

УДК 595.789 : 591.464

**СОПОСТАВЛЕНИЕ ЭВОЛЮЦИИ
СКЕЛЕТНО-МЫШЕЧНОЙ СИСТЕМЫ ГЕНИТАЛИЙ САМЦОВ
ПОДТРИБЫ POLYOMMATINA (LEPIDOPTERA, LYCAENIDAE)
ФАУН СТАРОГО СВЕТА И НОВОГО СВЕТА**

© 2024 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, **e-mail: korzeev@gmail.com

Поступила в редакцию 25.07.2024 г.

После доработки 10.08.2024 г.

Принята к публикации 10.08.2024 г.

Впервые проведено сравнение особенностей морфологической эволюции двух биогеографических групп подтрибы *Polyommata* из фаун Старого Света и Нового Света. Детально описана мускулатура гениталий самцов южноамериканских видов *Nabokovia cuzquenha* Bálint et Lamas, 1997; *Hemiargus hanno* (Stoll, [1790]); *Hemiargus ramon* (Dognin, 1887); *Itylos nodo* (Bálint et Johnson, 1995); *I. pelorias* (Weymer, 1890) и *I. pacis* (Draudt 1921). На фоне глубокого сходства многих признаков мускулатуры гениталий у представителей подтрибы *Polyommata* в фаунах Старого и Нового Света обнаружена четкая аутапоморфия у видов рода *Hemiargus* Hübner — изменение места прикрепления вторичных ретракторов эдегуса, *m7(6)b*, с крыловидных придатков эдегуса (*alulae*) на *sagum* (уникальная скелетная структура возле эдегуса у южноамериканских *Polyommata*). Предполагается параллельное возникновение этого признака внутри неотропической клады. Описано независимое и одновременное расщепление интравальварных мышц *m5(7)* в неотропической и голарктической линиях подтрибы *Polyommata* после их дивергенции.

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

DOI: 10.31857/S0367144524030028, **EDN:** MTLJSN

Подтриба *Polyommata* — филогенетически продвинутая и экологически пластичная группа сем. Lycaenidae. Ее виды заселили практически все наземные ландшафты, включая высокогорья и пустыни. Некоторые представители подтрибы смогли расселиться вплоть до Северного полярного круга, освоить пустыни Средней Азии, Северной Африки и Северной Америки и проникнуть в горные районы Южной Америки. Уникальность многих сторон биологии голубянок обеспечила им пристальное внимание исследователей. В последние годы заметен прогресс в изучении их филогении с использованием молекулярно-генетических и цитогенетических методов (Lukhtanov et al., 2005; Vila et al., 2010; Talavera et al., 2013); исследуются механизмы симбиотических

отношений с муравьями (Pierce et al., 2002); подтверждена биогеографическая гипотеза В. В. Набокова (Nabokov, 1945) о роли Берингии в происхождении неотропической фауны Polyommata в результате миграции на американский континент арктических видов голубянок (Vila et al., 2011).

Благодаря современному прогрессу в расшифровке родственных отношений внутри трибы Polyommata и хронологии дивергенции отдельных филогенетических ветвей (Talavera et al., 2013) появилась хорошая возможность проследить эволюцию морфологических структур за определенный интервал времени, выявить гомоплазии или оценить скорость эволюции органов в соседних ветвях при их параллельном развитии. Удобной модельной системой для таких исследований оказалась подверженная значимым эволюционным изменениям скелетно-мышечная система гениталий самцов семейства Lycaenidae в целом и подтрибы Polyommata в частности (Стекольников, Кузнецов, 2005; Стекольников, 2010; Стекольников и др., 2013; Корзеев, Стекольников, 2016; Korzeev, Stekolnikov, 2017; Stekolnikov, Korzeev, 2020). Однако исследования мускулатуры гениталий в этих работах выполнены почти исключительно на палеарктических и частично на ориентальных видах. У неотропических Polyommata подробно описан скелет гениталий самцов (Nabokov, 1945), но сведения об их мускулатуре фрагментарны (Стекольников, Кузнецов, 2005).

По современным данным, около 13.5 млн лет назад подтриба Polyommata распалась на 2 биогеографические группы. Изучение особенностей их дальнейшей эволюции на основе данных сравнительной морфологии представляется интересной задачей. В связи с этим мы провели детальное описание мускулатуры гениталий неотропических видов в сопоставлении с подробными сведениями о Polyommata Старого Света.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В 2013 г. Санкт-Петербургским государственным университетом была организована энтомологическая экспедиция в Перу, в результате которой были собраны и зафиксированы в 70%-ном этаноле южноамериканские голубянки (Lycaenidae).

Топографию мышц исследовали на подготовленных временных препаратах путем рассечения гениталий ножницами-пинцетом и скальпелем. В качестве фиксатора для препаратов использовали глицерин либо 70%-ный этанол. Скелетно-мышечные препараты окрашивали водным раствором эозина или красителем Evans Blue. Цифровые изображения препаратов получены с помощью фотоаппарата Nikon D700, совмещенного с бинокулярным микроскопом Nikon SMZ-1500.

С целью изучения мускулатуры у зафиксированных в 70%-ном этаноле бабочек перед исследованием тонким пинцетом удаляли чешуйки, после чего из брюшка извлекали генитальный аппарат и очищали его от жировой ткани. Затем из подготовленного таким способом препарата вырезали его фрагменты (тегумен, ункус, эдеагус, вальвы и юксту) вместе с мышцами. В результате появлялась возможность определить места прикрепления отдельных мускулов.

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

Этап 1 — определение мест прикрепления мышц *m1* и *m2(10)*. Для этого производят поперечное рассечение винкулума с обеих сторон выше места прикрепления аддук-

торов вальв *m4* с последующей перерезкой самих аддукторов. После этого появляется возможность извлечь дорсальную область гениталий с депрессорами ункуса (*m1*) и ретракторами анального конуса *m2(10)*.

Этап 2 — для определения мест прикрепления фаллических мышц необходимо извлечь пинцетом эдеагус после предварительного продольного рассечения тегумена и перерезки мышц *m6(5)* и *m7(6)*.

Этап 3 — на оставшейся после удаления эдеагуса нижней части препарата (винкулум и вальвы) устанавливаются места отхождения от винкулума протракторов и ретракторов эдеагуса, *m6(5)* и *m7(6)*, а также аддукторов вальв, *m4*, и вентральных абдукторов вальв — *m8(3)*.

Этап 4 — исследование интравальварных мышц *m5(7)* с помощью постепенного удаления медиальной мембраны вальв. На этом же препарате определяется топография *m8(3)*. У голубянок с относительно прозрачным кутикулярным покровом вальв возможно определить положение мышц простым микроскопированием в проходящем свете.

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).

СПИСОК ИССЛЕДОВАННЫХ ВИДОВ

Подтриба POLYOMMATINA

Hemiargus hanno (Stoll, [1790]). Peru, 2013 г., Н. Ю. Клюге (серия экземпляров).

Hemiargus ramon (Dognin, 1887). Ecuador, 2004 г., В. А. Лухтанов (серия экземпляров).

Nabokovia cuzquenha Bálint et Lamas, 1997. Peru, Cusco, 2013 г., В. А. Лухтанов (4 экз.).

Itylos nodo (Balint et Johnson, 1995). Peru, Titicaca, 2013 г., В. А. Лухтанов (серия экземпляров).

Itylos pelorias (Weymer, 1890). Peru, Titicaca. 2013 г., В. А. Лухтанов (2 экз.).

Itylos pacis Draudt 1921. Peru, Titicaca, 2013 г., В. А. Лухтанов (1 экз.).

Исследованные виды не входят в перечень охраняемых.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Nabokovia cuzquenha (Bálint et Lamas, 1997).

Скелет

Генитальный сегмент представлен аннулюсом (рис. 1, 1, 2), значительная часть которого сформирована тегуменом.

