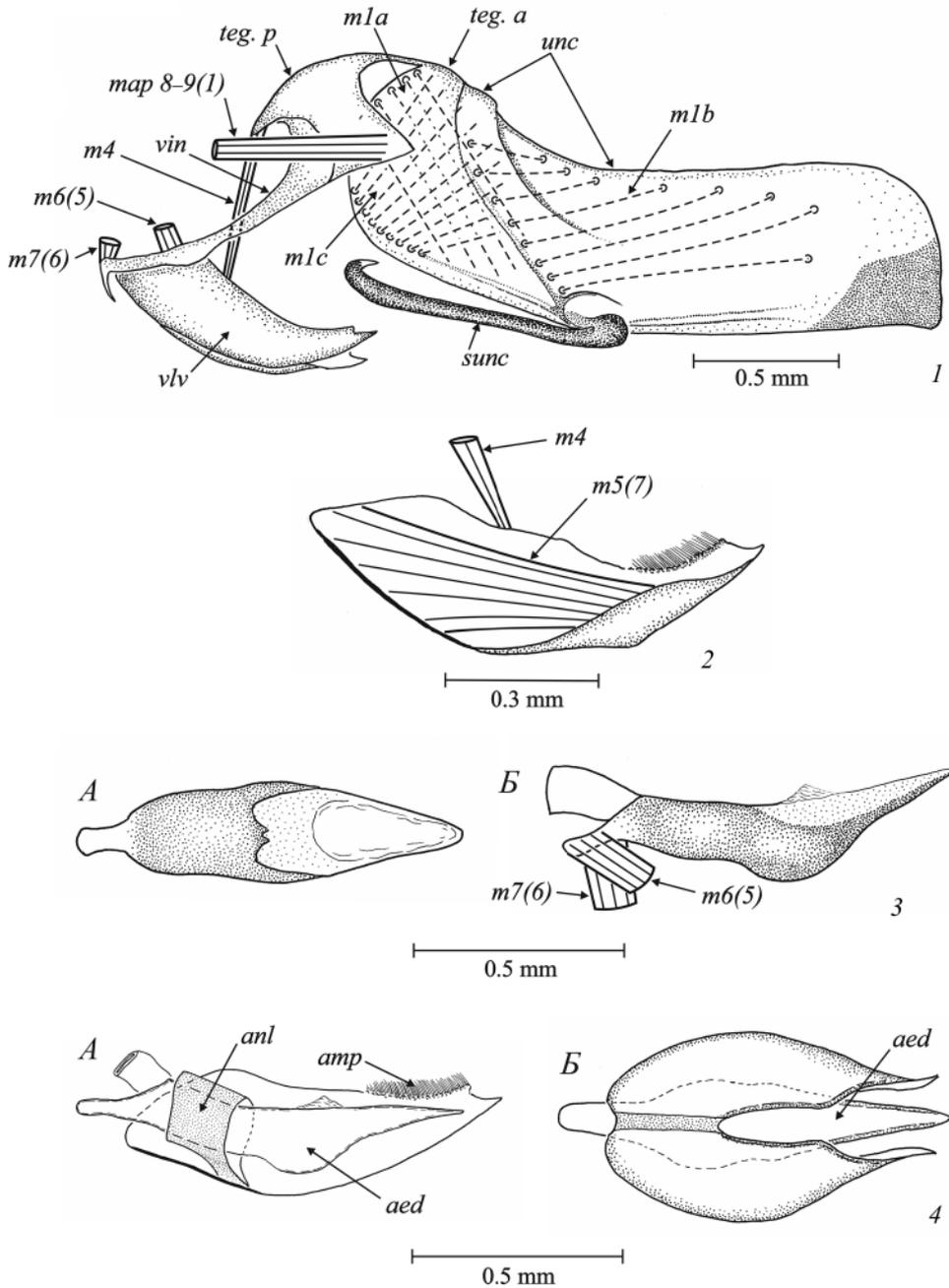


Рис. 3. *Allotinus substrigosus* (Moore, 1884), гениталии и их части, скелет и мускулатура.

1 – гениталии, вид сбоку, эдеагус удален; 2 – вальва, медиальная сторона; 3 – эдеагус, вид сверху (А) и сбоку (Б); 4 – вальварно-фаллический комплекс, вид сбоку, правая вальва удалена (А), и вид снизу (Б).

базальной части, а у *Miletus chinensis* образует жесткую рамку с развитым дивертикуллом.

Мускулатура

В гениталиях *A. substrigosus* обнаружено 8 пар мышц, тех же, что у *Miletus chinensis*. Мышцы *m6(5)* прикрепляются к базальному выросту эдеагуса; остальные мышцы расположены так же, как у *M. chinensis*.

Megalopalpus zymna (Westwood, 1851).

Скелет

Несмотря на внешнее сходство гениталий *Megalopalpus zymna* и видов родов *Miletus* Hübner, [1819] и *Allotinus* C. Felder et R. Felder, [1865], некоторые структуры у *M. zymna* характеризуются значительным своеобразием.

Тегумен (рис. 4, 1) состоит из 2 частей, разделенных глубокой бороздой, но подвижное сочленение между ними отсутствует. Задняя часть тегумена изогнута и сильно склеротизована; его передняя часть лентовидная, опускается вниз вплоть до винкулума, заканчиваясь небольшой задней аподемальной лопастью треугольной формы. Кроме того, от разделительной борозды между обеими частями тегумена внутрь брюшка вдается крупная передняя лопасть, которая заканчивается расходящимися в стороны 2 плоскими полукруглыми аподемальными выростами. Основание тегумена вентрально отделено дуговидным ребром жесткости от узкого винкулума.

Ункус состоит из 2 крупных треугольных лопастей, примыкающих к задней части тегумена. Эти лопасти расположены в парасагиттальной плоскости и сближены между собой медиальными сторонами.

Субункусы (рис. 4, 1, 2) крючковидные, и в отличие от *Miletus* и *Allotinus* их вершины направлены не вперед, а назад. Основания субункусов слиты с вентральным краем дистальной части тегумена на его медиальной стороне.

Анальный конус короткий, со слабо склеротизованной узкой субанальной пластинкой и шишковидным утолщением на проксимальном конце (рис. 4, 3 (А, Б)).

