

УДК 595.782:591.463/464

МОРФОЛОГИЯ КОПУЛЯТИВНОГО АППАРАТА *DEVENILIA COREARIA* И ОПИСАНИЕ НОВОЙ ТРИБЫ DEVENILINI (LEPIDOPTERA, GEOMETRIDAE, ENNOMINAE)

© 1998 г. Е. А. Беляев

Биолого-почвенный институт ДВО РАН, Владивосток 690022

Поступила в редакцию 10.02.97 г.

Впервые приведено подробное описание копулятивного аппарата, включая мускулатуру гениталий самца, малоизвестного восточноазиатского вида пядениц – *Devenilia corearia* (Leech). В строении его гениталий выявлены глубокие морфологические специализации, на основании которых описывается новая триба – Devenilini trib. n. Кроме типового, в нее предлагается включить восточно- и южноазиатские роды *Crypsicometa* Warren, *Synegia* Gueneé, *Platycerota* Hampson, *Heterostegania* Warren. Предполагается, что новая триба состоит в сестринском родстве с группой триб Nacophorini, Lithinini и Anagogini.

Малоизвестная пяденица – *Devenilia corearia* (Leech) – представитель своеобразного монотипического восточноазиатского рода, родственные связи которого в подсемействе Ennominae до сих пор были мало ясны. В систематических списках род *Devenilia* Wehrli располагался более или менее случайно, между таксонами, сильно отличающимися от него морфологически (Wehrli, 1940; Вийдалепп, 1979; Inoue, 1992; Shin, 1996). Для уточнения систематического положения рода было проведено исследование морфологии копулятивного аппарата *D. corearia* (Leech), включая мускулатуру гениталий самца. Материалом для анатомирования послужили сухие и фиксированные в спирте экземпляры *D. corearia* (Leech), собранные в Приморском крае в поселках Барабаш-Левада и Горнотаежное в 1989–1990 гг., а также сухие экземпляры *Crypsicometa incertaria* (Leech) и *Synegia ichinosawana* (Matsumura) с о-ва Сахалин из коллекции Биолого-почвенного института ДВО РАН. Обозначения мышц использованы по Кузнецову и Стекольникову с учетом предложенной этими авторами унифицированной номенклатуры (Кузнецов, Стекольников, 1978, 1987; Стекольников, Кузнецов, 1982). Соответственно, функциональные наименования мышц в тексте статьи даны по их основной роли у рассматриваемого таксона и не являются номенклатурными. В связи с краткостью опубликованных данных по строению копулятивного аппарата *D. corearia* (Leech) (Wehrli, 1940) ниже приведено новое описание гениталий самца и самки.

Devenilia corearia (Leech, 1891)

Гениталии самца (рис. 1, 1, 2). Тегумен отчетливо отделен от винкулума, латеральные

доли тегумена узкие, лентовидные, дорсально соединены друг с другом лишь узкой перемычкой. Винкулум широкий, сильно склеротизованный, латероventрально с парой глубоких выемок. Ункус широкий, треугольный, дорсально слабо склеротизованный, вентрально полностью мембранозный. Гнатос отсутствует. Вальвы длинные, узкие, с большим кукуллусом, густо покрытым длинными волосовидными щетинками. Коста широкая, хорошо склеротизованная, медиально переходит в почти столь же широкую, заостренную к вершине транстиллу. Вершины правой и левой транстилл разобщены. Саккулус сравнительно короткий, хорошо склеротизованный. Юкта очень большая, широкая, длинная, дистально продолжается в подвижно сочлененный с юкстой длинный тонкий вырост, покрытый шипиками с дорсальной стороны. Вентролатерально с юкстой соединены очень крупные треугольные латеральные выросты анеллуса, своим дорсальным краем сближенные с основанием кости вальв. Эдегус большой, цилиндрический, умеренно склеротизованный, с единственным очень крупным игольчатым корнутусом, крюкообразно изогнутым у основания.