Тегумен в виде узкой и жесткой поперечной балки, переходящей по краям в широкие и вентрально сужающиеся латеральные лопасти.

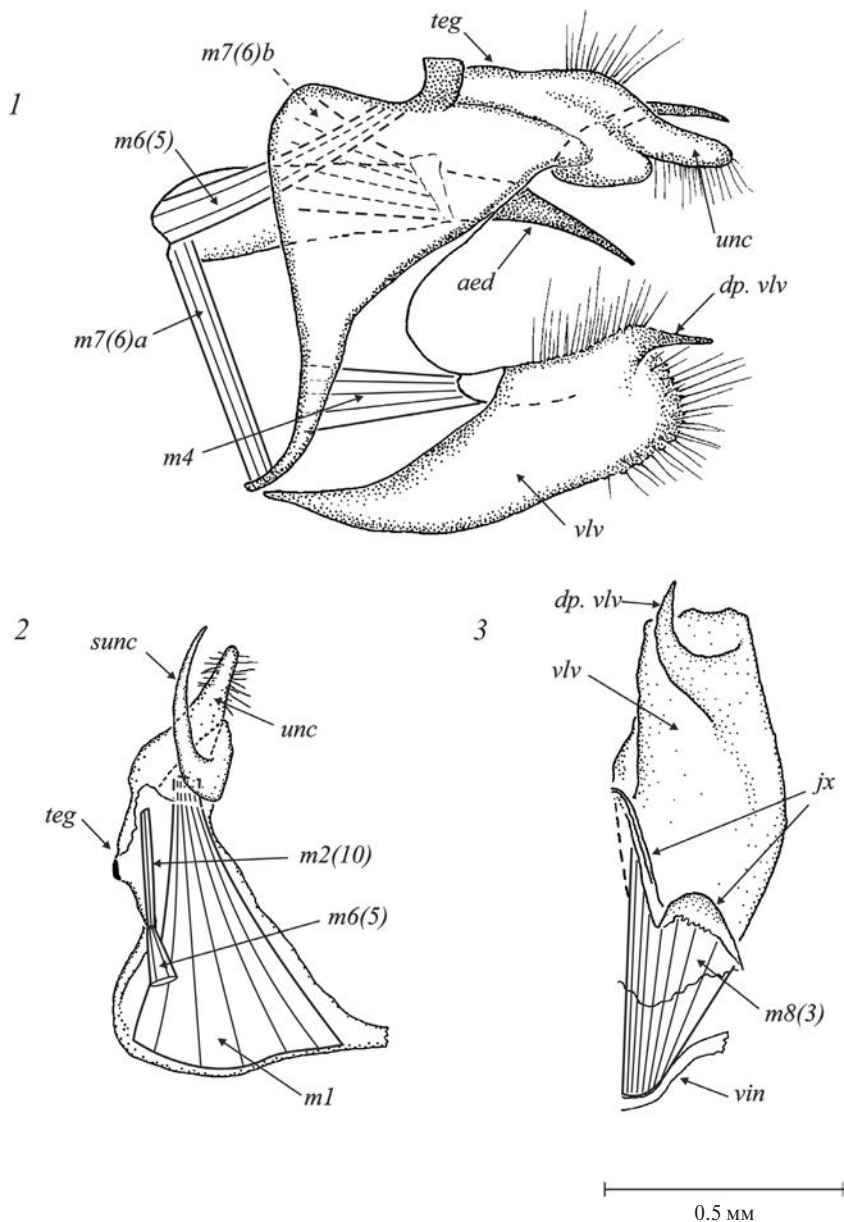


Рис. 1. *Nabokovia cuzquenha* (Bálint et Lamas, 1997), гениталии самца, скелет и мускулатура.

1 — гениталии, вид сбоку; 2 — правая лопасть ункуса, вид на медиальную поверхность;

3 — правая вальва и правая ветвь юксты, вид сверху.

aed — эдеагус (aedeagus); *al* — крыловидные выросты эдеагуса (alulae); *dp. vlv* — дорсальный отросток вальвы (dorsal process of valva); *jx* — юкста (juxta); *sag* — сагум (sagum); *sbz* — субзональная область эдеагуса (subzona); *spz* — супразональная область эдеагуса (suprazona); *sunc* — субункус (subuncus); *teg* — тегумен (tegumen); *unc* — ункус (uncus); *vin* — винкулум (vinculum); *vlv* — вальва (valvae); *z* — зональная область эдеагуса (zona); *m1*, *m2(10)*, *m4*, *m5(7)a*, *m5(7)b*, *m8(3)*, *m6(5)*, *m7(6)a*, *m7(6)b* — мышцы гениталий.

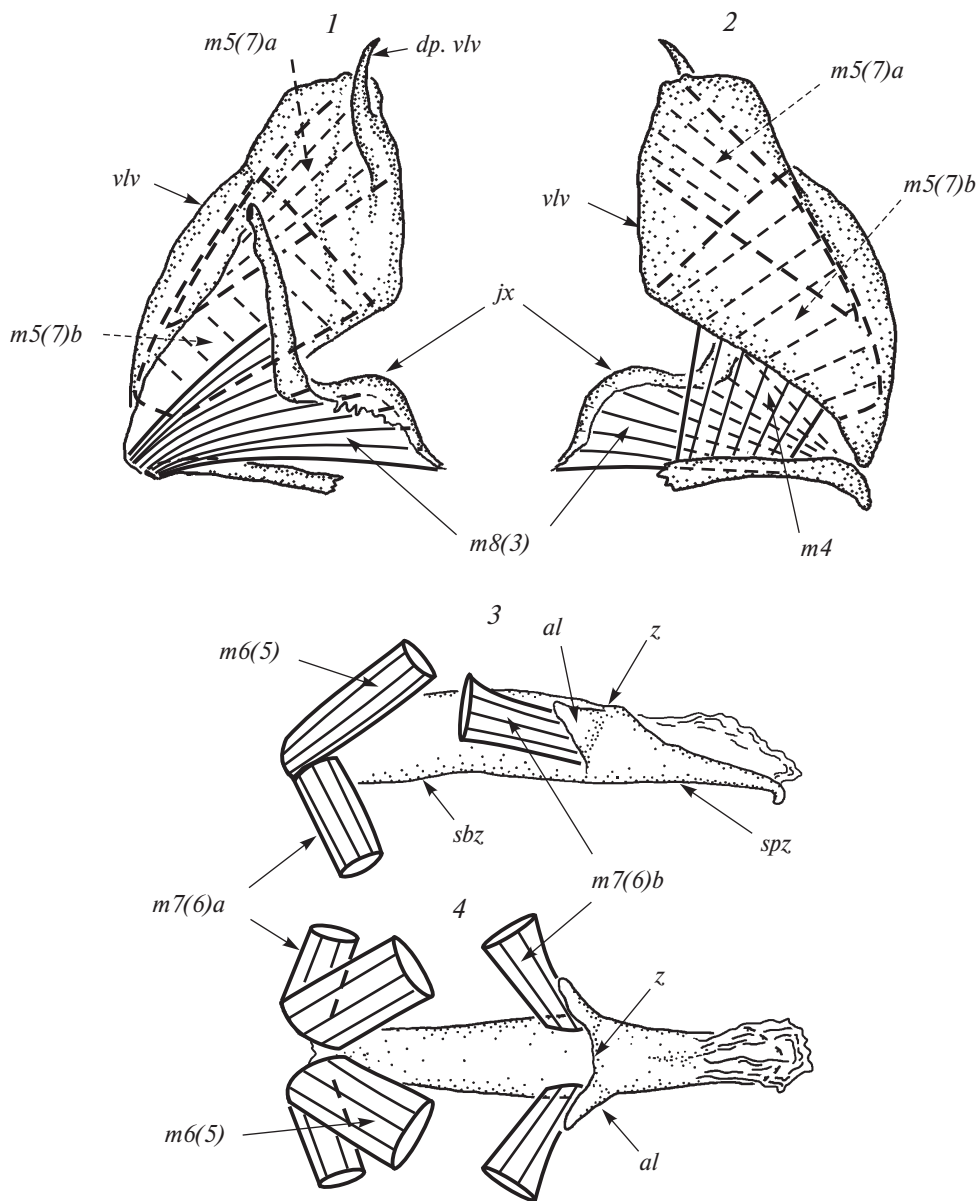


Рис. 2. *Nabokovia cuzquenha* (Bálint et Lamas, 1997), гениталии самца, скелет и мускулатура.