Вальвы равной длины с ункусом, узкие (рис. 4, 1). Их вентральные края слиты на 2/3 длины вальв (рис. 5, А). Основание слитых вальв сочленено с медиальной частью винкулума. От основания костального края вальв в медиальном направлении отходят умеренно склеротизованные лопасти, сливающиеся над эдеагусом, образуя транстиллу. Медиальная часть транстиллы инвагинирована внутрь брюшка, а от ее вентральной стенки отходит жесткий аподемальный вырост (рис. 5, Б). Таким образом, над основанием эдеагуса располагаются один над другим 2 выроста – транстиллы (сверху) и анеллуса (снизу). От основания аподемального выроста вдоль вытянутого в каудальном направлении мембранозного анеллуса, окружающего субзональную часть эдеагуса, отходят 2 струновидных склерита, оканчивающихся на дорсально незамкнутом околозональном кольце (рис. 5, А, Б). В дистальной части вальвы ее костальный край образует плотное утолщение (*ampulla*), покрытое густой щеткой волосков. Вальвы на конце раздвоены, образуя округлый дорсальный выступ и под ним небольшой крепкий зубец.

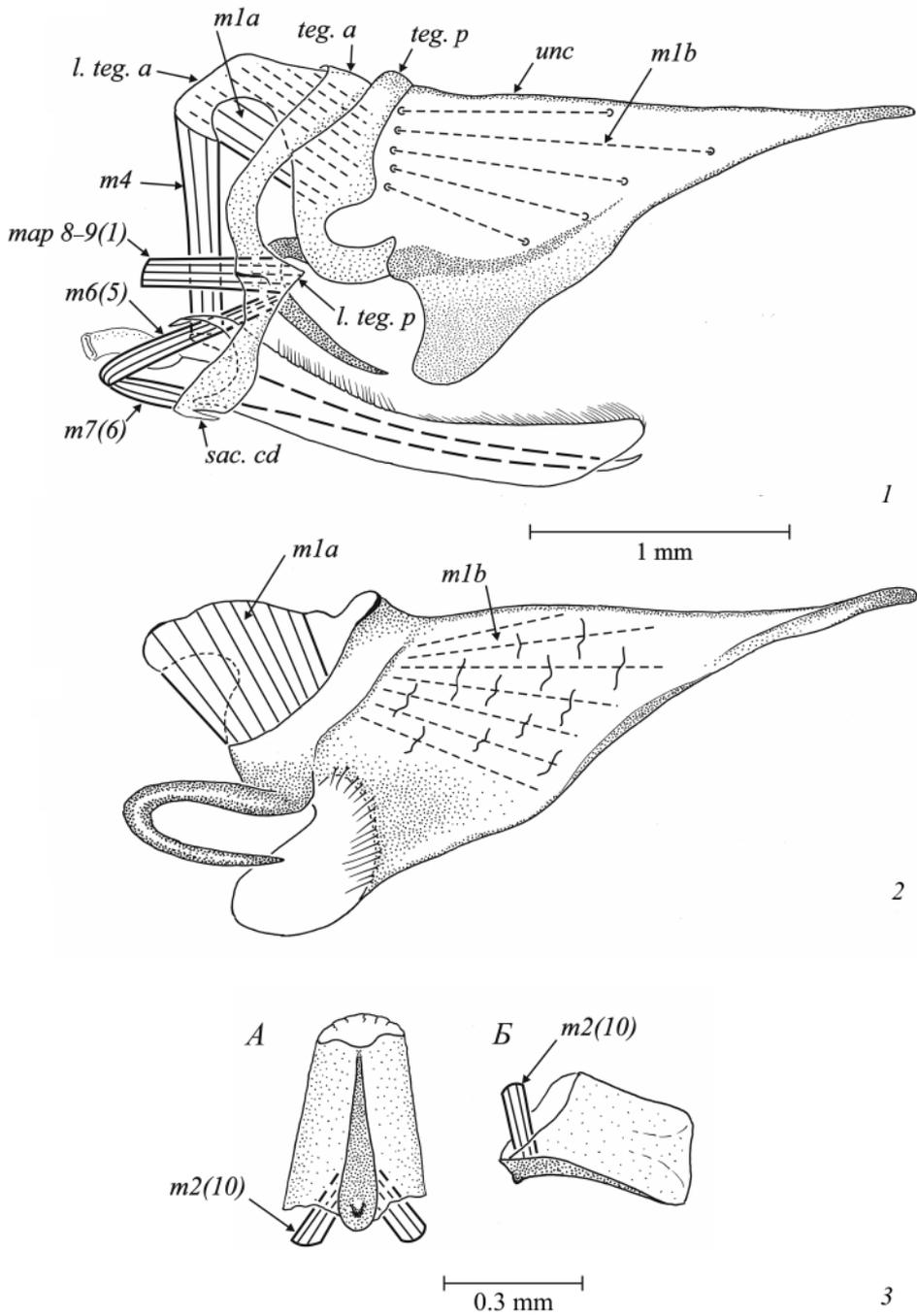


Рис. 4. *Megalopalpus zymna* (Westwood, 1851), гениталии, скелет и мускулатура.

1 – гениталии, вид сбоку; 2 – дорсальная часть гениталий, медиальная сторона; 3 – скелет и мышцы анального конуса, вид снизу (А) и сбоку (Б).