Мускулатура гениталий самца. Депрессоры ункуса m_1 тонкие, слабые, отходят от средней части переднего края тегумена, дистально прикреплены у латеральных углов ункуса. Ретракторы анального конуса m_{10} развиты обычно для энномин. Дорсальные абдукторы вальв m_2 сравнительно широкие, отходят от дорсальных углов винкулума, противоположным концом прикреплены в дистальной половине транстиллы к небольшому расширению ее вентрального края. Аддукторы вальв m_4 широкие, длинные, тянутся от небольшого расширения в вентральной части

латеральных ветвей винкулума к вентральному краю базальной части транстиллы. Внутренние флексоры вальв m_7 короткие, умеренно широкие, проксимально прикреплены частью – к внутренней стенке саккулуса, частью – к латеральному краю вентральной половины юксты. Вентральный экстензор вальвы m_3 непарный, чрезвычайно мощный, длинный и широкий, проксимально отходит от вентральной части винкулума между его парными выемками, дистально тянется к месту сочленения юксты и ее дистального выроста, не прикрепляясь, однако, к последнему. Мышцы протракторов и ретракторов эдеагуса 2 пары m_5 и m_6 , они сравнительно тонкие и имеют обычное положение для пядениц подсемейства Ennominae. Мышца ретрактор везики (m_{21} – *m. phallicus internus longitudinalis*) хорошо развита (на рис. 1 не изображена).

Гениталии самки (рис. 3, 1). Генитальный сегмент с широким, хорошо склеротизованным тергитом и мембранозной вентральной частью. Остиальная воронка умеренно широкая, слабо склеротизованная. Антрум узкий и короткий, непосредственно переходит в сравнительно узкую очень длинную копулятивную сумку. Шейка копулятивной сумки широкая, сравнительно короткая, умеренно склеротизованная, продольноскладчатая. С внутренней стороны складки косо пересечены полосой мелких шипиков. Дистальная часть копулятивной сумки мембранозная, без сигнума. Яйцеклад сравнительно короткий, апофизы тонкие, передние примерно в 2 раза короче задних, анальные сосочки мягкие, подушечковидные.

В сравнении с мускулатурой гениталий самцов других энномин (Razowski, Wojtusiak, 1981; Стекольников, Кузнецов, 1982; Hashimoto, 1992) таковая *D. corearia* (Leech) отличается рядом своеобразных черт, которые в сочетании с особенностями строения скелета его гениталий позволяют говорить о самостоятельном направлении эволюционных преобразований копулятивного аппарата у этого таксона. В первую очередь отчетливо видна тенденция к редукции тергального комплекса склеритов и мышц генитального сегмента, нетипичная для пядениц рассматриваемого подсемейства. Эта редукция заключается не только в ослаблении склеритов и депрессора ункуса, но и в переходе дорсальных абдукторов вальв с тегумена на винкулум, что до сих пор для энномин было неизвестно. Несмотря на наличие длинных, хорошо развитых вальв, сравнительно слаб их внутренний флексор. Однако чрезвычайно сильно развит вентральный экстензор вальв, который, кроме основной функции, по-видимому, косвенно обеспечивает также движения дистального выроста юксты и очень больших латеральных выростов анеллуса. Сильно развиты также абдукторы вальв, что в целом характерно для эн-