1 — правая вальва и правая ветвь юксты, вид на медиальную поверхность; 2 — правая вальва и правая ветвь юксты, вид на латеральную поверхность; 3 — эдеагус, вид сбоку; 4 — эдеагус, вид сверху. Обозначения см. в подписи к рис. 1.

Винкулум — нижняя часть аннулуса, не имеющая границы с тегуменом, кверху расширяется, постепенно переходя в латеральные лопасти тегумена. Саккус отсутствует.

Ункус состоит из пары вытянутых щетинистых лопастей, расположенных на узком основании, прилежащем к каудальному краю тегумена. Между лопастями ункуса и дистальным краем латеральных лопастей тегумена расположены основания изогнутых субункусов, направленных заостренными концами назад.

Вальвы (рис. 1, 1, 3; 2, 1, 2) пластинчатые, прямоугольные. Их костальный край дистально вытянут в короткий заостренный вырост. Основания вальв срастаются между собой и располагаются в горизонтальной плоскости. В дистальной половине каждая из вальв несколько отклоняется вверх от горизонтальной плоскости. Сочленовная мембрана между генитальным сегментом и вальвами, обеспечивающая их подвижность, короткая и узкая в вентральной области винкулума и обширная в его латеральной части.

Юкста вильчатая (рис. 1, 3; 2, 1, 2), изогнутая, медиальные края неровные.

Эдеагус (рис. 1, 1; 2, 3, 4) расположен в дорсальной области гениталий, цилиндрический, толстый и без базального выроста (*caecum penis*), который функционально замещен двумя короткими аподемальными выступами основания эдеагуса. Супразональная область эдеагуса (*suprazona*) тонкая и заостренная, примерно в 2 раза короче более толстой субзоны (*subzona*). В межзональной области расположено мембранозное околозональное кольцо (*zona*) с небольшими крыловидными выростами (*alulae*).

Мускулатура

Развиты 9 пар наружных (extrinsic) мышц, включающих *m1*, *m2(10)*, *m4*, *m5(7)a*, *m5(7)b*, *m6(5)*, *m7(6)a*, *m7(6)b* и *m8(3)*. Все они, кроме *m5(7)b* и *m7(6)b*, входят в основной план строения Polyommata.

m1 — депрессоры ункуса (см. рис. 1, 2) отходят широкой лентой от проксимальной части латеральных долей тегумена под местом прикрепления вторичных ретракторов эдеагуса *m7(6)b*.

m2(10) — ретракторы анального конуса (см. рис. 1, 2).

Вальварные мышцы включают *m4*, *m5(7)a*, *m5(7)b* и *m8(3)*.

m4 — аддукторы вальв (см. рис. 1, 1; 2, 2). Мышцы отходят от латеральных частей винкулума, прикрепляясь к основанию вальв.

m5(7) — интравальварные мышцы представлены двумя парами (рис. 2, 1, 2), продольными *m5(7)a* и поперечными *m5(7)b*.

m8(3) связывают юксту с основанием саккулусов (рис. 1, 3; 2, 1, 2). Функция этих мышц неясна. У большинства чешуекрылых *m8(3)* — вентральные абдукторы вальв.

Фаллические мышцы (см. рис. 1, 1, 2; 2, 3, 4).

m6(5) — протракторы эдеагуса. Мускулы крупные и длинные, связывают основание эдеагуса с дорсальной областью дистальной части латеральных долей тегумена.

m7(6)a — ретракторы эдеагуса, подходят к его основанию от медиальной области винкулума.

m7(6)b — крупные мышцы, производные ретракторов эдеагуса. Они идут от переднего угла латеральных долей тегумента к околозональному кольцу эдеагуса. Функция мышц неясна, возможно, они являются синергистами ретракторов эдеагуса *m7(6)a*.

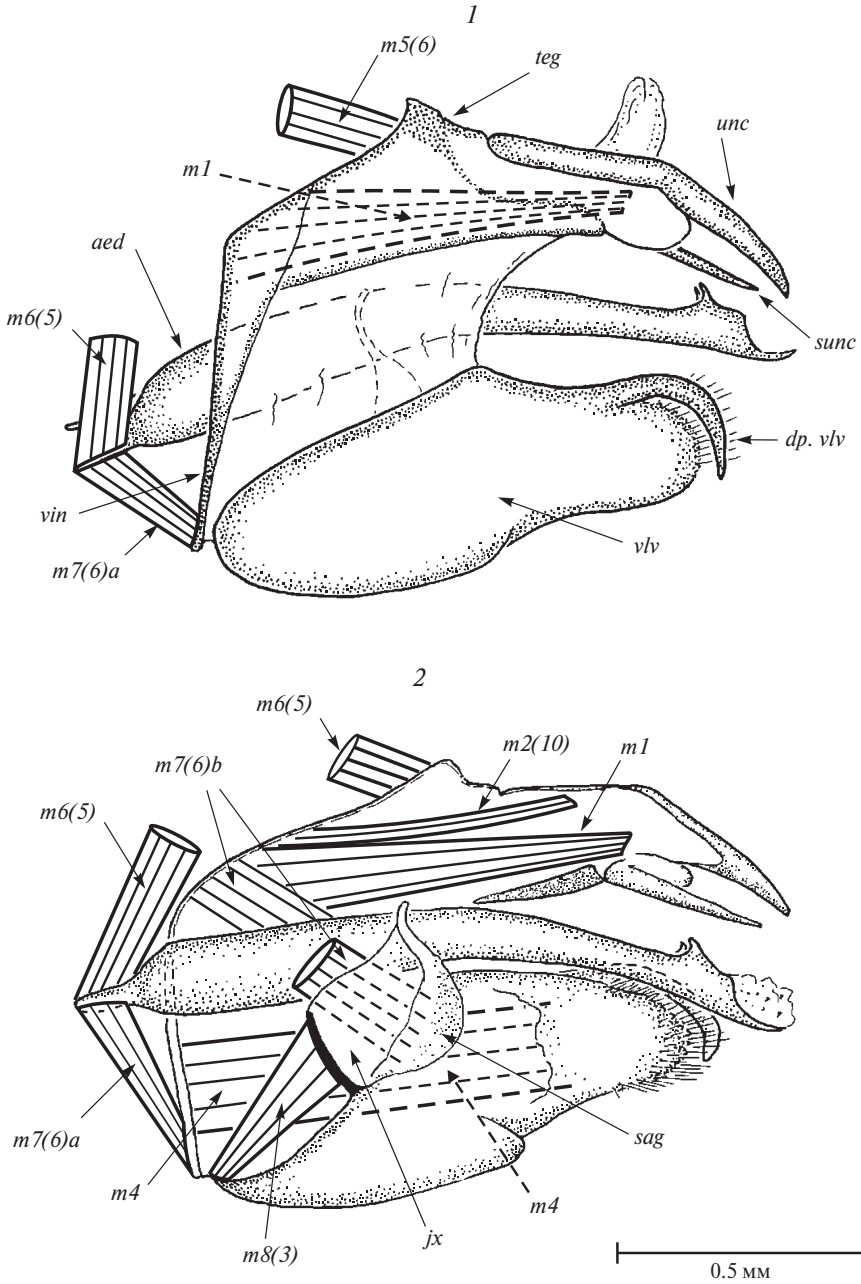


Рис. 3. *Hemiargus hanno* (Stoll, [1790]), гениталии самца, скелет и мускулатура.