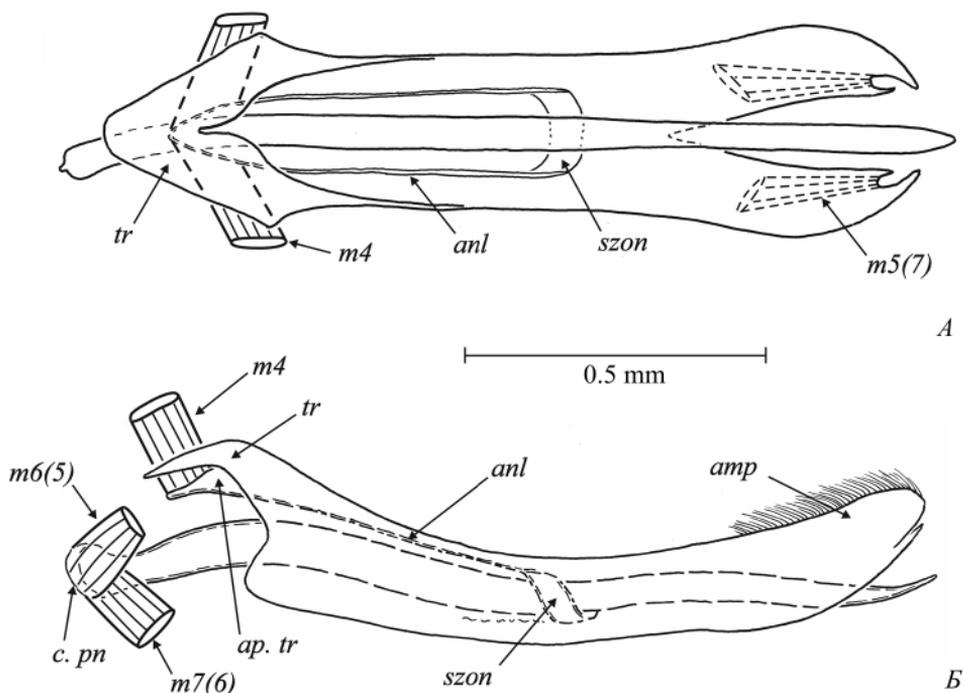


Рис. 5. *Megalopalpus zymna* (Westwood, 1851).

Схема строения вальварно-фаллического комплекса, вид сверху (А) и сбоку (Б).

Эдеагус очень тонкий и длинный, с заостренной вершиной и с развитым базальным выростом (см. рис. 4, 1; 5, А, Б), располагается в сформированном вальвами защитном чехле. Семяизвергательный канал входит в эдеагус дорсально.

Мускулатура

Набор мышц идентичен мускулатуре *Miletus chinensis* и *Allotinus substrigosus* за небольшим исключением. Наоборот, положение мышц во многих случаях отличается от позиции тех же мышц у *M. chinensis* или *A. substrigosus*.

Мышцы *m1* – депрессоры ункуса (см. рис. 4, 1, 2) – представлены не 3, а 2 парами производных лентовидных мышц, *m1a* и *m1b*. Мышцы *m1a* – производные депрессоров ункуса. Они расположены внутри тегумента и идут от его проксимальных частей к латеральным краям его дистальной части. Мышцы *m1b* – вторая пара производных депрессоров ункуса. Они отходят от латеральных склеротизованных частей тегумента и внедряются в полость лопастей ункуса, прикрепляясь к их медиальной стенке вплоть до вершины.

Мышцы *m2(10)* – ретракторы анального конуса (см. рис. 4, 3) – отходят от переднего края дорсальных аподемальных выростов тегумента к основанию субанальной пластинки, отсутствующей у предыдущих видов.

Мышцы *m4* (см. рис. 4, 1) отходят от передних лопастей тегумена и направляются вниз, прикрепляясь не к вальвам, а к аподемальному выросту транстиллы. Функция этих мышц, так же как у *Miletus* и *Allotinus*, не ясна.

Мышцы *m5(7)*, подобно мышцам *M. chinensis* и *A. substrigosus*, занимают продольное положение в вальвах, связывая их основание с дистальным зубцом (рис. 5, А). Фаллические мышцы *m6(5)* и *m7(6)* (см. рис. 4, 1; 5, Б) подходят от винкулума к базальному выросту эдеагуса, как у *A. substrigosus*.

Апофизарная система терминалий самцов *Miletini* (скелет и мускулатура)

Строение VIII абдоминального сегмента самцов *Miletini* уникально (рис. 6, 1–3). Его тергит разросся каудально в пару широких латеральных лопастей, прикрывающих снаружи необычайно крупный парный ункус и весь генитальный аппарат. От антеро-вентральных углов VIII тергита внутрь брюшка отходят длинные апофизы, вершины которых при втянутых гениталиях доходят до VI сегмента. Кроме того, у *Allotinus substrigosus* и *Megalopalpus zymna* есть также вторая пара апофизов, отходящая от переднего края VII сегмента.

С апофизами связаны 2 пары задних апофизарных мышц: *map 8–9(1)* и *map 8–9(2)*, аналогичные задним апофизарным мышцам самок, и пара передних апофизарных мышц *maa 7–8*, аналогичная передним апофизарным мышцам самок. Одна из задних апофизарных мышц, *map 8–9(1)*, у всех изученных видов связывает вершины апофизов VIII сегмента с задними аподемальными лопастями тегумена (см. рис. 1, 1, 2; 3, 1; 4, 1). Вторая пара задних аподемальных мышц, *map 8–9(2)*, связывает вершины апофизов VIII сегмента либо с винкулумом на уровне верхнего края вальв у *Miletus chinensis* и *A. substrigosus*, либо с задним краем VII тергита непосредственно возле винкулума у *Megalopalpus zymna* (рис. 6, 3).

Передние апофизарные мышцы, *maa 7–8*, развиты в различной степени у самцов всех изученных видов. Эти мышцы у *A. substrigosus* и *Megalopalpus zymna* связывают вершины апофизов соседних сегментов и по положению аналогичны интерапофизарным мышцам самки (рис. 1, 1; 4, 1). У *Miletus chinensis* из-за отсутствия апофизов VII сегмента мышцы *maa 7–8* связывают апофизы VIII сегмента непосредственно с передним краем VII тергита и слабо различимы.

Функционирование апофизарной системы самцов и самок, несмотря на ее конструктивное сходство у них, различно. Мы предполагаем, что передние апофизарные мышцы самцов, *maa 7–8*, при сокращении ретракторов предшествующих сегментов фиксируют положение VIII сегмента, препятствуя выдвигению его апофизов. В результате при сокращении задних апофизарных мышц *map 7–8* и *map 8–9* происходит не выдвигение, а втягивание гениталий внутрь брюшка. Таким образом, мышцы *map 7–8* и *map 8–9* вместе с мышцами *maa 7–8* являются апофизарными ретракторами гениталий. Синергистами апофизарных мышц выступают хорошо развитые тергальные продольные мышцы *mt 7–8*.

