

УДК 595.789 : 591.464

МУСКУЛАТУРА ГЕНИТАЛИЙ САМЦОВ ГОЛУБЯНОК ПОДСЕМ. ARHNAEINAE (LEPIDOPTERA, LYCAENIDAE)

© 2022 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 21.12.2020 г.

После доработки 23.01.2022 г.

Принята к публикации 23.01.2022 г.

Изучена морфология скелета и мускулатуры гениталий самцов голубянок подсем. Arhnaeinae, распространенного преимущественно в Афротропической области, в сравнении с организацией этих структур в других древних таксонах сем. Lycaenidae. На основе анализа новых сравнительно-морфологических признаков и с привлечением литературных данных обсуждается положение Arhnaeinae в системе сем. Lycaenidae. Впервые исследована мускулатура гениталий самцов представителей не близко родственных родов Arhnaeinae: *Phasis thero* (Linnaeus, 1764), *Chrysoiritis pyroeis* (Trimen, 1864) и *Aloeides pierus* (Cramer, [1779]). Установлено, что состав и топография их мышц, в отличие от ранее изученного среднеазиатского вида *Cigaritis epargiros* (Eversmann, 1854), соответствуют общему плану строения нимфалоидной группы семейств (Nymphalidae + Lycaenidae), обнаруживая архаичность по сравнению с такими ранними ветвями сем. Lycaenidae, как подсемейства Curetinae и Riordininae. Установлено симплезиоморфное сходство признаков мускулатуры Arhnaeinae и Lipteninae (Liptenini). Показано, что подсемейства Arhnaeinae, Poritiinae s. str., Lipteninae и Miletinae объединяет такой общий признак скелета гениталий, как вытянутая в узкую каудальную пластинку нижняя стенка саккуса («saccus directed caudal»). Однако остается неясным, является ли этот признак синапоморфией этих подсемейств или же он возник в результате параллельной эволюции и представляет собой гомоплазию.

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

DOI: 10.31857/S0367144522010075

Морфология скелетно-мышечной системы гениталий Lycaenidae стала предметом пристального внимания только с конца XX в., несмотря на то, что именно признаки скелета гениталий около 100 лет плодотворно используются в таксономии и филогении чешуекрылых. К настоящему времени изучена мускулатура большинства подсемейств голубянок – Lycaeninae, Polyommatainae, Theclinae (Кузнецов, Стекольников, 1998, 2001; Стекольников, Кузнецов, 2005; Стекольников, 2010; Стекольников и др., 2013; Стекольников, Корзеев, 2019), а также представителей древних подсемейств из тропических фаун: Riordininae, Curetinae, Lipteninae и Miletinae (Кузнецов, Стекольников, 1998; Stekolnikov, Korzeev, 2017, 2019; Корзеев, Стекольников, 2021).

Подсем. Aphnaeinae Distant, 1884 распространено преимущественно в Африке с очень незначительным проникновением в Ориентальную область и Палеарктику. До недавнего времени этот таксон рассматривался в качестве трибы подсем. Theclinae (Eliot, 1973; Scott, 1985; Heppner, 2003). При этом высказывалось мнение о примитивности трибы Aphnaeini по сравнению с другими группами подсемейства, в том числе и на основании изучения скелетно-мышечной системы гениталий самцов *Cigaritis epargiros* (Eversmann, 1854) (Кузнецов, Стекольников, 1998). Молекулярно-генетические исследования последнего времени (Kaliszewska et al., 2015; Espeland et al., 2018) показали древнее происхождение этого таксона и отсутствие прямой родственной связи его с подсем. Theclinae. В результате этих исследований триба Aphnaeini в таксономических работах вновь получила статус подсем. Aphnaeinae (Williams, 2015). Однако филогенетическое положение его все-таки остается неясным. Так, по З. Калишевской с соавт. (Kaliszewska et al., 2015, fig. 1), подсем. Aphnaeinae противопоставляется филогенетической ветви, состоящей из 2 сестринских подсемейств: Poritiinae s. l. (Poritinae + Lipteninae) и Miletinae, а по другим данным (Espeland et al., 2018, fig. 1), Aphnaeinae вместе с Poritiinae s. l. образуют сестринскую группу, противопоставленную подсем. Miletinae. Авторы надеются, что изучение скелетно-мышечной системы в какой-то степени поможет оценить возникшее разночтение и, кроме того, позволит установить сходство и различия в морфологической эволюции этих близких подсемейств голубянок.

Генитальный аппарат самцов подсем. Aphnaeinae содержит все основные структуры: тегумен, винкулум, ункус, субункусы, вальвы, юксту и эдеагус. Строение скелета гениталий этого таксона исследовалось ранее, и в литературе можно найти схематические изображения генитальных структур разных видов (Stempffer, 1967; Eliot, 1973; Heath, 1997), а мускулатура была описана только у *Cigaritis epargiros* (Кузнецов, Стекольников, 1998; рис. 3).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследованы скелет и мускулатура гениталий 3 видов подсем. Aphnaeinae: *Phasis thero* (Linnaeus, 1764), *Chrysothis pyrois* (Trimen, 1864) и *Aloeides pierus* (Cramer, [1779]). Экземпляры 2 первых видов были зафиксированы при сборе в природе в 70%-ном этаноле. Мускулатура самца *A. pierus* была исследована у единственного сухого экземпляра. Кроме того, для анализа привлечены сведения о топографии мускулатуры ранее исследованного среднеазиатского вида *Cigaritis epargiros* (Eversmann, 1854) (Кузнецов, Стекольников, 1998).

У зафиксированных в 70%-ном этаноле бабочек пинцетом извлекали генитальный аппарат и очищали его от жировой ткани. Затем пинцетом и скальпелем производили экстирпацию фрагментов гениталий вместе с мышцами, позволяющую определить места их прикрепления. Для исследования мышц сухих экземпляров необходимо предварительное мягкое кипячение брюшка в воде и затем в слабой щелочи с периодическим контролем степени размягчения тканей под микроскопом (с интервалом ~ 1 мин).

Наиболее эффективный способ анатомирования гениталий самцов у большинства видов Лусаениды включает 4 этапа.

1. Дорсальная перерезка винкулума выше места прикрепления аддукторов вальв *m4* с последующим рассечением самих аддукторов. В результате обеспечивается возможность извлечения дорсальной области гениталий с депрессорами ункуса (*m1*) и ретракторами анального конуса *m2(10)*. Если мышцы *m4* прикреплены в верхней части винкулума или на тегумене, то перерезку винкулума следует производить синхронно с их рассечением.

2. Извлечение пинцетом эдеагуса после продольного рассечения тегумена и перерезки фаллических мышц *m6(5)* и *m7(6)*.

3. Визуальное определение после удаления эдеагуса на оставшейся нижней части препарата мест прикрепления фаллических мышц *m6(5)* и *m7(6)*, а также аддукторов вальв *m4* и вентральных абдукторов вальв *m8(3)*.