1 — гениталии, вид сбоку; 2 — гениталии, парасагиттальный срез: правая вальва удалена, вид на медиальные поверхности левой вальвы, левой лопасти ункуса и эдеагуса сбоку.

Обозначения см. в подписи к рис.1.

Hemiargus hanno (Stoll, [1790]).

Скелет

Генитальный сегмент, как у *Nabokovia cuzquenha*, представлен аннулюсом (рис. 3, 1, 2), значительная часть которого сформирована тегуменом.

Тегумен дорсально в виде узкой поперечной балки, переходящей в широкие, направленные вперед латеральные лопасти, составляющие значительную часть аннулуса. Нижние края латеральных долей тегумена загибаются на вентральную сторону.

Ункус парный, в виде двух клювовидных отростков, отделенных глубоким швом от тегумена. Под ункусом расположены заостренные субункусы. Между ветвями ункуса и субункусами выдвинут направленный вверх анальный конус.

Винкулум не отделен от тегумена, узкий и тонкий, отходит вниз под прямым углом от основания горизонтально расположенных латеральных долей тегумена. Саккус отсутствует.

Вальвы (см. рис. 3, 1; 4, 1, 2) объемные, с выпуклыми латеральными стенками. Медиальная поверхность вальвы мембранозная, за исключением зоны саккулуса и дорсального, загнутого вниз дистального отростка. Вершинная область вальвы представлена закругленной мягкой лопастью с многочисленными щетинками. Вентрально вальвы плотно соединены между собой вплоть до соединения саккулусов с помощью мембраны.

Юкста (см. рис. 3, 2) в виде тонкой вилочки, расположенной на диафрагме между вальвами и охватывающей своими ветвями основание необычного сферического выступа анеллуса под эдеагусом — *sagum*, по: Nabokov, 1945. *Sagum* в вентральной области со слабой склеротизацией.

Эдеагус (см. рис. 3, 1, 2) длинный, тонкий и слабо изогнутый. От его основания внутрь брюшка отходит пара узких латеральных аподемальных лопастей. Супразональная область незначительно превосходит по длине субзону.

Мускулатура

Обнаружено 8 пар мышц: *m1*, *m2(10)*, *m4*, *m5(7)*, *m6(5)*, *m7(6)a*, *m7(6)b* и *m8(3)* (см. рис. 3, 1, 2; 4, 1). За исключением *m7(6)b*, все мышцы входят в основной план строения *Polyommata*.

m1 — депрессоры ункуса (см. рис. 3, 1, 2) идут от латеральных долей тегумена к основанию медиальной стороны обеих ветвей ункуса снизу.

m2(10) — депрессоры анального конуса (см. рис. 3, 2), тонкие и длинные мышцы, отходят от верхнего края латеральных лопастей тегумена позади от базального места прикрепления *m1*, направляясь далее к анальному конусу.

Вальварные мышцы — *m4*, *m5(7)* и *m8(3)* (см. рис. 3, 2; 4, 1).

m4 отходят от винкулума и внедряются в вальвы, прикрепляясь к их медиальной стенке в основании щетинистой дистальной лопасти.

m5(7) — интравальварные мышцы поперечные (см. рис. 4, 1). Они идут от саккулусов к костальному краю вальв. Медиальные мышечные волокна направлены в вальве строго дорсовентрально, но латеральные волокна незначительно отклоняются в стороны.

m8(3) связывает ветви вильчатой юксты с основанием медиального края саккулусов (рис. 3, 2).

Фаллические мышцы — *m6(5)*, *m7(6)a* и *m7(6)b* (см. рис. 3, 1, 2)

m6(5) — протракторы эдеагуса, отходят парамедиально от дорсомедиального поперечного моста тегумена к аподемальным лопастям эдеагуса. На рисунке мышца перерезана, изображена двумя частями.

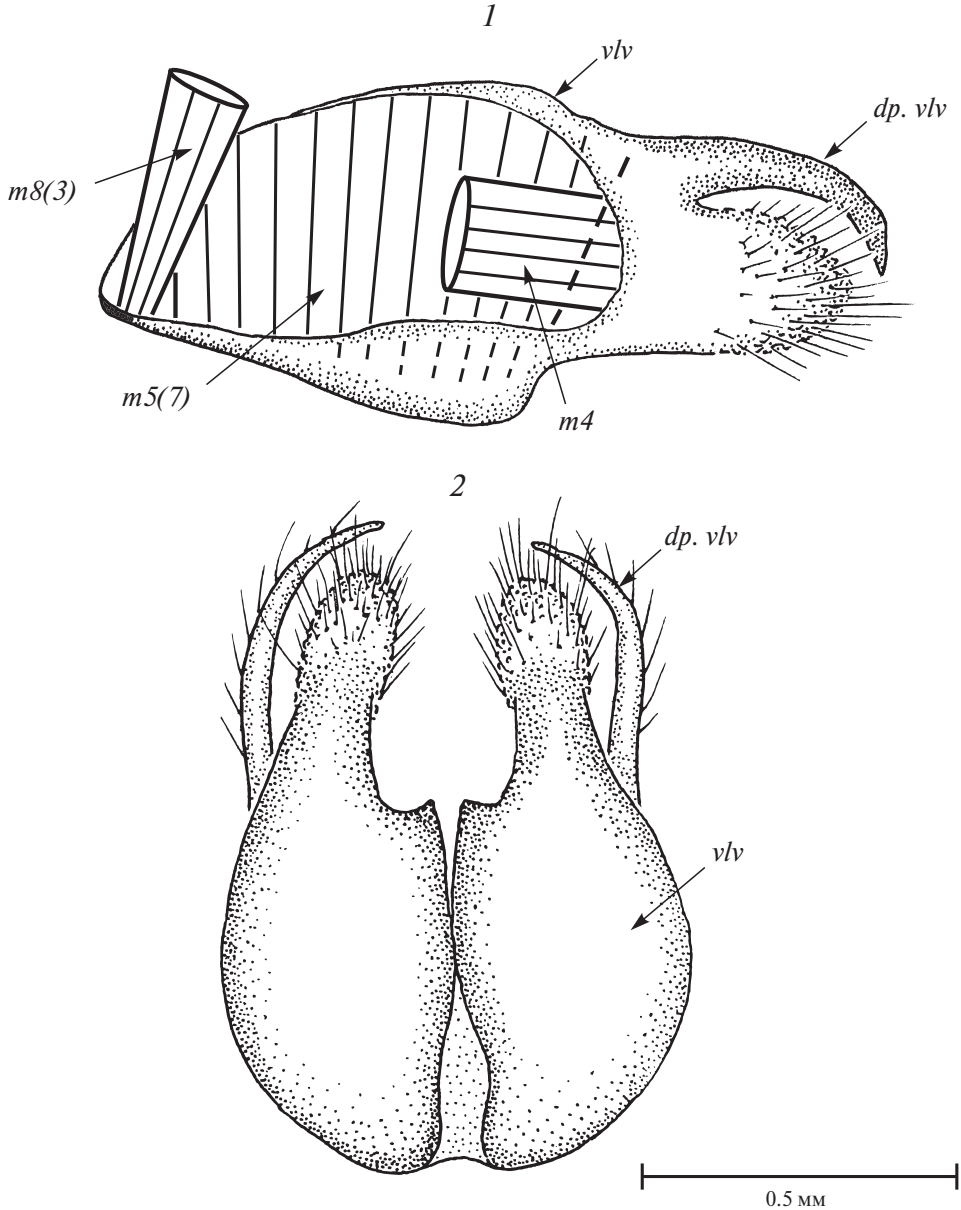


Рис. 4. *Hemiargus hanna* (Stoll, [1790]), фрагменты гениталий самцов, скелет и мускулатура.