ОБСУЖДЕНИЕ

Признаки основного плана строения гениталий самцов в трибе *Miletini*

Триба *Miletini* сформировалась в конце эоцена примерно 43 млн лет назад, а около 30 млн лет назад произошла дивергенция аборигенных африканских видов и ориен-

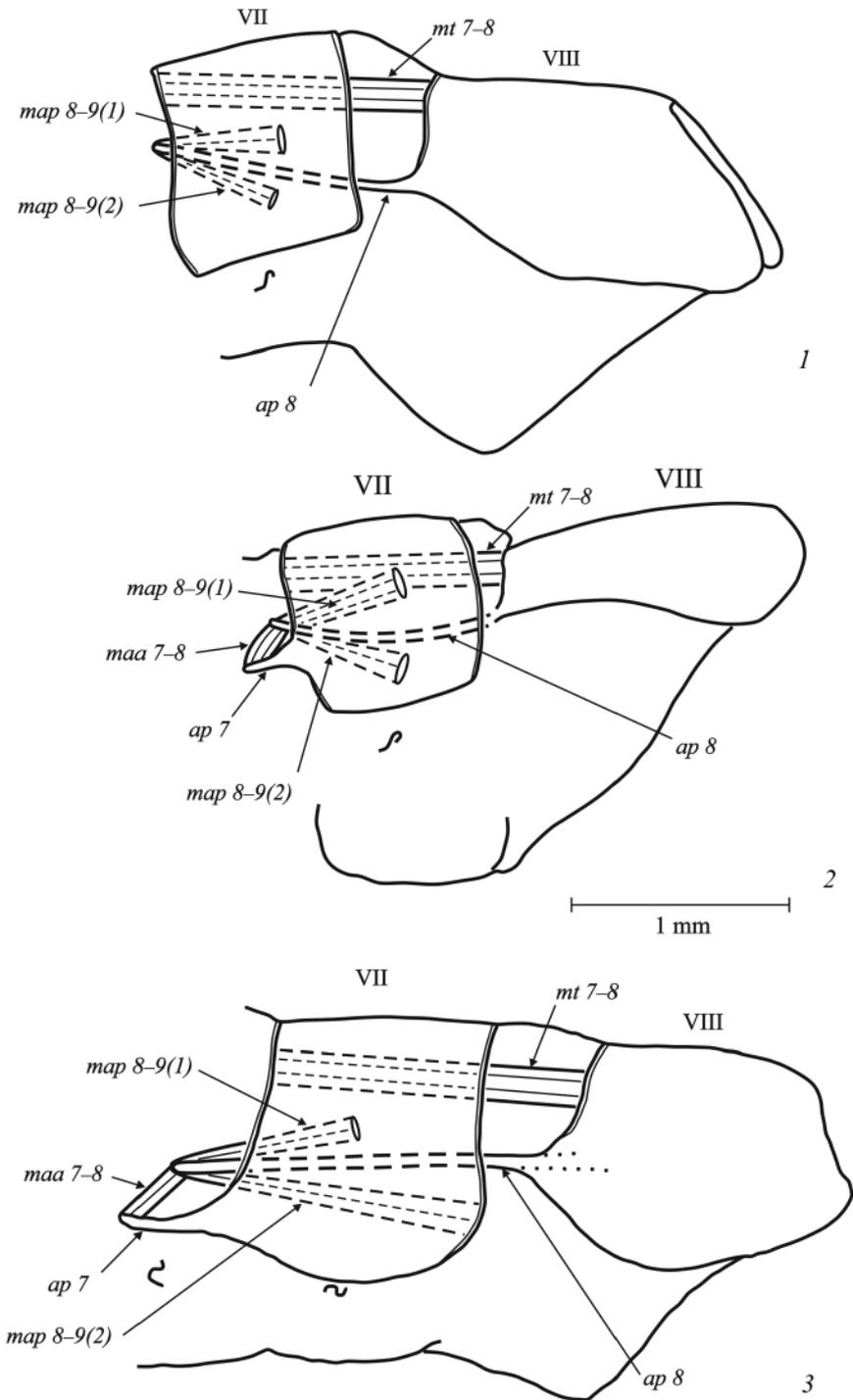


Рис. 6. Miletini, схема мускулатуры апофизарной системы VIII абдоминального сегмента.

1 – *Miletus chinensis* C. Felder, 1862; 2 – *Allotinus substrigosus* (Moore, 1884);
3 – *Megalopalpus zymna* (Westwood, 1851).

тальных (Kaliszewska et al., 2015). Предположительно к этому времени триба *Miletini* приобрела в генитальном аппарате самцов многочисленные функционально-морфологические новшества, сохранив лишь немногие анцестральные признаки скелета. Например, у них сохранились субункусы и базальный вырост эдеагуса; обе эти структуры хорошо развиты в анцестральных группах *Lucanidae* (*Curetinae* и *Riodininae*). В топографии мышц гениталий самцов *Miletini* обнаружены только 3 анцестральных признака, входящих в основной план строения всех дитризных чешуекрылых, *Papilionomorpha* (= *Ditrysia*) (Кузнецов, Стекольников, 2001).

1. Продольное положение интравальварных мышц *m5(7)*, обнаруженное кроме *Miletini* также у *Curetinae*, *Riodininae* (Stekolnikov, Korzeev, 2017) и *Lipteninae* (*Liptenini* и *Epitolini*) (Stekolnikov, Korzeev, 2019), т. е. в наиболее древних подсемействах *Lucanidae*.

2. Протракторы эдеагуса *m6(5)* связывают латеральную часть винкулума с базальной частью эдеагуса. Кроме *Miletini* мышцы *m6(5)* непосредственно отходят от винкулума в таких древних группах, как *Curetinae*, *Riodininae* (Stekolnikov, Korzeev, 2017) и *Lipteninae* (*Liptenini* и *Epitolini*) (Stekolnikov, Korzeev, 2019). В филогенетически продвинутых таксонах сем. *Lucanidae*, например, в трибе *Polyommataini*, протракторы эдеагуса начинаются в дорсальной области винкулума или даже на тегумене.

3. Ретракторы анального конуса, *m2(10)*, связывают его основание или субанальную пластинку с тегуменом, и такое их положение практически неизменно внутри отряда (Kristensen, 1984a; Кузнецов, Стекольников, 2001).