4. Исследование мышц вальвы *m4* и *m5(7)* при постепенном удалении ее медиальной мембраны. Предварительно рекомендуется изучить положение мышцы под микроскопом в проходящем свете.

При анатомировании сильно модифицированных гениталий необходима коррекция хода операции.

Исследованные виды не входят в перечень охраняемых видов в Южно-Африканской Республике (Henning et al., 2009).

В работе для обозначения мышц использована номенклатура, совмещающая два ее широко применяемых варианта. В приведенных в статье обозначениях первая цифра, расположенная до скобок, соответствует номенклатуре В. Форбса (Forbes, 1939), в то время как в скобках приведены цифровые обозначения, использовавшиеся российскими исследователями (Кузнецов, Стекольников, 2001).

РЕЗУЛЬТАТЫ

***Phasis thero* (Linnaeus, 1764)**

Скелет

Гениталии самца *Phasis thero* были схематично изображены Г. Штемпфером (Stempffer, 1967; fig. 154) и А. Хитом (Heath, 1997; figs. 92, 124).

IX сегмент представлен аннулусом (рис. 1, 1).

Тегумен куполообразный (рис. 1, 1), немного вытянут вперед. В его дистальной части выпуклая медиальная область сливается с ункусом, а проксимальные углы латерально переходят в винкулум.

Ункус (рис. 1, 1, 2) в виде широкой выпуклой лопасти с латерально закругленными краями и с медиальным притупленным выступом на дистальном конце. Медиально ункус слит с тегуменом, но латерально отделен от него мембранозными окнами.

Субункусы серповидные, сочлененные с тегуменом возле базальных углов ункуса (рис. 1, 1, 3).

Анальный конус (рис. 1, 1) снабжен вытянутой субанальной пластинкой лодкообразной формы («symbiform»).

Винкулум узкий (рис. 1, 1), дорсально слитый с тегуменом и переходящий вентрально в плоский треугольный *саккус*. Вентральная поверхность саккуса вытянута назад, образуя каудальную пластинку саккуса, соответствующую «saccus directed caudal» (по: Eliot (1973)).

Вальвы широкие, трапециевидные, с сильно склеротизованными латеральными стенками (рис. 1, 1). Медиальные стенки вальв (рис. 2, 1) мембранозные, но с обширной зоной склеротизации костального края и саккулусов. Костальный край вальв дистально образует закругленные дорсальные выросты, а его проксимальная область

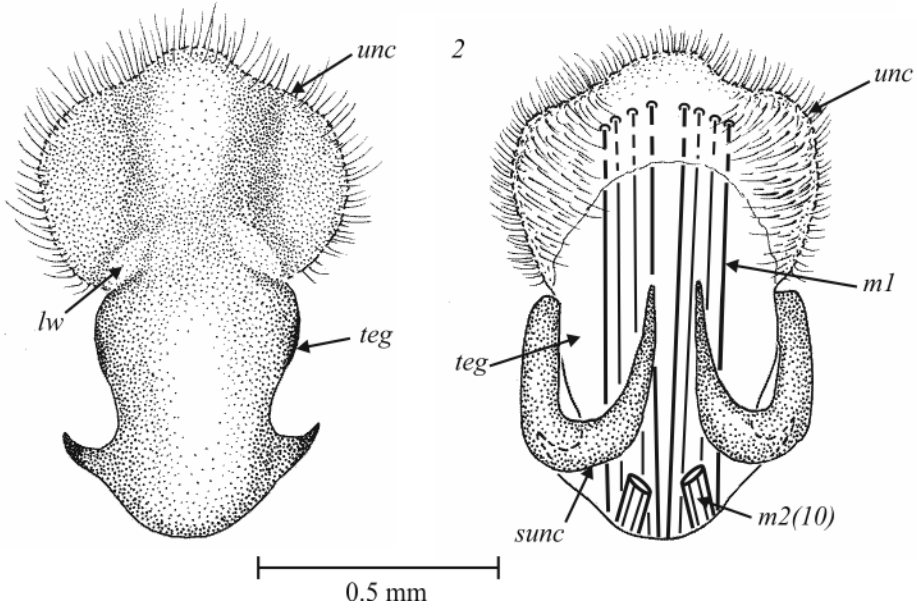
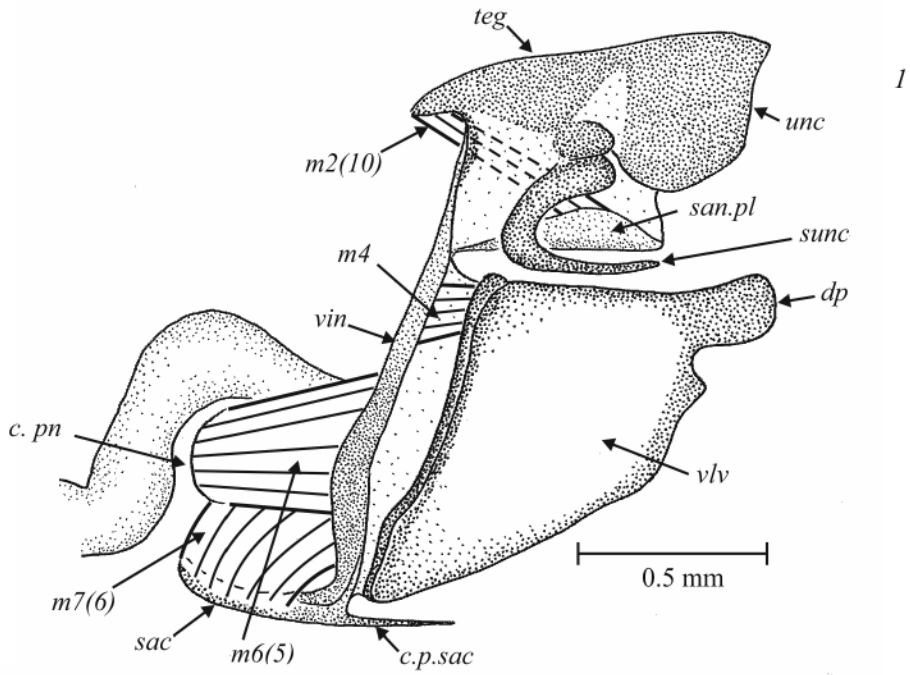


Рис. 1. *Phasis thero* (L.), гениталии самца, скелет и мускулатура.

1 – гениталии, вид сбоку; 2 – ункус и тегумен, вид сверху; 3 – то же, вид снизу.

Обозначения на рис. 1–5. *aed* – эдеагус; *c. p. sac* – каудальная пластинка саккуса; *san. pl* – субанальная пластинка; *anl* – анеллус; *ann* – аннулус; *dp* – дорсальный вырост вальвы; *crn* – корнутусы; *c. pn* – базальный вырост эдеагуса; *htrs* – гемитранстилла; *sac* – саккус; *scl* – саккулус; *sunc* – субункус; *teg* – тегумен; *unc* – ункус; *vin* – винкулум; *vlv* – вальва; *jx* – юкста. Названия мышц приведены в тексте.