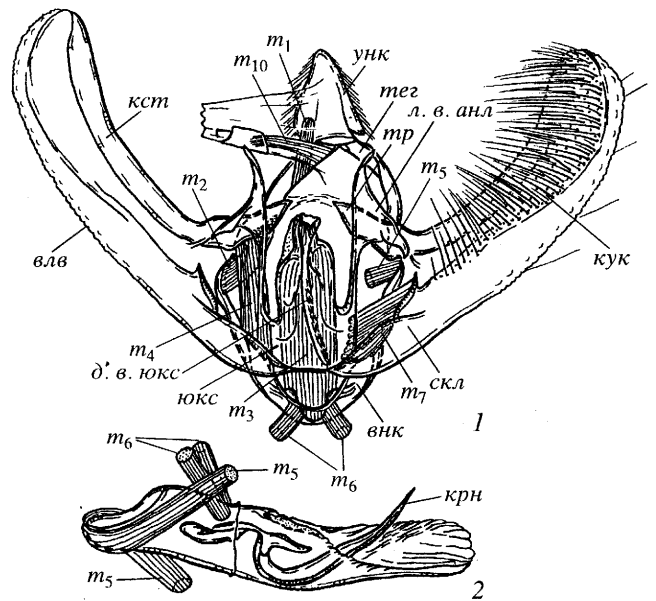


Рис. 1. *Devenilia corearia*, гениталии самца: 1 – генитальный сегмент, вид снизу; 2 – эдеагус. Мышцы m_5 , m_6 – рассечены, на генитальном сегменте мышцы m_5 , m_7 слева, m_1 , m_2 , m_4 , m_{10} справа – удалены.

номин. Однако их проксимальный край прикреплен к винкулуму в наиболее вентральном положении в подсемействе.

Отдаленные черты сходства строения мускулатуры с описанными выше имеются в гениталиях самцов у пядениц из трибы Sionini (sensu Стекольников, Кузнецов, 1982). У последних также наблюдается некоторое ослабление тергальных мышц, смещение проксимального края дорсальных абдукторов вальв к вентральному краю тегумена, несколько более вентральное, чем обычно для энномин, положение аддукторов вальв, сильное развитие их вентрального экстензора. Однако все перечисленные особенности развиты слабее, чем у *D. corearia* (Leech). Строение скелета гениталий не позволяет сближать рассматриваемый род с представителями трибы Sionini, поэтому перечисленные сходства следует считать приобретенными независимо. Особенности строения копулятивного аппарата *D. corearia* (Leech) не позволяют также включать вслед за Иное (Inoue, 1992) род *Devenilia* Wehrli в трибу Anagogini, типичные представители которой имеют другое строение мускулатуры гениталий самцов (Razowski, Wojtusiak, 1981; Стекольников, Кузнецов, 1982).

Среди палеарктических энномин наиболее сходным с *Devenilia* Wehrli строением гениталий обладают представители восточноазиатских родов *Crypsicometa* Warren и *Senegia* Gueneé (рис. 2, 1–4; 3, 2, 3) (Inoue, 1971; Sato, 1990). Самцы у них также характеризуются ослабленностью тер-

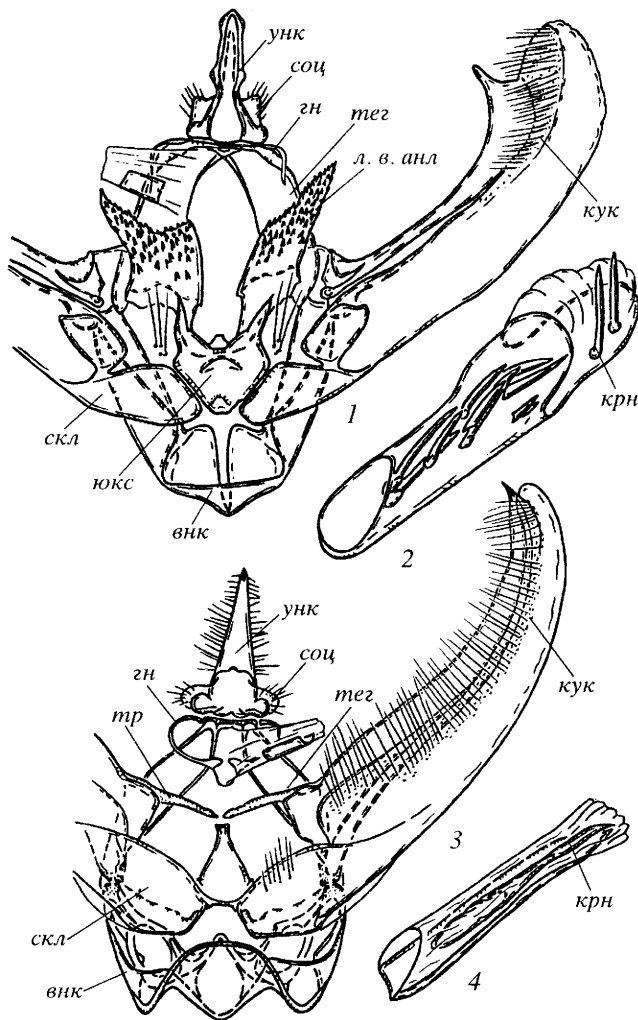


Рис. 2. Deveniliini, гениталии самцов: 1, 2 – *Crypsicometa incertaria*; 3, 4 – *Synegia ichinosawana* (1, 3 – генитальный сегмент, вид снизу; 2, 4 – эдеагус).