Аутапоморфные признаки скелетно-мышечной системы гениталий самцов трибы *Miletini*

Триба *Miletini* по признакам генитального аппарата самцов необычайно сильно уклонилась от исходного плана строения сем. *Lucanidae*. Их уникальные особенности (непропорционально большой парный ункус, взаимная подвижность дорсальной и вентральной частей генитального сегмента, дорсальное соединение вальв с помощью уплотненного анеллуса или транстиллоподобной структуры, развитие апофизарной системы прегенитальных сегментов самцов) рассматриваются как диагностические признаки *Miletini* (Eliot, 1973, 1986). Далее приведена характеристика основных эволюционных изменений структур гениталий *Miletini*.

1. Тегумен. У представителей двух сестринских родов (*Miletus* и *Allotinus*) наблюдается обособление дистальной и проксимальной частей тегумена параллельно с развитием подвижного сочленения между ними. При этом между проксимальной частью тегумена и винкулумом сочленение отсутствует, но имеется разделяющее их ребро жесткости. Такое уникальное строение IX сегмента сохраняется у всех ориентальных родов трибы *Miletini*, включая *Logania* Distant, 1884 (Eliot, 1986). У африканского рода *Megalopalpus*, сестринского по отношению к ориентальным родам *Miletus*, *Allotinus* и *Logania*, дифференциация тегумена на 2 части не сопровождается развитием подвижного сочленения между ними. По Элиоту (Eliot, 1973), подвижное сочленение возникло не внутри тегумена, а между тегуменом и винкулумом. Если это верно, то придется признать, что депрессоры ункуса, *m1*, отходят от дорсальной части винкулума, что маловероятно, поскольку эти мышцы у дитризных чешуекрылых (инфраотряд *Papilionomorpha*) характеризуются редким постоянством топографии.

Таким образом, разделение тегумена на 2 части – аутапоморфия всей трибы *Miletini*, а возникновение вторичного подвижного сочленения между частями тегумена – аутапоморфия исключительно ориентальных родов трибы *Miletini*.

2. Ункус. В отличие от большинства *Lycaenidae*, ункус у *Miletini* без непарного основания и состоит из 2 обособленных лопастей сходного строения. У большинства ориентальных видов лопасти ункуса прямоугольные или трапециевидные, реже круглые (Eliot, 1986), и только у всех видов африканского рода *Megalopalpus* они имеют форму треугольных лопастей. Лопастии ункуса значительно увеличены, расположены в парасагиттальных плоскостях, и их медиальные поверхности сближены между собой. В других группах *Lycaenidae* сопоставимое увеличение лопастей ункуса неизвестно.

3. Мышца *ml*. К необычному скелету ункуса добавляется дифференциация депрессоров ункуса, *ml*, одной из наиболее постоянных пар мышц в гениталиях *Lepidoptera*. Известны лишь единичные случаи расщепления *ml* у *Tineidae* (Кузнецов, Стекольников, 1996), *Castniidae* (Kozlov et al., 1998) и *Lycaenidae* (у *Polyommatus icadius* (Grum-Grshimailo, 1890)). У ориентальных родов *Miletini* они разделяются на 3 пары пластинчатых мышц, в то время как у *Megalopalpus* их только 2 пары. Дифференциация депрессоров ункуса, вероятно, связана с исключительным увеличением ункуса и свойственна всем представителям трибы *Miletini*, представляя собой аутапоморфию этой трибы.

4. Каудальный выступ вентромедиальной стенки винкулума. В трибе *Miletini* отсутствует типичный саккус (Eliot, 1986) – обычно овальный полый выступ вентральной стенки медиальной области винкулума, направленный внутрь брюшка. Вместо него возникает так называемый «saccus directed caudal» (Eliot, 1973) – вытянутый назад треугольный выступ медиальной области винкулума. У *Miletus chinensis* этот выступ имеет языковидную форму и частично служит аподемой для протракторов эдеагуса *m7(6)*. В остальных трибах подсем. *Miletinae* сохраняется типичный саккус, и, таким образом, «saccus directed caudal» является аутапоморфией трибы *Miletini*. Соответственно, его развитие в подсем. *Lipteninae* произошло независимо и не дает основания считать подсемейства *Lipteninae* и *Miletinae* сестринскими таксонами.

5. Вальварно-фаллический комплекс. Масштабные изменения возникают у *Miletini* в вентральной области гениталий (рис. 7, А–Г). Вальвы сливаются в основании вентральными краями, превращаясь в непарный орган (рис. 7, Б–Г). У чешуекрылых нередко наблюдается сближение вальв, но их слияние с утратой взаимной подвижности встречается нечасто. Среди *Lycaenidae* слияние вальв найдено у некоторых *Theclinae* (Кузнецов, Стекольников, 1998) и *Miletinae*, в древнем африканском роде *Thestor* Hübner, [1819] (Eliot, 1973). Неясно, насколько широко представлен этот существенный признак в пределах всего подсем. *Miletinae*.

Параллельно у *Miletini* за счет вентрального сокращения площади анеллуса эдеагус оказывается плотно прижатым к вальвам или даже частично сливается с их вентральной областью. В результате возникает вальварно-фаллический комплекс, формирование которого завершает модифицированный анеллус, обладающий специфическим строением у всех 3 исследованных родов (рис. 7, Б–Г). Однако, как и в отношении других признаков, *Megalopalpus* значительно отличается от *Miletus* и *Allotinus* разви-