вытянута в лопасть гемитранстиллы. Вальвы сочленены с винкулумом почти на всем его протяжении относительно широкой сочленовной мембраной. Саккулы в основании тесно сближены.

Юкста (рис. 2, 1) состоит из пары плоских треугольных лопастей, расположенных латерально от эдеагуса в основании вальв.

Эдеагус крупный (рис. 2, 2, 3), разделен поперечной склеротизованной складкой в межзональной области на 2 приблизительно равные части: внутреннюю – субзону и наружную – супразону. Субзона с массивным базальным выростом. Дорсально в субзональную часть эдеагуса входит семяизвергательный канал. Супразона несет на везике крупные игловидные корнутусы.

Мышечная мускулатура

Обнаружены 7 пар мышц: *m1*, *m2(10)*, *m4*, *m5(7)*, *m6(5)*, *m7(6)* и *m8(3)*.

m1 – депрессоры ункуса (рис. 1, 3) в виде плоских и широких лент. Они отходят от переднего края тегумена и проникают внутрь ункуса, прикрепляясь к мембранозной вентральной стенке вблизи от его дистального края.

m2(10) – ретракторы анального конуса (рис. 1, 1, 3), начинаются на переднем крае тегумена вентральнее мест базального прикрепления депрессоров ункуса и подходят к латеральным краям субанальной пластинки в ее дистальной области.

Мышцы вальв (рис. 1, 1; рис. 2, 1):

m4 – аддукторы вальв, отходят от верхней части винкулума к лопастям гемитранстиллы.

m5(7) – интравальварные мышцы – продольные, заполняют практически всю полость вальвы, отходят от саккулуса и от сочленовного края вальв, заканчиваясь в основании их дорсального выроста.

m8(3) – абдукторы вальв, идут от вентролатерального угла основания саккулусов к дорсолатеральным углам юксты. Сокращение мышц, возможно, способствует незначительному отведению вальв в стороны.

Мышцы эдеагуса (рис. 1, 1; рис. 2, 2, 3):

m6(5) – протракторы эдеагуса, отходят от латеральных дуг винкулума, направляясь к базальному выросту эдеагуса.

m7(6) – ретракторы эдеагуса, отходят от всей дорсальной поверхности саккуса к межзональной области эдеагуса снизу и сбоку.

Chrysoritis pyroeis (Trimen, 1866)

Скелет

Гениталии бабочек рода *Chrysoritis* Butler, [1897] были изображены Г. Штемпфером (Stempffer, 1967; fig. 159) на примере типового вида *Ch. oreas* (Trimen, 1891). Схематичные рисунки отдельных фрагментов гениталий многих представителей

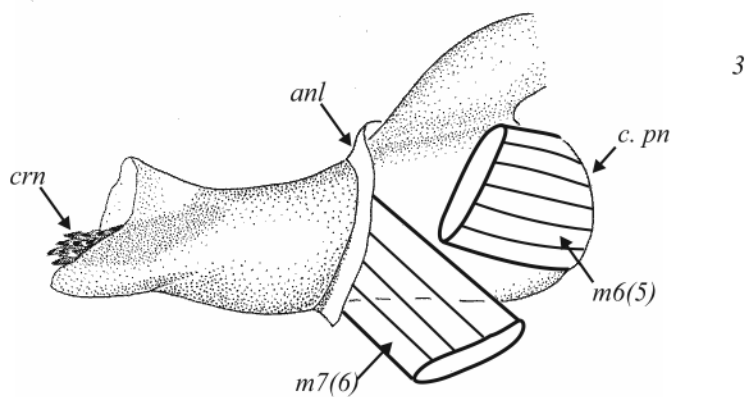
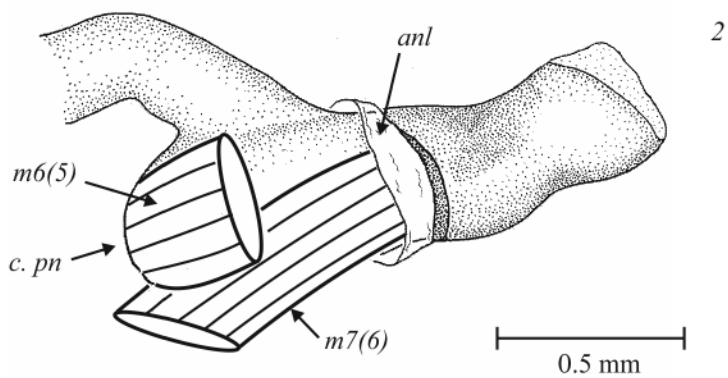
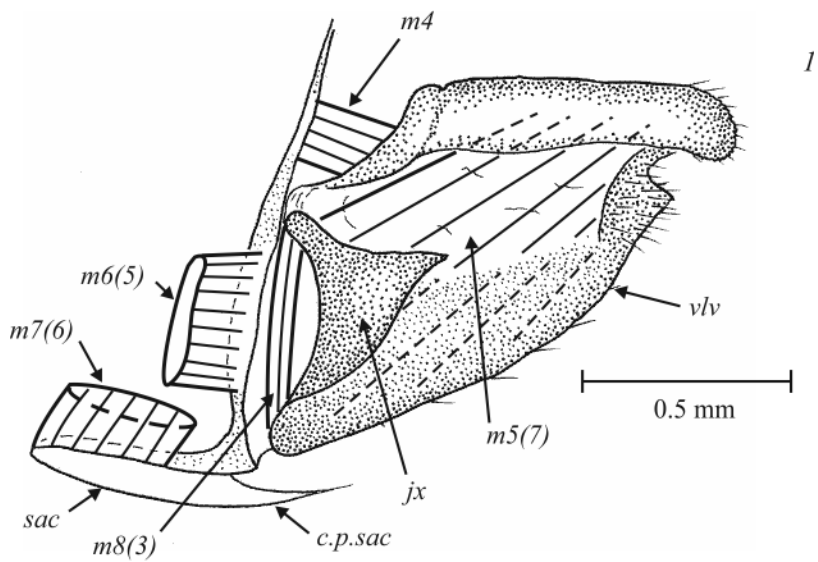


Рис. 2. *Phasis thero* (L.), гениталии самца, скелет и мускулатура.

1 – правая вальва, вид на медиальную поверхность; 2 – эдеагус, вид справа; 3 – то же, вид слева.

Arphaeinae, в том числе исследованного нами *Ch. pyroeis*, опубликованы А. Хитом (Heath, 1997).

Тегумен куполообразный (рис. 3, 1–3), слит с ункусом в единую структуру. Проксимально он образует медиальный бугор, переходящий в латеральные части винкулума.