1 — левая вальва, вид на медиальную поверхность; 2 — вальвы, вентральная сторона.
Обозначения см. в подписи к рис. 1.

m7(6)a — ретракторы эдеагуса, идут от вентромедиальной части винкулума к аподемальному отростку эдеагуса снизу.

m7(6)b — производные ретракторов эдеагуса, идут от передних углов латеральных долей тегумена к склеротизованной части сагума (*sagum*).

Hemiargus ramon (Dognin, 1887).

Гениталии этого вида были исследованы ранее (Стекольников, Кузнецов, 2005: рис. 42–45). Повторное анатомирование с применением более современной световой оптики частично подтвердило прежние данные, однако указание на разделение поперечно расположенной интравальварной мышцы *m5(7)* на 3 пучка оказалось неверным. В действительности имел место артефакт — механическое нарушение расположения отдельных поперечных волокон единого широкого мускула. Это подтверждено нами для обоих исследованных видов, *Hemiargus ramon* и *H. hanno*.

Скелет гениталий самцов и прикрепление мышц у *H. ramon* и *H. hanno* сходны.

Itylos nodo (Balint et Johnson, 1995).

Скелет

Генитальный сегмент представлен аннулуcom, состоящим из широкой дорсальной области (тегумена) и узкой вентральной части (винкулума) (рис. 5, 1).

Тегумен (рис. 5, 1) в виде жесткой поперечной балки, переходящей по краям в латеральные лопасти, закругленные в основании.

Винкулум узкий, без четкой границы с тегуменом. Саккус отсутствует.

Ункус (рис. 5, 1–3) представлен парой вытянутых лопастей, раздвинутых в основании. Между лопастями ункуса выступает анальный конус. Под основаниями ветвей ункуса расположены основания субункусов (см. рис. 5, 2, 3) с отходящими от них изогнутыми дистальными выростами, направленными заостренными концами назад.

Вальвы (рис. 6, 1, 2) пластинчатые, треугольные с закругленной вершиной. Костальный край дистально заканчивается малозаметным крючковидным отростком. Сочленовная мембрана между вальвами и аннулуcom крайне узкая и короткая вентрально, но в латеральной области значительно расширена, обеспечивая вальвам свободу движений. Вальвы не слиты между собой и расположены в вертикальных плоскостях (см. рис. 6, 2).

Юкста (см. рис. 6, 1, 3) вильчатая, с длинными ветвями, достигающими до дорсальной области генитального сегмента.

Эдеагус (см. рис. 5, 1, 3) расположен в дорсальной области гениталий и представлен толстой субзональной областью и тонкой копьевидной супразоной. В межзональной области эдеагус окружен окологонзональным кольцом с аподемальными крыловидными выростами (*alulae*). Базальный вырост (*caecum penis*) отсутствует и замещен двумя аподемальными выступами.

Мускулатура

Найдено 9 пар мышц: *m1*, *m2(10)*, *m4*, *m5(7)a*, *m5(7)b*, *m6(5)*, *m7(6)a*, *m7(6)b* и *m8(3)* (см. рис. 5, 1–3; 6, 1, 3).

m1 — депрессоры ункуса (рис. 5, 1), отходят от оснований латеральных долей тегумента, выстилая всю их внутреннюю поверхность, и прикрепляются к основанию ветвей ункуса.

m2(10) — ретракторы анального конуса, тонкие (не обозначены на рисунке).

Вальварные мышцы: *m4*, *m5(7)a*, *m5(7)b* и *m8(3)* (см. рис. 6, 1).

m4 — аддукторы вальв, отходят от латеральных частей винкулума к сочленовному краю вальвы возле ее верхнего дистального угла.

m5(7) — интравальварные мышцы, представлены 2 парами мышц, отходящими от саккулуса в разных направлениях: *m5(7)a* — поперечные мышечные волокна, связывающие саккулус с костальным краем в основании вальвы; *m5(7)b* — продольные мышечные волокна, отходящие от саккулуса косо назад, прикрепляются к наружному краю вальвы.

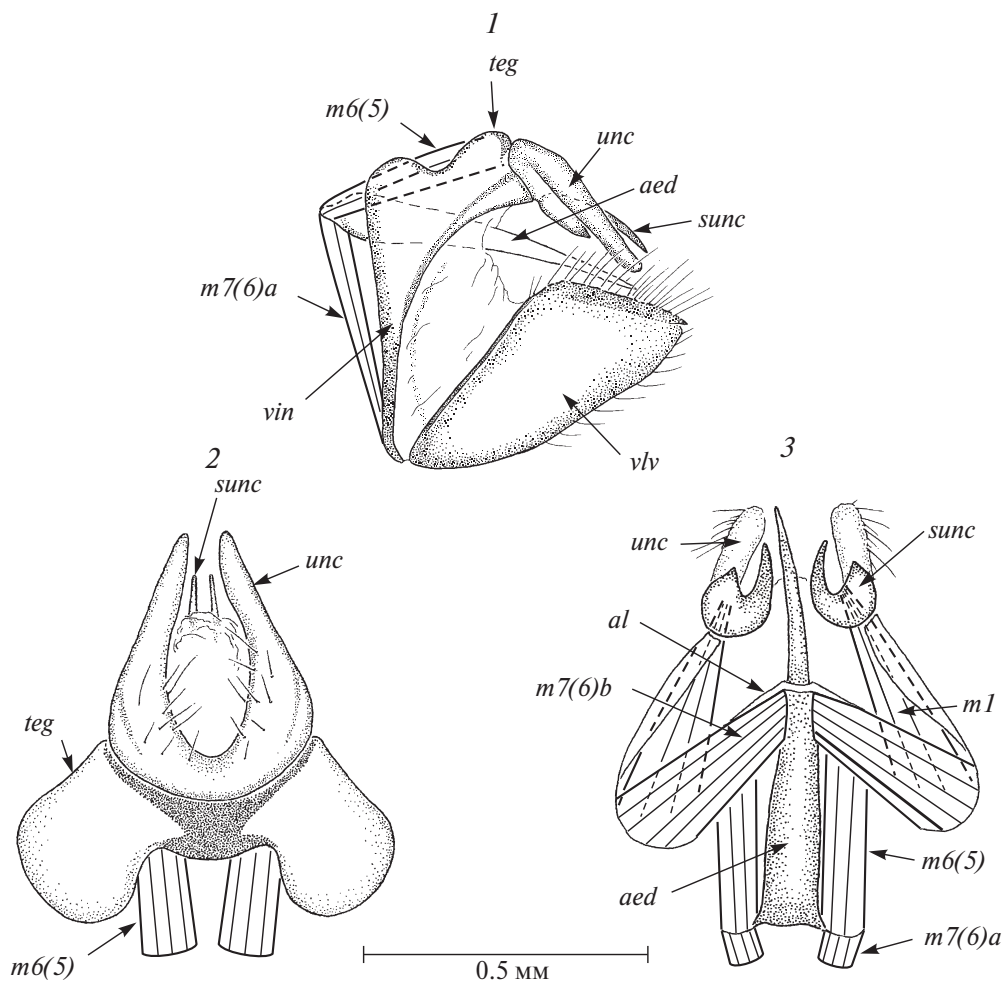


Рис. 5. *Itylos nodo* (Bálint et Johnson, 1995), гениталии самца, скелет и мускулатура.

1 — гениталии, вид сбоку; 2 — тегумент и ункус, вид сверху; 3 — эдегус и ункус, вид снизу.
Обозначения см. в подписи к рис. 1.