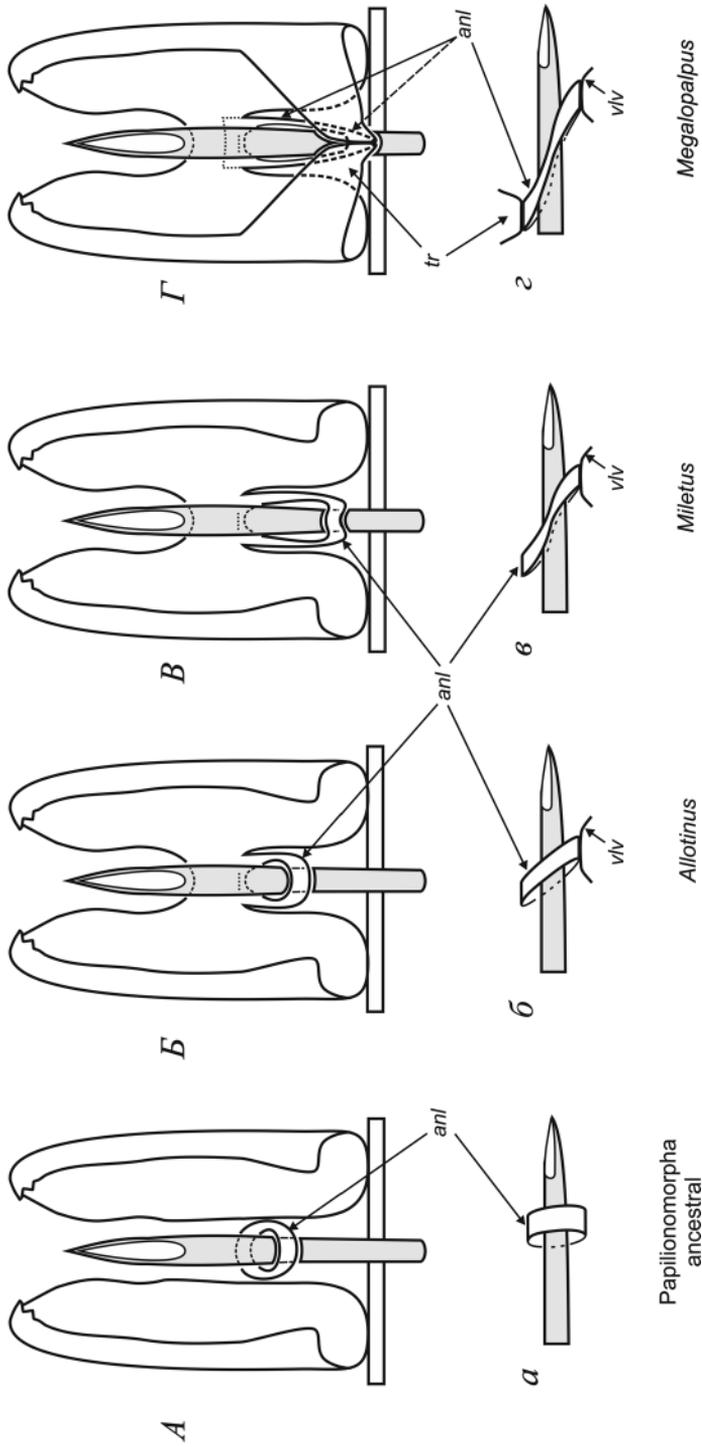


Рис. 7. Морфологический ряд вальварно-фаллического комплекса (схема), верхний ряд (А-Г) – вид сверху; нижний ряд (а-г) – вид сбоку.

тием транстиллы за счет медиального срастания оснований костального края вальв. Эдеагус в этом случае оказывается целиком окруженным вальвами. Таким образом, формирование вальварно-фаллического комплекса – одна из наиболее ярких аутапоморфий всей трибы *Miletini*, а развитие транстиллы мы рассматриваем как аутапоморфию рода *Megalopalpus*.

6. Мышцы *m4* – леваторы вальв. Исходно мышцы *m4* у *Papilionoidea* отходят от латеральной области винкулума, тогда как в трибе *Miletini* – от тегумена. Переход места прикрепления *m4* с винкулума на тегумен происходит независимо и внутри некоторых других подсемейств *Lycaenidae*: у *Lipteninae* (Stekolnikov, Korzeev, 2019) и *Polyommatae* (Стекольников, Кузнецов, 2005; Стекольников, Корзеев, 2019). В остальных изученных группах голубянок эти мышцы отходят от винкулума (плезиоморфное состояние признака). Таким образом, базальное прикрепление у *Miletini* *m4* к тегумену трактуется как аутапоморфия этой трибы.

7. Гомологи протракторов эдеагуса *m6(5)*. Если у *A. substrigosus* и *Megalopalpus zymna* мышцы *m6(5)* отходят от базального выроста эдеагуса, то у *Miletus chinensis* они начинаются от склеротизованных стенок дивертикула анеллуса и только частично – от базального выроста эдеагуса. Такое прикрепление возникло благодаря близости дивертикула анеллуса к эдеагусу и может считаться аутапоморфией *M. chinensis* и, предположительно, всего рода *Miletus*.

8. Гомологи ретракторов эдеагуса *m7(6)*. Прикрепление этих фаллических мышц к базальному выросту эдеагуса является аутапоморфией трибы *Miletini*. Такое положение ретракторов эдеагуса среди *Lycaenidae* описывалось неоднократно: у *Polycaena tamerlana* Staudinger, 1886 (*Nemeobiinae*) (Кузнецов, Стекольников, 1998), анцестральных *Lipteninae* (*Liptenini* и *Epitolini*) (Stekolnikov, Korzeev, 2019), а также независимо в некоторых филогенетически удаленных таксонах, например, у *Zanclabara scabiosa* Butl. (*Drepanidae*), *Lyssa zampa* Butl. (*Uraniidae*), *Colias hyale* (L.) (*Pieridae*) или у большинства видов *Olethreutinae* (*Tortricidae*) с каулисом на эдеагусе (Кузнецов, Стекольников, 2001).

9. Редукция юксты и ее мышц *m3*. Обнаруженная у *Miletini* одновременная редукция юксты и мышц *m3* ранее была известна исключительно в специализированных трибах подсем. *Theclinae*, таких как *Eumaeini* и *Tomarini* (Кузнецов, Стекольников, 1998). Таким образом, приведенный признак является не уникальной аутапоморфией трибы *Miletini*.

Апофизарная система VII и VIII абдоминальных сегментов самцов трибы *Miletini*

Апофизарная система самцов – уникальная аутапоморфия трибы *Miletini*, не имеющая аналогов среди чешуекрылых. Апофизы VIII сегмента прегенитальных сегментов *Melitini* были отмечены Элиотом (Eliot, 1986) в качестве диагностического признака этой трибы. Внешне сходная, но не гомологичная апофизарная система в брюшке самцов была описана для некоторых специализированных пустынных видов *Psychidae*, самки которых не покидают куколочного экзувия, например, у *Deuterohyalina malvinella* (Millière, 1858), *D. albida* Esper, 1987 или *Lepidoscioptera plumistrella* (Hübner, [1796]) (Кожанчиков, 1976). В отличие от апофизов *Miletini*, у *Psychidae* они отходят не от тергита, а от сильно склеротизованного стернита VIII сегмента. Таким

образом, апофизарные системы самцов *Miletini* и *Psychidae* возникли независимо и могут считаться аутапоморфиями этих групп.