Ункус лопастевидный (рис. 3, 1–3). Его латеральные части с закругленными краями опущены вниз. Каудальный край ункуса с очень коротким тупым медиальным выступом. Хотя ункус и тегумен медиально слиты между собой, их латеральные части разделены мембранозными окнами.

Субункусы сочленены с тегуменом (рис. 3, 1, 3). Ветви субункусов отходят от своего основания вниз, переходя дистально в прямые каудальные выросты. В основании прямых частей субункусов расположены более короткие отростки, направленные вниз.

Анальный конус снабжен субанальной пластинкой лодкообразной формы.

Винкулум слит с тегуменом (рис. 3, 1). Его узкие лентовидные латеральные части вентромедиально формируют массивный саккус с немного раздвоенным краниальным концом, а вентромедиальная стенка саккуса позади вытянута в короткую и заостренную каудальную пластинку саккуса.

Вальвы овальные, с сильно склеротизованными латеральными стенками и длинным дорсальным выростом (рис. 4, 1). На медиальной стенке вальв основания костального края расширены в лопасти гемитранстиллы (рис. 4, 1). Вальвы сочленены с винкулумом обширной мембраной, которая книзу сокращается до узкой полоски возле саккуса, в результате вальвы выглядят как бы подвешенными к аннулусу. Вальвы подвижны, хотя основания саккулулов тесно сближены.

Юкста (рис. 4, 1) состоит из пары плоских треугольных, жестко склеротизованных лопастей, расположенных между основаниями медиальных стенок вальв и эдеагусом.

Эдеагус цилиндрический, с развитым базальным выростом (рис. 4, 2). Семяизвергательный канал входит в субзональную часть эдеагуса дорсально.

Мускулатура

Состав мышц как у *Phasis thero*.

m1 – депрессоры ункуса (рис. 3, 3), связывают передний край тегумена с мембранозной вентральной стенкой ункуса возле его дистального края.

m2(10) – ретракторы анального конуса, идут от переднего края тегумена к латеральным краям субанальной пластинки в ее дистальной области.

Вальварные мышцы представлены 3 парами (рис. 3, 1; 4, 1): *m4*, *m5(7)*, *m8(3)*:

m4 – аддукторы вальв, толстые, отходят от латеральной части винкулума к лопастям гемитранстиллы.

m5(7) – интравальварные мышцы, продольные, идут от саккулулов в дистальную область вальв и, проникая внутрь дорсальных выростов, обеспечивают медиальное сгибание этих придатков.

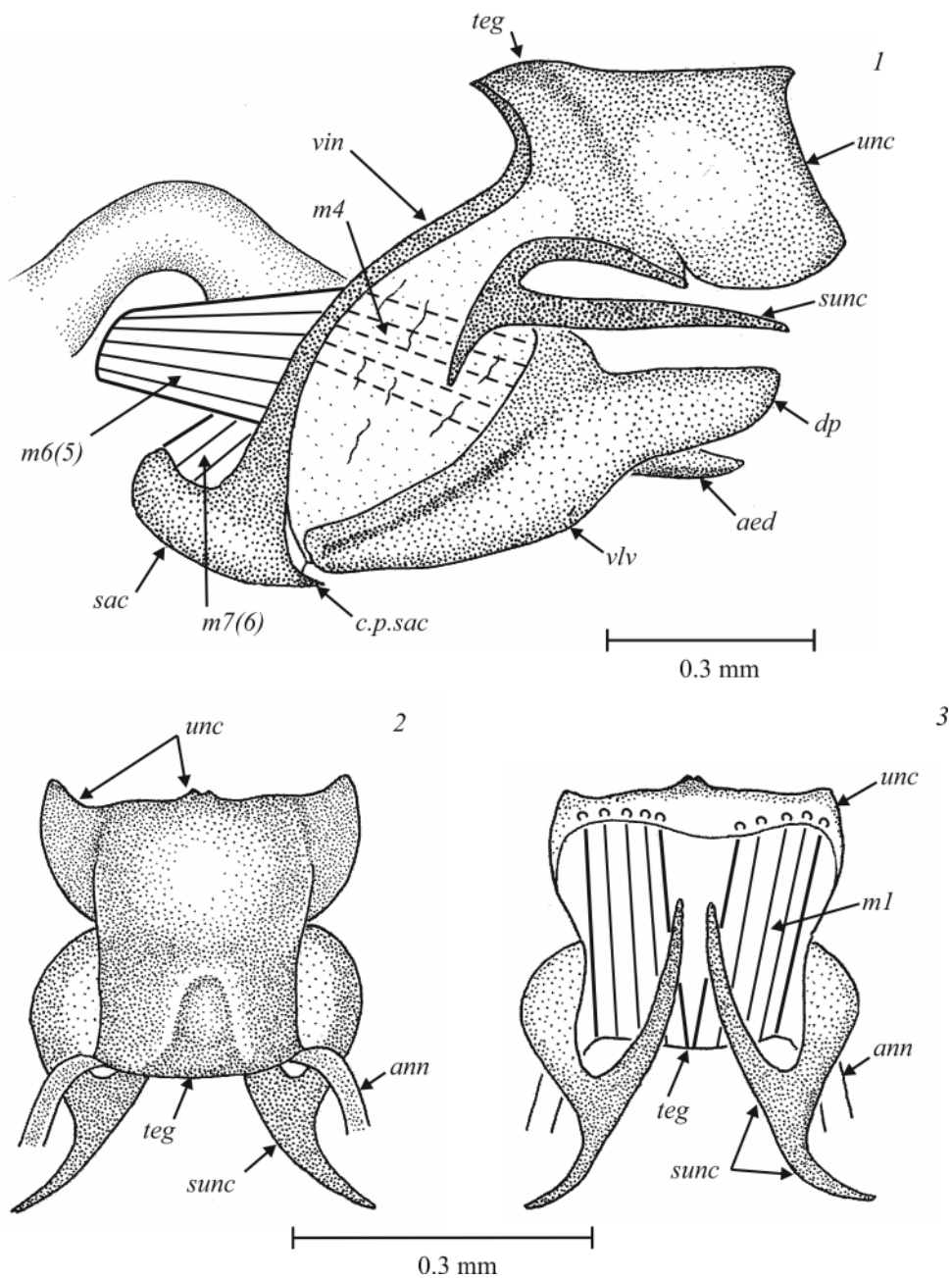


Рис. 3. *Chrysoritis pyroeis* (Trimen), гениталии самца, скелет и мускулатура.

1 – гениталии, вид сбоку; 2 – ункус и тегумен, вид сверху; 3 – ункус и тегумен, вид снизу.