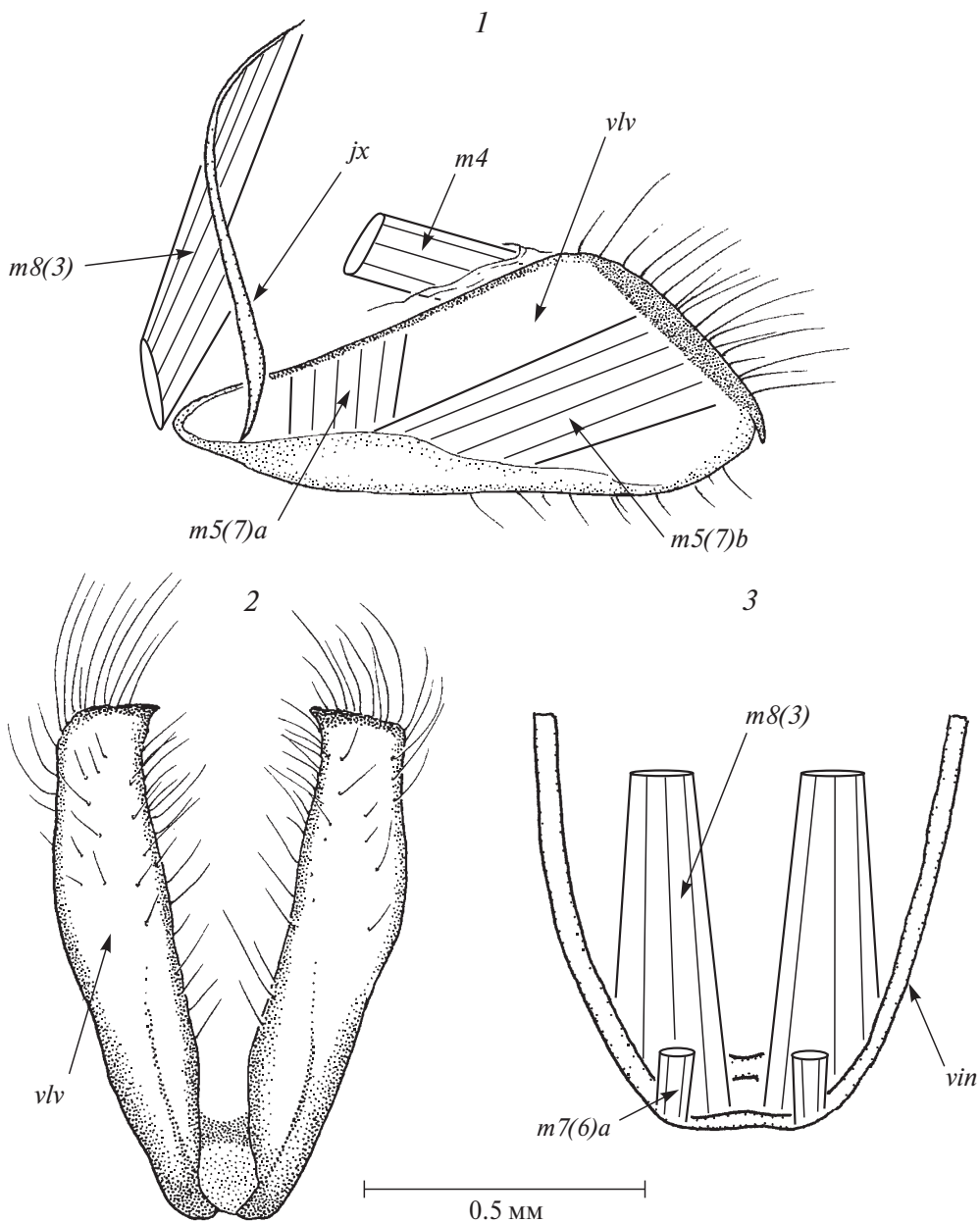


Рис. 6. *Itylos nodo* (Bálint et Johnson, 1995), фрагменты гениталий самцов, скелет и мускулатура.

1 — левая вальва и юкста, вид на медиальную поверхность; 2 — вальвы, вентральная сторона;

3 — винкулум, места прикрепления мышц, вид спереди.

Обозначения см. в подписи к рис. 1.

m8(3) связывают ветви юксты с винкулумом под местом прикрепления к нему *m7(6)* (см. рис. 6, 1, 2).

Фаллические мышцы: *m6(5)*, *m7(6)a*, *m7(6)b* (см. рис. 5, 1–3; 6, 3).

m6(5) — протракторы эдеагуса (см. рис. 5, 2, 3), крупные длинные мускулы, связывающие боковые аподемальные выступы эдеагуса с передним краем тегумена, прикрепляясь на нем парамедиально.

m7(6)a — ретракторы эдеагуса (рис. 5, 1, 3), подходят к его основанию снизу от парамедиальной области винкулума.

m7(6)b — крупные мышцы, производные первичных ретракторов эдеагуса (рис. 5, 3). Они идут от переднего угла латеральных долей тегумена к аподемальным крыловидным выступам (*alulae*) околосонозного кольца эдеагуса, частично места их прикрепления расположены на латеральных частях последнего. Функция этих мышц неясна. Возможно, они являются синергистами ретракторов эдеагуса *m7(6)b*.

Itylos pelorias (Weymer, 1890) и ***Itylos pacis*** (Draudt, 1921).

Как установлено ранее (Vila et al., 2011), *Itylos pelorias* и *I. nodo* — сестринские виды. Третий исследованный вид, *Itylos pacis*, в свою очередь находится с ними в близком родстве. Это определило глубокое сходство гениталий самцов этих видов. Исследование вальварных мышц этих видов (*m5(7)a*, *m5(7)b*, *m8(3)* и *m4*) показало принципиальное сходство их расположения.

ОБСУЖДЕНИЕ

Признаки общего плана строения гениталий самцов в подтрибе *Polyommatina*

Все перечисленные признаки скелета и мускулатуры гениталий самцов, за исключением сагума, присущи как палеарктическим, так и неотропическим родам подтрибы *Polyommatina*. В наибольшей степени исходному плану строения подтрибы отвечают роды Старого Света, *Freyeria* Sibatani et Ito, *Chilades* Moore и *Luthrodes* Druce (Стекольников, 2010; Стекольников и др., 2013).

Исходный план строения *Polyommatina* включает следующие структуры и их особенности:

1) тегумен расположен в дорсомедиальной области в виде узкого перешейка с гипертрофированными латеральными лопастями;

2) двулопастной ункус;

3) серповидно изогнутые субункусы;

4) узкий, не сочлененный с тегуменом винкулум, лишенный саккуса;

5) трапезиевидные вальвы с дорсокаудальным дистальным отростком;

6) вильчатая юкста;

7) эдеагус располагается в дорсальной области гениталий под тегуменом и имеет крыловидные отростки в зональной области;

8) исходный план гениталий включает 8 пар мускулов: *m1*, *m2(10)*, *m4*, *m5(7)*, *m6(5)*, *m7(6)a*, *m7(6)b* и *m8(3)*. Почти все эти мышцы, кроме *m8(3)* и *m5(7)*, сохраняют стабильное положение в обеих филогенетических ветвях подтрибы.

Эволюция скелетно-мышечной системы гениталий самцов неотропической линии *Polyommata*

Дивергенция между *Polyommata* Старого и Нового Света произошла ориентировочно около 13.5 млн лет назад (Talavera et al., 2013). За это время в эволюции обеих биогеографических линий произошли существенные преобразования в генитальном аппарате самцов по сравнению с архаичными и наиболее близкими к исходному плану строения подтрибы *Polyommata* палеарктическими родами *Chilades*, *Luthrodes* и *Freyeria*.

Фаллические мышцы и сагум

Все 3 пары мышц эдеагуса, *m6(5)*, *m7(6)a* и *m7(6)b*, входят в исходный план строения гениталий *Polyommata*, однако одна из этих пар мышц (вторичный ретрактор эдеагуса, *m7(6)b*) в некоторых родах неотропической ветви меняет место своего прикрепления. Если место прикрепления *m7(6)b* у *Nabokovia cuzquenha* и *Itylos nodo* находится на крыловидных отростках эдеагуса (*al*), соответствуя исходному плану строения подтрибы, то у *Hemiargus hanno* и *H. ramon* место прикрепления этих мышц переместилось на сагум (*sagum*). Эта структура у *Hemiargus* представляет собой мембранозное вздутие анеллуса и несет по бокам склеротизированные участки. Сагум найден только у неотропических *Polyommata* и развит в сестринских кладах — [(*Hemiargus* + *Echinargus* Nabokov) + *Cyclargus* Nabokov] и [*Pseudolucia* Nabokov + (*Nabokovia* Hemming + *Eldoradina* Balletto)], причем во второй кладе он описан только у *Pseudolucia* (Nabokov, 1945). По литературным данным, в перечисленных родах склеротизированные участки сагума развиты гораздо сильнее, чем у *Hemiargus*, и часто зазубрены. Такое усиление склеротизации сагума позволяет *a priori* распространить обнаруженный у *Hemiargus* феномен необычного прикрепления *m7(6)b* на другие роды, у представителей которых развита эта структура.