Наиболее вероятная гипотеза функциональной роли апофизарных мышц у самцов *Miletini* – ретракция после копуляции гениталий с гипертрофированным унксом. Предложенная нами трактовка функционирования мышц косвенно подтверждается находкой брюшка самца *Allotinus substrigosus*, у которого сильно выдвинуты лопасти ункуса и втянут VIII тергит, а также выдвинут и опущен винкуло-вальварный комплекс. При этом было установлено растяжение вентральной области VIII сегмента. Таким образом, роль апофизарной системы самцов предположительно связана с копулятивной функцией, а само возникновение апофизов, в свою очередь, зависит от необычного увеличения дорсальной области гениталий и, в частности, ункуса.

Развитие апофизарной системы в брюшке самцов может служить косвенным доказательством легкости возникновения в эволюции подобных функциональных систем у самок, ставя под сомнение признание их апофизарной системы в качестве признака общего плана строения чешуекрылых (Kristensen, 1984b).

Сходство и различия между афротропическим и ориентальными родами *Miletini*

Афротропический вид *Megalopalpus zymna* хорошо отличается от исследованных ориентальных видов *Miletus chinensis* и *Allotinus substrigosus* функционально-морфологическими признаками гениталий самцов. Так, у *Megalopalpus zymna* отсутствует подвижное сочленение между проксимальной и дистальной частями тегумена, депрессоры ункуса разделены не на 3, а только на 2 мышцы; кроме того, иначе сформирован вальварно-фаллический комплекс и возникла сложная транстилла, на аподемальный вырост которой частично сдвинулось место прикрепления *m4*. Таким образом, имеется существенное расхождение признаков скелета и мускулатуры гениталий между афротропическим и ориентальными видами. Однако, учитывая незначительные внутриродовые различия у *Miletini*, проиллюстрированные в монографии Элиота (Eliot, 1986), мы полагаем, что это обнаруженное расхождение признаков *Megalopalpus zymna* с одной стороны и *Miletus chinensis* и *Allotinus substrigosus* с другой можно экстраполировать на родовой уровень. Таким образом, этот морфологический разрыв внутри трибы характеризует таксономическую дивергенцию между аборигенным африканским родом и ориентальными родами – *Miletus* и *Allotinus*. Особое таксономическое положение *Megalopalpus* в трибе *Miletini* было отмечено ранее Элиотом (Eliot, 1973), выделившим в ее составе 2 секции: *Miletus* и *Megalopalpus*.

Можно предположить, что миграция части *Miletini* за пределы Африки около 29.8 (24.4–35.6) млн лет назад (Kaliszewska et al., 2015) привела к возникновению за это время нескольких специфических различий в строении гениталий и прегенитальных сегментов между *Megalopalpus* и переселенцами в Южную Азию. Таким образом, молекулярная кладограмма, содержащая хронологию дивергенции таксонов (Kaliszewska et al., 2015), дает приблизительное представление о времени трансформации морфологических структур.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Уникальные функционально-морфологические особенности гениталий, в том числе признаки мускулатуры, противопоставляют трибу *Miletini* остальным таксонам подсемейства. Это прежде всего такие уникальные признаки, как дифференциация тегумена на 2 части, гипертрофия ункуса и дифференциация его депрессоров, возникновение необычного вальварно-фаллического комплекса, модификация анеллуса, а также изменение топографии фаллических мышц и одновременная редукция юксты и ее мышц. По сравнению с *Miletini*, скелет гениталий триб *Lachnocnemini* и *Liphyrini* демонстрирует ярко выраженный анцестральный тип строения (Stempffer, 1967; Eliot, 1973; Sáfíán, 2015). В этих трибах аннулус имеет хорошо развитый саккус, короткий тегумен, негипертрофированный ункус, цилиндрический эдеагус с корнутусами, развитую юксту и широкие вальвы, не слитые между собой. Таким образом, триба *Miletini*, возраст которой составляет 29.8 (24.4–35.6) млн лет (Kalisztwska et al., 2015), отличается от более древних *Liphyrini* и *Lachnocnemini* (возраст – около 40 млн лет) высоким уровнем специализации. Этим подсем. *Miletinae* сходно с *Lipteninae*, в котором одна из триб, *Pentilini* (возраст – около 30 млн лет) (Espeland et al., 2018) достигает не менее высокой степени специализации гениталий по сравнению с другими трибами близкого возраста (*Liptenini* и *Epitolini*), сохранившими почти весь комплекс исходных для семейства особенностей (Stekolnikov, Korzeev, 2019). Оба древних подсемейства булавоусых чешуекрылых иллюстрируют закон неравномерности эволюции таксонов.