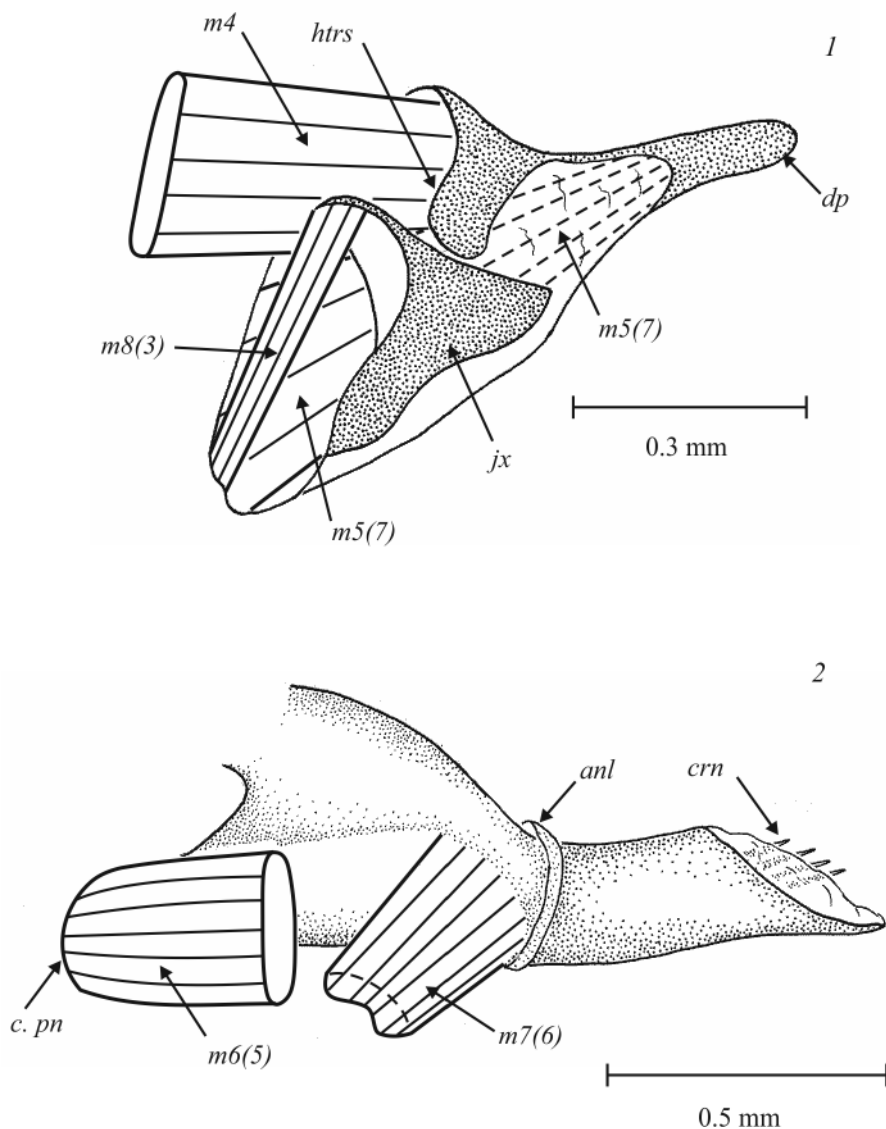


Рис. 4. *Chrysothrips pyrois* (Trimen), гениталии самца, скелет и мускулатура.

1 – правая вальва, вид на медиальную поверхность; 2 – эдеагус, вид справа.

m8(3) – вентральные абдукторы вальв. Они отходят от основания саккулов к дорсальным углам юксты.

Мышцы эдеагуса (рис. 3, 1; 4, 2):

m6(5) – протракторы эдеагуса, отходят от латеральных дуг винкулума в их нижней части к базальному выросту эдеагуса.

m7(6) – ретракторы эдеагуса, отходят от всей дорсальной поверхности саккуса к межзональной области эдеагуса снизу и сбоку.

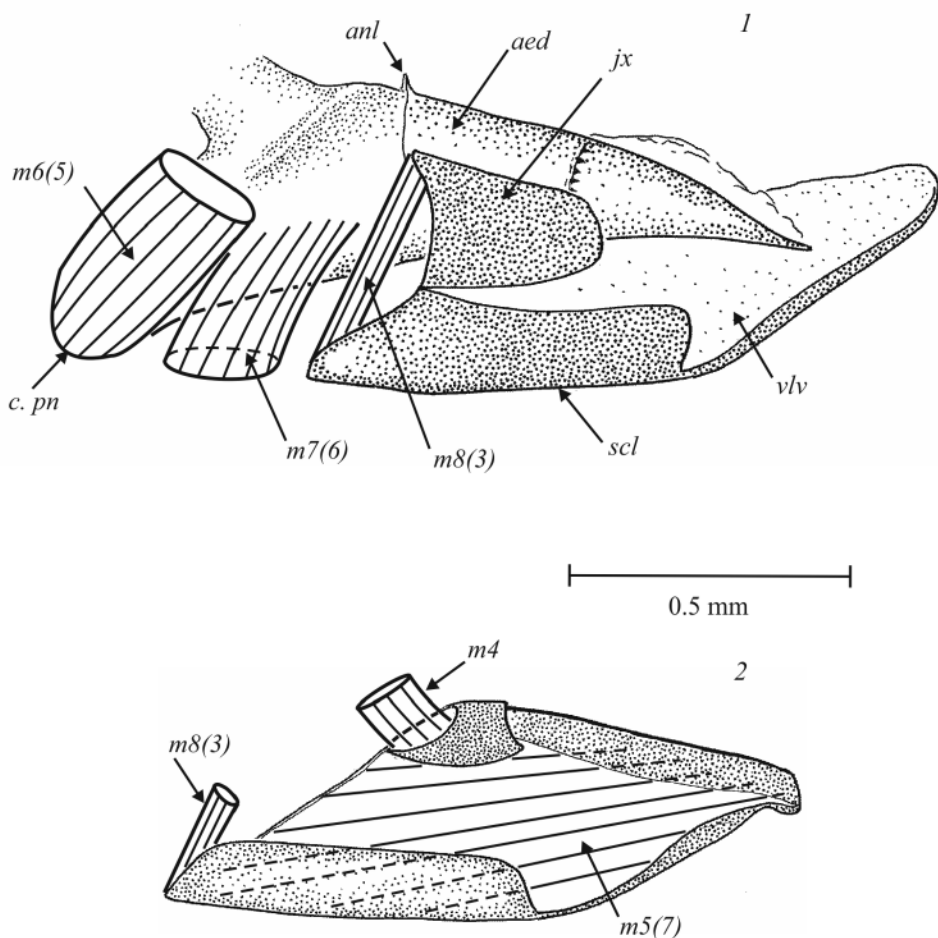


Рис. 5. *Aloeides pierus* (Cramer), гениталии самца, скелет и мускулатура.

1 – эдеагус, правая вальва и юкста, вид на медиальную поверхность; 2 – правая вальва, вид на медиальную поверхность.