Скелетное вооружение вальв

У *Polyommata* Старого Света в вальвах значительно модифицируется костальный край из-за развития особого, вальварно-уноксного компрессорного типа сцепления придатков (Кузнецов, Стекольников, 2001; с. 44). Подобные изменения у неотропических голубянок отсутствуют, но развиваются жесткие зубцы в дистальной части вальв, способствующие более эффективной фиксации брюшка самки (Nabokov, 1945; plate 3, 6). Подобные зубцы широко распространены и в палеарктической линии *Polyommata* (Корзеев, Стекольников, 2016). Они возникают в неродственных кладах обеих филогенетических линий, представляя собой тривиальный пример гомоплазии.

Мускулатура вальв — мышцы *m5(7)*

В исходном состоянии у *Lycaenidae* интравальварные мышцы *m5(7)* расположены продольно (Stekolnikov, Korzeev, 2017; Корзеев, Стекольников, 2022). На следующем этапе эволюции вальв в подсем. *Polyommatinae* наблюдается переход от продольного расположения мышц к поперечному или веерному, как, например, у анцестральных *Leptotina* (*Leptotes* Scudder) и *Polyommata* (*Luthrodes* Druce) (Стекольников и др., 2013). В дальнейшем внутри палеарктических *Polyommata* эволюция гениталий шла в направлении расщепления интравальварных мышц на 2 антагонистичных мускула, которые образуют хиазму, обеспечивая сгибание вальв как в поперечной, так и в продольной плоскости (Стекольников, 2010).

Мускулатура вальв в неотропической линии исследована на примере 6 видов 3 родов, расположенных в родственных кладах. Возраст старшей трибы [(*Hemiargus* + *Echinargus*) + *Cyclargus*] составляет примерно 10 млн лет (Talavera et al., 2013). Интравальварные мышцы *m5(7)* у *Hemiargus hanno* и *H. ramon* представлены поперечными мышечными волокнами. Их положение такое же, как и у ранее исследованных видов из Старого Света, *Freyeria trochylus* (Freyer, 1845) или *Luthrodes contracta* (Butler, 1880) (Стекольников, 2010: рис. 6–9), возраст которых соответствует возрасту трибы, включающей *Hemiargus*. Таким образом, у *Polyommata* даже какое-то время после их дивергенции на неотропическую и голарктическую биогеографические линии интравальварные мышцы занимали поперечное положение. Несколько позднее от клады, включающей *Hemiargus*, отделились 2 сестринские клады. В одну из них вошел род *Nabokovia*, в другую — *Itylos* Draudt. У представителей этих более молодых родов наблюдается расщепление вальварной мышцы на две. Волокна этих мышц образуют хиазму, как у голарктических *Polyommatus* Latreille и близких к нему родов.

Таким образом, дифференциация мышц *m5(7)* в обеих биогеографических линиях возникла независимо, демонстрируя пример гомоплазии.

Мускулатура вальв — мышцы *m8(3)*

Мышцы *m8(3)* в пределах дитризных чешуекрылых в большинстве случаев занимают исходное для них юксто-винкулярное положение. Однако у части высших дитризных чешуекрылых, например у *Noctuiiformes*, одно из мест прикрепления *m8(3)* перешло с винкулула на саккулулы вальв (Тихомиров, 1979а, 1979б, 1981). Такой же процесс спорадически протекал и в других группах, включая *Nymphalidae* и *Lycaenidae* (Kuznetsov, Stekolnikov, 2001). В пределах *Lycaenidae* отмечается неординарная топография *m8(3)*. Так, в наиболее древних группах, у *Aphnaeinae* (Корзеев, Стекольников, 2022), *Lipteninae* (Stekolnikov, Korzееv, 2020) и *Miletinae* (Корзеев, Стекольников, 2021) наблюдаются либо продвинутое юксто-вальварное положение мышц *m8(3)*, либо их полная редукция. Юксто-вальварное положение этих мышц установлено также у большинства *Polyommatinae*, в том числе и в архаичных ориентальных родах этого подсемейства (*Anthene* Boie, *Pithecops* Horsfield и *Una* de Nicéville) (Стекольников, Корзеев, 2019). Наоборот, у части *Polyommata*, в подтрибе *Cupidina* с резко модифицированным генитальным аппаратом отмечается аналогичное анцестральному состоянию юксто-винкулярное положение мышц *m8(3)* (Кузнецов, Стекольников, 2001). В другой морфологически продвинутой подтрибе *Scolitantidina* отмечено расщепление этих мышц на два пучка, один из которых идет от юксты к винкулулу, а второй — к саккулулам (Стекольников, Кузнецов, 2005).

Если полный переход мест прикрепления *m8(3)* с винкулула на саккулулы вальв произошел у предков трибы *Polyommata*, то их прикрепление к винкулулу предположительно представляется вторичным явлением. Точно так же одновременное прикрепление этих мышц к винкулулу и вальвам логично рассматривать как вторичный переход мест прикрепления части волокон с вальв на винкулул. Такой переход без изменения функционирования мышц может быть обеспечен узостью сочленованной мембраны между саккулулами и медиальной областью винкулула.

В неотропической ветви подтрибы *Polyommata* у *Nabokovia* и *Hemiargus m8(3)* также сохраняется вторичное юксто-вальварное положение, соответствующее исходному состоянию у *Lycaenidae*. Однако в роде *Itylos*, расположенном на кладограмме между *Nabokovia* и *Hemiargus*, мышцы *m8(3)* занимают юксто-винкулярную позицию.

Таким образом, подобно палеарктической ветви *Polyommata*, юксто-винкулярное положение мышцы в роде *Itylos* является результатом параллельного вторичного возврата топографии мышцы к ее исходному состоянию у предков *Polyommata*.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Хорошо поддержанная и хронологически откалиброванная филогения процветающей ныне подтрибы *Polyommata* (Talavera et al., 2013) обеспечила возможность проведения сравнения эволюции скелета и мускулатуры гениталий самцов двух клад, одна из которых представляет фауну Южной Америки и противопоставлена голубянкам Старого Света. Время дивергенции этих клад составляет ориентировочно 13.5 млн лет. Сопоставив признаки строения гениталий голарктической и неотропической клад *Polyommata*, мы установили ожидаемую идентичность их исходного плана строения. Однако на протяжении 13.5 млн лет в обеих кладах возникли уникальные признаки вместе с небольшим набором параллельных изменений.

Наиболее заметной аутапоморфией внутри неотропической филогенетической ветви является описанная и изображенная Набоковым (Nabokov, 1945) уникальная структура — *sagum*, расположенная между вершинами юксты и крыловидными выростами эдеагуса. Сагум развит в роде *Pseudolucia* и в монофилетической группе родов *Cyclargus*, *Echinargus* и *Hemiargus*. У исследованных видов, *Hemiargus hanno* и *H. ramon*, нами было обнаружено уникальное изменение мест прикрепления вторичных ретракторов эдеагуса *m7(6)b* с крыловидных отростков эдеагуса на *sagum*. Предполагается, что перемещение *m7(6)b* на *sagum* произошло и у других видов, имеющих эту структуру, о чем свидетельствует значительное усиление его склеротизации.