Интересно, что аборигенный африканский род *Megalopalpus* и ориентальные переселенцы трибы *Miletini*, несмотря на длительную эволюцию на разных континентах, продолжающуюся около 29.8 (24.4–35.6) млн лет (Kaliszewska et al., 2015), и приобретение морфологических различий в гениталиях самцов, одновременно сохранили унаследованные от общих предков уникальные признаки.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы признательны Генеральным директорам совместного Российско-Вьетнамского тропического научно-исследовательского центра А. Н. Кузнецову и Нгуен Хон Зы за помощь в организации работы в национальном парке Кат Тьен (Вьетнам), а также А. Л. Монастырскому (Вьетнам) за передачу в наше распоряжение большой серии экземпляров *Allotinus substrigosus*, пригодных для изучения скелета и мускулатуры. Мы благодарны В. В. Аникину (Россия) и С. Сафиану (Szabolcs Sáfíán, Hungary) за предоставление для изучения экземпляров *Megalopalpus zymna*.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 18-04-00312).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Кожанчиков И. В. 1976. Чехлоносы-мешочницы (сем. Psychidae). Фауна СССР, новая серия № 62. Насекомые чешуекрылые. Т. 3, ч. 2. М.; Л.: Издательство Академии наук СССР, 516 с.
- Корзеев А. И., Стекольников А. А. 2016. Сопоставление сравнительно-морфологических данных с «молекулярными» филогенетическими деревьями: заключительный этап эволюции скелетных признаков гениталий самцов в подтрибе *Polyommantina* (Lepidoptera, Lycaenidae). Часть 1. Вальвы, эдеагус и юкста. Энтомологическое обозрение **95** (3): 473–503. <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=28368599> (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 Polyommata (Lepidoptera, Lycaenidae). Part 1. Valvae (distal part), aedeagus, and juxta. *Entomological Review* **96** (6): 647–671. doi: 10.1134/S0013873816060014).
- Кузнецов В. И., Стекольников А. А. 1996. Филогенетические отношения некоторых подсемейств настоящих молей (Lepidoptera, Tineidae) по результатам изучения функциональной морфологии гениталий самцов. *Энтомологическое обозрение* **75** (2): 323–337.
- 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. (Kuznetsov V. I., Stekolnikov A. A. 1998. Evolution of male genital skeleton and muscles in the families Riodinidae and Lycaenidae (Lepidoptera). *Entomological Review* **78** (6): 691–705).
- 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. 2010. Эволюция скелета и мускулатуры гениталий самцов в семействе Lycaenidae (Lepidoptera). II. Инфратриба Polyommata 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 Polyommata Swainson, 1827. *Entomological Review* **91** (1): 37–57. doi: 10.1134/S0013873811010040).
- Стекольников А. А., Корзеев А. И. 2019. Мускулатура гениталий самцов ориентальных видов сем. Lycaenidae (Lepidoptera). Трибы Lycaenisthini и Polyommataini. *Энтомологическое обозрение* **98** (2): 339–357. doi: 10.1134/S0367144519020084 (Stekolnikov A. A., Korzeev A. I. 2019. Morphology of the male genitalia in the Oriental species of the family Lycaenidae (Lepidoptera). Tribes Lycaenisthini and Polyommataini. *Entomological Review* **99** (3): 1–16. doi: 10.1134/S001387381903001X).
- 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 Polyommata (Lepidoptera, Lycaenidae). *Энтомологическое обозрение* **92** (3): 517–536. <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=20205535> (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 Polyommata (Lepidoptera, Lycaenidae). *Entomological Review* **94** (2): 166–180. doi: 10.1134/S0013873814020031).
- 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. <https://doi.org/10.5962/bhl.part.11171>
- Eliot J. N. 1986. *A review of the Miletini (Lepidoptera: Lycaenidae)*. Bulletin of the British Museum (Natural History). *Entomology* **53** (1): 1–105.
- 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. doi: 10.1016/j.cub.2018.01.061
- Forbes W. T. M. 1939. The muscles of the lepidopterous male genitalia. *Annals of the Entomological Society of America* **1**: 1–10.
- Fruhstorfer H. 1916. Ein neues Organ bei den Gerydinae (Lycaenidae). *Societas Entomologica* **31** (1): 2.
- Jong de R., Vane-Wright R. I., Ackery P. R. 1996. The higher classification of butterflies (Lepidoptera): Problems and prospects. *Entomologica Scandinavica* **27** (1): 65–101. doi: 10.1163/187631296X00205
- Kaliszewska Z. A., Lohman D. J., Sommer K., Adelson G., Rand D. B., Mathew J., Talavera G., Pierce N. E. 2015. When caterpillars attack: Biogeography and life history evolution of the Miletinae (Lepidoptera: Lycaenidae). *Evolution* **69** (3): 571–588. <https://doi.org/10.1111/evo.12599>
- Korzeev A. I., Stekolnikov A. A. 2017. Congruence between comparative morphology and molecular phylogenies: the Final stage of evolution of the skeletal characters of male genitalia in the subtribe Polyommata (Lepidoptera, Lycaenidae). Part 2. Uncus and subunci. *Entomological Review* **97** (8): 1031–1047. doi: 10.1134/S0013873817080024
- Kozlov M. V., Kuznetsov V. I., Stekolnikov A. A. 1998. Skeleto-muscular morphology of the pterothorax and male genitalia of *Synemon plana* Walker (Castniidae) and *Brachodes appendiculata* (Esper) (Brachodidae), with notes on phylogenetic relationships of tortricoid-grade moth families (Lepidoptera). *Invertebrate Systematics* **12** (2): 245–256.

- Kristensen N. P. 1984a. The male genitalia of *Agathiphaga* (Lepidoptera: Agathiphagidae) and the lepidopteran ground plan. *Entomologica Scandinavica* **15** (2): 151–178.
- Kristensen N. P. 1984b. Studies on the morphology and systematics of primitive Lepidoptera (Insecta). *Steenstrupia* **10** (5): 141–191.
- Sáfián S. 2015. *Aslauga larseni* (Lycaenidae: Miletinae: Liphyrini), a unique new species from the Nimba Mountains, Liberia. *Metamorphosis* **26**: 27–30.
- 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. doi: 10.1134/S001387381701001X
- Stekolnikov A. A., Korzeev A. I. 2019. Male genitalia muscles in the Afrotropical subfamily Lipteninae (Lepidoptera, Lycaenidae). *Entomological Review* **99** (9): 1239–1266. doi: 10.1134/S0013873819090021
- Stempffer H. 1967. The genera of the African Lycaenidae (Lepidoptera, Rhopalocera). *Bulletin of the British Museum (National History)*. *Entomology*, **10** (Supplement): 3–322.
- 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

MALE GENITALIA MUSCLES OF THE BLUES' TRIBE MILETINI (LEPIDOPTERA, LYCAENIDAE: MILETINAE)

A. I. Korzeev, A. A. Stekolnikov

Key words: Lepidoptera, Lycaenidae, Miletinae, male genitalia, muscles, phylogeny.

SUMMARY

The skeleto-muscular characters of the male genitalia in three species of the tribe Miletini have been compared for establishing its phylogenetic position and clarifying relationships between the genera. The muscles of the male genitalia are for the first time described in *Allotinus substrigosus* (Moore, 1884), *Miletus chinensis* C. Felder, 1862 and *Megalopalpus zymna* (Westwood, 1851). A set of unique characters was found to oppose Miletini to the majority of the rest taxa of the Miletinae: the previously unknown in lepidopterans differentiation of the depressors of uncus and formation of an unpaired valvar-phallic organ. Muscles of the unique structure present in the Lepidoptera, the apophysar system of the male abdominal segment VIII, are described for the first time. The common features and distinctions in the functional organization of the genitalia between the aborigine African and the Oriental species of the Miletini have been revealed.