***Aloeides pierus* (Cramer, [1779])**

Скелет и мускулатура

Скелет гениталий этого вида подробно изображен в работе А. Хита (Heath, 1997, figs. 44, 119, 157) и ранее, вместе с 2 другими видами этого рода, Г. Штемпфером (Stempffer, 1967, fig. 155). *Aloeides pierus* незначительно отличается от 2 других изученных видов Архнаеинойе формой эдеагуса и вальв, различий же между тремя видами в составе и местах прикрепления мышц нет (рис. 5, 1, 2).

***Cigaritis epargiros* (Eversmann, 1854)**

Скелет и мускулатура

Cigaritis epargiros отличается от всех других видов подсемейства (Кузнецов, Стекольников, 1998) наличием в вальвах дополнительной мышцы *m32*, занимающей

винкуло-вальварное положение. В остальном мускулатура и скелет гениталий самца *C. epargiros* и других видов *Arhnaeinae* сходны.

ОБСУЖДЕНИЕ

Анцестральный тип скелетно-мышечной системы гениталий *Arhnaeinae*

Гениталии самцов в подсем. *Arhnaeinae* имеют сравнительно однотипное строение (Heath, 1997) и все их структуры входят в основной план строения нимфалоидной группы семейств (Кузнецов, Стекольников, 2001). К ним относятся куполовидный тегумен, однолопастной ункус у части видов, серповидные субункусы, сильно развитый саккус, морфологически четко оформленный саккулус, жестко склеротизованная юкста и трубчатый эдеагус с базальным выростом. Таким образом, скелет гениталий *Arhnaeinae* слабее изменен по сравнению с более древними таксонами *Lucycaenidae* (*Curetinae* и *Riodininae*) (Stekolnikov, Korzeev, 2017), у которых сложно дифференцирован анеллус и видоизменены вальвы, особенно сильно у *Curetinae*.

Мышцы, обнаруженные у *Arhnaeinae*, за исключением *m32*, – *m1*, *m2(10)*, *m4*, *m5(7)*, *m6(5)*, *m7(6)* и *m8(3)* – принадлежат к основному плану строения дитризных чешуекрылых и занимают положение, характерное для анцестральных групп (Кузнецов, Стекольников, 2001). Депрессоры ункуса *m1* идут от тегумена к основанию ункуса. Мышцы *m2(10)* связывают тегумен с анальным конусом. Аддукторы вальв *m4* отходят к ним от латеральной части винкулума. Интравальварные мышцы *m5(7)* занимают продольное положение, а *m8(3)* связывают вальвы с юкстой (состояние, характерное для *Lucycaenidae*). Фаллические мышцы *m6(5)* идут от латеральной части винкулума к базальному выросту эдеагуса, а *m7(6)* связывают саккус с зональной областью эдеагуса.

Различия по признакам скелетно-мышечной системы гениталий самцов между родами подсем. *Arhnaeinae*

Подсем. *Arhnaeinae* вместе с *Poritiinae*, *Lipteninae* и *Miletinae* входит в единую филогенетическую ветвь (Espeland et al., 2018), отличаясь от этих таксонов относительным однообразием строения генитального аппарата самцов. Тем не менее, при нанесении на филогенетическое дерево *Arhnaeinae* признаков скелета гениталий, изображенных А. Хитом (Heath, 1997), внутри подсемейства обнаруживаются определенные эволюционные изменения.

Судя по разработанной филогенетической гипотезе (Boyle et al., 2015), подсем. *Arhnaeinae* включает 2 крупные клады. В основании одной из них расположены роды *Tylopaedia* (Trimen, 1868) и *Phasis* Hübner, [1819], у которых ункус однолопастной с небольшим медиальным выступом (Heath, 1997; figs. 50, 51). В других родах этой клады (*Trimenia* Tite et Dickson, 1973, *Axiocerses* Hübner, [1819], *Aphnaeus* Hübner, [1819] и *Aloeides* Hübner, [1819]) ункус также однолопастной, с прямым или слегка выпуклым задним краем (Heath, 1997; figs. 44–49), редко с неглубокой медиальной вырезкой, как у *Zeritis neriene* Boisduval [1836] (там же; fig. 41).

Вторая крупная клада включает роды *Crudaria* Wallengren, 1875, *Cigaritis* Donzel, 1847, *Lipaphnaeus* Aurivillius, 1916, *Chloroselas* Butler, [1886], *Chrysoritis* Butler, [1897] и *Pseudaletis* H. N. Druce, 1888. Эта филогенетическая ветвь эволюционирует в на-

правления трансформации ункуса с едва намеченными двумя закругленными лопастями (*Crudaria* или *Chrysoritis*) (Heath, 1997; figs. 18–31) в типично двулопастную структуру, как у *Cigaritis* (Heath, 1997; figs. 35–39) и близких родов. При этом род *Pseudaletis* Н. Н. Друсе, 1888, помещенный в основание филогенетической ветви, уже обладает двулопастным унксом, т. е. отличия в строении ункуса появляются независимо в разных родах этой клады.

Обе крупные клады различаются также по характеру сочленения вальв с винкулом. В кладе, включающей *Phasis thero*, вальвы компактные, более или менее плотно сочлененные с винкулом на всем его протяжении узкой сочленованной мембраной (см. рис. 1, 1). Вальвы *Chrysoritis*, *Cigaritis* и других близких родов немного вытянутые, треугольные, причем основание их костального края отодвинуто от винкула значительно дальше, чем основание саккулюсов (рис. 3, 1). Обе эволюционные тенденции можно проследить на схемах гениталий, изображенных А. Хитом (Heath, 1997).

Таким образом, в пределах Aphnaeinae можно выделить два направления эволюции ункуса и вальв, которые соответствуют дивергенции таксона (по: Boyle et al., 2015) на две крупные клады. При этом скелет гениталий *Phasis* оказывается более примитивным по сравнению с *Chrysoritis* и *Cigaritis*.

Однообразие скелета гениталий внутри Aphnaeinae соответствует и значительное сходство в топографии мышц у исследованных видов (*Phasis thero*, *Chrysoritis pyroeis*, *Aloeides pierus* и *Cigaritis epargiros*). Единственное серьезное различие между этими таксонами заключается в наличии у *Cigaritis epargiros* уникальной винкуло-вальварной пары мышц *m32* (Кузнецов, Стекольников, 1998). Предполагалось, что эти мышцы возникли путем фрагментации протракторов эдеагуса, имевших ancestrальное прикрепление на вальвах (Стекольников, 2008), в результате чего появились 2 самостоятельные пары мышц: исходные протракторы эдеагуса *m6(5)* и винкуло-вальварные мышцы. Однако ни у Nymphalidae, ни у родственных им Lycaenidae не наблюдается прикрепления протракторов эдеагуса *m6(5)* к вальвам, как у Hesperidae, Papilionidae или Pieridae. Это серьезно противоречит высказанной ранее гипотезе фрагментации *m6(5)* у *Cigaritis epargiros*. Более логично рассматривать появление *m32* в результате расщепления на 2 пары мышц аддукторов вальв *m4*. В пользу такого варианта свидетельствует винкуло-вальварное положение первичных *m4* и производных мышц у *Cigaritis epargiros*. Расщепление аддукторов вальв спорадически встречается у некоторых чешуекрылых, в том числе у Curetinae (Stekolnikov, Korzeev, 2017). Пока неизвестно, является ли присутствие *m32* (= *m4*) общим для всего среднеазиатского рода *Cigaritis* признаком, отличающим его от африканских Aphnaeinae.