Распределение *sagum* по ветвям кладограммы неотропической линии *Polyommata* демонстрирует независимое и параллельное развитие этой структуры одновременно с предполагаемым нами переходом на нее мест прикрепления *m7(6)b*.

Различия в эволюции мускулатуры между неотропическими *Polyommata* и остальными родами обнаружены также в случаях преобразования вальварных мышц *m5(7)* и *m8(3)*.

1. У палеарктических *Polyommata* почти во всем наборе родов происходит расщепление интравальварных мышц *m5(7)* на 2 антагонистических мышечных пучка. В неотропической ветви также обнаружено расщепление внутренних мышц вальв (роды *Itylos* и *Nabokovia*), в то время как у более древнего по сравнению с ними рода *Hemiargus* сохраняется анцестральное для подтрибы поперечное расположение единого мышечного пласта. Это свидетельствует о независимом расщеплении интравальварных мышц у *Itylos* и *Nabokovia*.

2. Вторичное для трибы *Polyommata* юксто-вальварное положение *m8(3)* сохранились у двух из трех исследованных родов неотропической ветви, *Nabokovia* и *Hemiargus*. В роде *Itylos* базальные места прикрепления этих мышц вновь сдвинулись с вальв на винкулум, вторично заняв винкуло-юкстальное положение, соответствующее исходному состоянию гениталий высших дитризных чешуекрылых (Кузнецов, Стекольников, 2001). Внутри палеарктической ветви подтрибы *Polyommata* также наблюдается возврат к первичному винкуло-вальварному положению мышц *m8(3)*. Таким образом,

эволюция мышц *m8(3)* в неотропической и палеарктической филогенетических линиях протекала параллельно.

Прикрепление остальных мышц в обеих филогенетических ветвях идентично.

В качестве примера параллельных изменений скелетных структур можно привести независимое возникновение зубцов различных размеров, формы и количества на дорсальных отростках вальв у голарктических (Корзеев, Стекольников, 2016) и у неотропических видов *Polyommata* (Nabokov, 1945).

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы глубоко благодарны сотрудникам кафедры энтомологии Санкт-Петербургского университета Н. Ю. Клюге и В. А. Лухтанову, собравшим по нашей просьбе в 2013 г. бабочек для анатомических исследований во время энтомологической экспедиции, проведенной при поддержке университета. Мы признательны также В. А. Лухтанову за предоставление в наше распоряжение серий пойманных и зафиксированных в 2004 г. голубянок из Эквадора и анонимному рецензенту за полезные замечания и рекомендации.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Исследование выполнено благодаря помощи Санкт-Петербургского университета в организации и финансовом обеспечении энтомологической экспедиции в Южную Америку (Перу, 2013 г.) при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект 18-04-00312-а).

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 *Polyommata* (Lepidoptera, Lycaenidae). Часть I. Вальвы, эдеагус и юкста. Энтомологическое обозрение **95** (3): 473–503. [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 I. Valvae (distal part), aedeagus, and juxta. *Entomological Review* **96** (6): 647–671. <https://doi.org/10.1134/S0013873816060014>
- 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>
- Корзеев А. И., Стекольников А. А. 2022. Мускулатура гениталий самцов голубянок подсем. *Aphnaeinae* (Lepidoptera, Lycaenidae). Энтомологическое обозрение **101** (1): 111–126. <https://doi.org/10.31857/S0367144522010075>
[Korzeev A. I., Stekolnikov A. A. 2022. Muscles of the male genitalia in the butterfly subfamily *Aphnaeinae* (Lepidoptera, Lycaenidae). *Entomological Review* **102** (1): 82–94. <https://doi.org/10.1134/S0013873822010079>
- 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. <https://doi.org/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. [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. <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. [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., Луктанов 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. [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. <https://doi.org/10.1134/S0013873814020031>].
- Тихомиров А. М. 1979а. Филогенетические связи и классификация медведиц (Lepidoptera, Arctiidae) на основе функциональной морфологии генитального аппарата самцов. Энтомологическое обозрение **58** (1): 116–127.
- Тихомиров А. М. 1979б. Филогенетические связи в семействе Noctuidae (Lepidoptera) на основе функциональной морфологии генитального аппарата самцов. Труды Зоологического института АН СССР, т. 82, с. 75–99.
- Тихомиров А. М. 1981. Таксономическая структура семейства Notodontidae и его положение в системе чешуекрылых (Lepidoptera) с учетом функциональной морфологии гениталий дальневосточных видов. Труды Зоологического института АН СССР, т. 103, с. 62–72.
- Forbes W. T. M. 1939. The muscles of the lepidopterous male genitalia. *Annals of the Entomological Society of America* **1**: 1–10.
- 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. <https://doi.org/10.1134/S0013873817080024>
- 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 Oenosandriidae (Insecta: Lepidoptera). *SHILAP Revista de Lepidopterologia* **32** (128): 297–313.
- Lukhtanov V. A., Kandul N. P., Plotkin J. B., Dantchenko A. V., Haig D., Pierce N. E. 2005. Reinforcement of prezygotic isolation and karyotype evolution in *Agrodiaetus* butterflies. *Nature* **436** (21): 385–389. <https://doi.org/10.1038/nature03704>
- Nabokov V. 1945. Notes on Neotropical Plebejinae (Lycaenidae, Lepidoptera). *Psyche* **52** (1–2): 1–61.
- Pierce N. E., Braby M. F., Heath A., Lohman D. J., Mathew J., Rand D. B., Travassos M. A. 2002. The ecology and evolution of ant association in the Lycaenidae (Lepidoptera). *Annual Review of Entomology* **47**: 733–771.
- Stekolnikov A. A., Korzeev A. I. 2017. The musculoskeletal system of male genitalia in *Curetix 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. 2020. Male genitalia muscles in the Afrotropical subfamily Lipteninae (Lepidoptera, Lycaenidae). *Entomological Review* **99** (9) (for 2019): 1239–1266.
- 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. <https://doi.org/10.1111/j.1096-0031.2012.00421.x>
- 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.

Vila R., Lukhtanov V. A., Talavera G., Gil-T. F., Pierce N. E. 2010. How common are dot-like distributions? Taxonomical oversplitting in western European *Agrodiaetus* (Lepidoptera: Lycaenidae) revealed by chromosomal and molecular markers. *Biological Journal of the Linnean Society* **101**: 130–154. 10.1111/j.1095-8312.2010.01481.x

COMPARISON OF THE EVOLUTION OF THE MALE SKELETO-MUSCULAR GENITALIA SYSTEM OF THE SUBTRIBE POLYOMMATINA (LEPIDOPTERA, LYCAENIDAE) IN THE FAUNAS OF THE OLD WORLD AND NEW WORLD

A. A. Stekolnikov, A. I. Korzeev

Key words: Lepidoptera, Lycaenidae, Polyommata, male genitalia, musculature, phylogeny.

SUMMARY

Comparison of the morphological evolution of the two biogeographic groups of the subtribe Polyommata, the Old World and the New World ones, is carried out for the first time. Muscles of the male genitalia of the South American species *Nabokovia cuzquenha* Bálint et Lamas, 1997; *Hemiargus hanno* (Stoll, [1790]); *Hemiargus ramon* (Dognin, 1887); *Itylos nodo* (Bálint et Johnson, 1995); *I. pelorias* (Weymer, 1890) and *I. pacis* (Draudt 1921) are described in detail. On the background of the profound similarity of the male genitalia muscles of the subtribe Polyommata between the faunas of the Old World and New World, a clear autapomorphy of the species of the genus *Hemiargus* is found—shift of the attachment of the secondary retractors of aedeagus, *m7(6)b*, from the *alulae* on the *sagum*, a unique skeletal structure near the aedeagus in South American Polyommata. A parallel appearance of this character within the South American clade is speculated. An independent and simultaneous splitting of the intravalvar muscles *m5(7)* in the Neotropical and Holarctic lineages of the subtribe Polyommata after their divergence is described.