Положение Aphnaeinae в системе сем. Lycaenidae

Aphnaeinae, Curetinae и Riodininae. Согласно филогенетическим исследованиям Rhopalocera (Espeland et al., 2018), подсем. Aphnaeinae вместе с Poritiinae s. l. (Poritiinae + Lipteninae) и Miletinae формируют крупную филогенетическую ветвь, противопоставляемую другой обширной группе, включающей подсемейства Lycaeninae, Theclinae и Polyommattinae. В основании обеих филогенетических линий расположены древние группы, Curetinae и Riodininae. По сравнению с ними Aphnaeinae – более молодая группа. Ее возраст составляет приблизительно 60 млн лет, в то время

как дивергенция Curetinae и Riodininae произошла около 80 млн лет назад. Тем не менее, сравнение скелета и мышц гениталий самцов Aphnaeinae с исследованными ранее гениталиями Riodininae и Curetinae показало, что гениталии Aphnaeinae намного примитивнее гениталий предковых групп, обладающих несколькими яркими аутапоморфиями. Так, у Curetinae (Stekolnikov, Korzeev, 2017) сложно дифференцированы вальвы, имеющие гарпу, а анеллус оказывается преобразованным над эдеагусом в верхнюю фультуру. Кроме того, наблюдается расщепление аддукторов вальв, при котором их производные, *m4b*, меняют оба места своего прикрепления и функцию, связывая винкулум с верхней фультурой. Отмечается также редукция вентральных абдукторов вальв *m8(3)*. У двух ранее изученных видов Riodininae, *Polycaena tamerlana* (Staudinger, 1886) (Кузнецов, Стекольников, 1998) и *Paralaxita damajanti* (C. Felder et R. Felder, 1860) (Stekolnikov, Korzeev, 2017), обнаружено расщепление протракторов эдеагуса *m6(5)*. Кроме того, у *Polycaena tamerlana* в гениталиях самцов найдена поперечная интервальварная мышца *m18*, места прикрепления ретракторов эдеагуса *m7(6)* переместились с его медиальной части на базальный вырост (sacculus penis), а также переместились места прикрепления мышц *m4* с вальв на основание дорсальной области анеллуса.

Синапоморфий, объединяющих Aphnaeinae, Curetinae и Riodininae, не установлено.

Aphnaeinae и Lipteninae. В настоящее время подсем. Aphnaeinae и сестринская пара Poritiinae + Lipteninae рассматриваются как исходно единая клада (Espeland et al., 2018). Обособление подсем. Aphnaeinae произошло предположительно в палеоцене около 60 млн лет назад.

Сопоставление признаков скелета и мышц гениталий самцов анцестральных триб Eritolini и Liptenini (Stekolnikov, Korzeev, 2019) с соответствующими признаками Aphnaeinae во многих случаях выявило их симплезиоморфное сходство. Так, *Phasis* и близкие к нему роды, подобно анцестральным Lipteninae, имеют нерасчлененный 9-й сегмент (аннулус), однолопастной ункус, базальный вырост эдеагуса, компактную юксту и полный набор мышц, входящих в основной план строения дневных чешуекрылых (Papilionomorpha), – это *m1*, *m2(10)*, *m4*, *m6(5)*, *m5(7)*, *m7(6)* и *m8(3)*. Места прикрепления всех перечисленных мышц у Aphnaeinae характерны для анцестральных групп, в то время как у Eritolini и Liptenini некоторые из мышц имеют иные места прикрепления. В этих трибах, в отличие от общего плана строения Papilionomorpha, протракторы эдеагуса *m7(6)* прикрепляются к его базальному выросту (синапоморфия Eritolini и Liptenini). Кроме того, юкста значительно модифицирована, с чем, видимо, связана редукция у Eritolini мышц *m8(3)* (аутапоморфия трибы).

Таким образом, подсемейства Aphnaeinae и Lipteninae характеризуются преимущественно симплезиоморфным сходством как скелета, так и мускулатуры гениталий самцов. Единственная синапоморфия скелета гениталий этих таксонов – наличие узкой каудальной пластинки, образованной нижней стенкой саккуса. Хотя, в отличие от Aphnaeinae, у Eritolini и Liptenini саккус не выражен, нижняя стенка медиальной области винкула образует у них сходный заостренный выступ – признак, сформулированный ранее как «saccus, when developed, directed caudal» (Eliot, 1973).

Aphnaeinae и Miletinae. Aphnaeinae расположены на одной ветви с Poritiinae s. l. (Espeland et al., 2018), однако З. Калишевская с соавт. (Kaliszewska et al., 2015) про-

типовопоставляют это подсемейство сестринской паре подсемейств *Miletinae* + *Poritiinae* s. l. (= *Poritiinae* + *Lipteninae*).

Сопоставление признаков скелета и мышц гениталий самцов *Miletinae* и *Aphnaeinae* затруднено, поскольку в *Miletinae* мускулатура гениталий исследована только у представителей трибы *Miletini*, характеризующейся высокой степенью специализации (Корзеев, Стекольников, 2021). О скелете первичных групп *Miletinae* можно судить только по описаниям и схематическим рисункам гениталий (Stempffer, 1967; Eliot, 1973; Sáfián, 2015), демонстрирующим анцестральный тип строения скелета гениталий, например, в родах *Liphya* Westwood, 1864 и *Auslaga* Kirby, 1890. Признаки скелета гениталий этих родов входят в основной план строения *Papilionomorpha* (наличие аннулуса, хорошо развитый саккус, пластинчатый ункус, цилиндрический эдеагус с базальным выростом и развитая юкста). Соответственно, *Aphnaeinae* симплезиоморфны с анцестральными таксонами *Miletinae* по признакам скелета. Наряду с этим *Aphnaeinae* и древние *Miletinae*, как и анцестральные *Lipteninae* (*Liptenini*), обладают единственной синапоморфией – во всех этих группах нижняя стенка саккуса вытянута в каудальную узкую пластинку (Eliot, 1973).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Изучение скелетно-мышечного аппарата гениталий самцов трех видов (*Phasis thero*, *Chrysoritis pyroeis* и *Aloeides pierus*) из двух не близко родственных филогенетических линий *Aphnaeinae* показало глубокую архаичность этого подсемейства. Основные черты частей скелета, состав и расположение мышц гениталий соответствуют основному плану строения группы нимфалоидных чешуекрылых (*Nymphalidae* + *Lycaenidae*). При этом *Aphnaeinae* по уровню архаичности гениталий превосходит такие древние таксоны *Lycaenidae*, как *Curetinae* или *Riodininae*, практически полностью соответствуя исходному состоянию строения *Lycaenidae*. Единственный аутапоморфный признак древней филогенетической ветви, включающей *Miletinae*, *Poritiinae* s. str., *Lipteninae* и *Aphnaeinae*, – это вытянутая в каудальную узкую пластинку нижняя стенка саккуса.

На раннем этапе становления сем. *Lycaenidae* морфологическое разнообразие форм, вероятно, было незначительным, и некоторые филогенетические линии, такие как *Aphnaeinae*, *Poritiinae* s. l., *Lipteninae* (*Liptenini*) и *Miletinae* (*Liphyrini*), в полной мере сохранили анцестральный тип организации до настоящего времени.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы глубоко благодарны В. В. Тихонову (Россия, Пятигорск) и С. И. Мельницкому (Россия, С.-Петербург) за предоставленный материал для анатомических исследований. Мы выражаем также глубокую признательность анонимному рецензенту за полезные замечания и рекомендации.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Корзеев А. И., Стекольников А. А. 2021. Мускулатура гениталий самцов голубянок трибы *Miletini* (Lepidoptera, Lycaenidae: Miletinae). Энтомологическое обозрение **100** (1): 59–78.
<https://doi.org/10.31857/S0367144521010056>
- [Korzeev A. I., Stekolnikov A. A. 2021. Male genitalia muscles of the blues' tribe *Miletini* (Lepidoptera, Lycaenidae: Miletinae). *Entomological Review* **100** (1): 7–22.
<https://doi.org/10.1134/S0013873821010024>].
- 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. [Kuznetsov V. I., Stekolnikov A. A. 2001. *New Approaches to the System of Lepidoptera of the World Fauna (Based on Abdominal Functional Morphology)*. St. Petersburg: Nauka, 462 p.]
- 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 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.
<https://doi.org/10.1134/S0013873811010040>].
- Стекольников А. А., Корзеев А. И. 2019. Мускулатура гениталий самцов ориентальных видов сем. *Lycaenidae* (Lepidoptera). Трибы *Lycaenesthina* и *Polyommatina*. Энтомологическое обозрение **98** (2): 339–357.
<https://doi.org/10.1134/S0367144519020084>
- [Stekolnikov A. A., Korzееv A. I. 2019. Morphology of the male genitalia in the Oriental species of the family *Lycaenidae* (Lepidoptera). Tribes *Lycaenesthina* and *Polyommatina*. *Entomological Review* **99** (3): 1–16.
<https://doi.org/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.
<https://elibrary.ru/item.asp?id=9291421>
- [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.
<http://elibrary.ru/item.asp?id=20205535>
- [Stekolnikov A. A., Lukhtanov V. A., Korzееv 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.
<https://doi.org/10.1134/S0013873814020031>].
- Boyle J. H., Kaliszewska Z. A., Espeland M., Suderman T. R., Fleming J., Heath A., Pierce N. E. 2015. Phylogeny of the *Aphnaeinae*: myrmecophilous African butterflies with carnivorous and herbivorous life histories. *Systematic Entomology* **40**: 169–182.
<https://doi.org/10.1111/syen.12098>
- 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>
- 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** (5): 770–778.e5.
<https://doi.org/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.

- Heath A. 1997. A review of African genera of the tribe Aphnaeini (Lepidoptera: Lycaenidae). *Metamorphosis, Occasional supplement* **2**: 1–60.
https://www.researchgate.net/publication/258121524_A_review_of_African_genera_of_the_tribe_Aphnaeini_Lepidoptera_Lycaenidae
- Henning G. A., Terblanche R. F., Ball J. B. (eds). 2009. South African Red Data Book: Butterflies. SANBI Biodiversity Series 13. Pretoria: South African National Biodiversity Institute, 158 p.
- Heppner J. B. 2003. Tribal classification of the Lepidoptera. *Lepidoptera News* **1–2**: 1–22.
- 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>
- Sáfián S. 2015. *Aslauga larseni* (Lycaenidae: Miletinae: Liphyrini), a unique new species from the Nimba Mountains, Liberia. *Metamorphosis* **26**: 27–30.
- Scott J. A. 1985. The phylogeny of the butterflies (Papilionoidea and Hesperioidea). *The Journal of Research on the Lepidoptera* **23**: 241–281.
- 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.
<https://doi.org/10.1134/S001387381701001X>
- Stekolnikov A. A., Korzeev A. I. 2019. Male genitalia muscles in the Afrotropical subfamily Lipteninae s. str. (Lepidoptera, Lycaenidae). *Entomological Review* **99** (9): 1239–1266.
<https://doi.org/10.1134/S0013873819090021>
- Stempffer H. 1967. The genera of the African Lycaenidae (Lepidoptera, Rhopalocera). *Bulletin of the British Museum (Natural History), Entomology, Supplement* **10**: 1–322.
- Williams M. C. 2015. Classification of the Afrotropical butterflies to generic level. *Metamorphosis* **26**: 102–108.

MUSCLES OF THE MALE GENITALIA IN THE BUTTERFLY SUBFAMILY APHNAEINAE (LEPIDOPTERA, LYCAENIDAE)

A. I. Korzeev, A. A. Stekolnikov

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

SUMMARY

The morphology of the skeleton and musculature of the male genitalia of the subfamily Aphnaeinae (Lycaenidae), distributed mainly in the Afrotropical region, were studied in comparison with their organization in other ancient taxa of the family Lycaenidae. The position of Aphnaeinae in the system of the family Lycaenidae is discussed based on the analysis of the new comparative morphological characters and with reference to literature data. The genital musculature of males of representatives of not closely related genera of Aphnaeinae was studied for the first time: *Phasis thero* (Linnaeus, 1764), *Chrysoritis pyroeis* (Trimen, 1864), and *Aloides pierus* (Cramer, [1779]). It has been established that the composition and topography of their muscles, in contrast to the previously studied Middle Asian species *Cigaritis epargiros* (Eversmann, 1854), correspond to the general plan of the structure of the nymphaloid group of families (Nymphalidae + Lycaenidae), revealing archaism in comparison with such early branchings of the family Lycaenidae as the subfamilies Curetinae and Riodininae. A symplesiomorphic similarity of the musculature features of Aphnaeinae and Lipteninae (Liptenini) has been established. It was shown that the subfamilies Aphnaeinae, Poritinae s. str., Lipteninae, and Miletinae are united by such a common feature of the genital skeleton as the lower wall of the saccus elongated into a narrow caudal plate (saccus directed caudal). However, it remains unclear whether this character is a synapomorphy of these subfamilies or it arose as a result of parallel evolution and is a homoplasy.