гальных структур генитального сегмента, длинными узкими вальвами, медиально прерванной транстилой, широким крепким винкулом, усложненным различными вогнутостями, у *C. incertaria* (Leech), кроме того, огромными латеральными выростами анеллуса. Строение мускулатуры гениталий в этих родах неизвестно, однако характер их скелета позволяет предположить сходные с *Devenilia* Wehrli расположение и степень развития мышц. Гениталии самок у всех трех родов, хотя и обладают сходным общим планом строения, но достаточно разнообразны и не имеют ясно выраженных общих специализаций, за исключением наличия у *D. corearia* (Leech) и *C. incertaria* (Leech) на внутренней стенке шейки копулятивной сумки полосы шипиков, косо пересекающей продольные складки.

Глубокая и своеобразная специализация строения гениталий у рассмотренных родов говорит о

длительной независимой эволюции образуемой ими группы, что позволяет выделить ее в качестве самостоятельной трибы.

Deveniliini Beljaev, trib. n.

Типовой род *Devenilia* Wehrli, 1937.

Описание. Бабочки средних размеров, стройные, красновато- или желтовато-коричневой окраски. Передние крылья несколько заострены к вершине, радиальные жилки образуют одну или две дополнительные ячейки.

Гениталии самцов (рис. 1, 1, 2; 2, 1–4). Тегумен обособлен от винкула резким перехватом; латеральные доли тегумена соединены между собой только небольшой перемышкой; винкулум массивный, значительно шире и крепче тегумена, усложнен вогнутостями и складками. Ункус слабо склеротизован, умеренно длинный или сравнительно короткий, обычно с хорошо выраженным дистальным выростом и большими округлыми мембранозными социями. Гнатос лентовидный, тонкий, слабый, обручобразно окружает основание анального конуса, либо рудиментарный или отсутствует. Вальвы узкие, длинные; коста широкая, у основания почти цилиндрическая в поперечнике, часто с дорсальными или апикальными выростами различной формы и положения; транстила медиально прерванная, без базального отростка; кукуллус сравнительно узкий, вентрально далеко не достигает края вальвы, покрыт длинными более или менее волосовидными щетинками; саккулус широкий, короткий, хорошо склеротизованный. Юкста крепкая, в основании широкая, соединяет собой широко расставленные сакуллусы вальв. Некоторые виды с большими плоскими латеральными выростами анеллуса, вентрально слитыми с юкстой и дорсально направленными к основанию транстилы, но не соединенными с ней. Эдеагус со слабо склеротизованной или мембранозной дорсальной стенкой и большими игольчатыми или шиповидными корнутусами.

Гениталии самок (рис. 3, 1–3). Остиальная воронка широкая поперечно, щелевидная продольно; склеротизованный антрум короткий или отсутствует. Копулятивная сумка обычно со склеротизованной продольноскладчатой шейкой, на внутренней поверхности которой у некоторых видов имеется полоса шипиков, косо пересекающая складки. Сигнум небольшой, звездчатый или отсутствует.

Таксономический состав. В трибу предлагается включить, кроме типового, рода *Crypsicometa* Warren и *Synegia* Gueneé. Вероятно, к этой же трибе принадлежат южноазиатские роды *Platycerota* Hampson и *Heterostegania* Warren; у видов из этих родов внешний вид и гениталии, судя

по опубликованным изображениям, сходны с таковыми представителей предыдущих родов (Inoue, 1982; Holloway, 1976; Yazaki, 1994).

Д и а г н о з. Представители трибы по очертаниям гениталий самцов сходны с родами, тяготеющими к трибе *Caberini* (sensu Forbes, 1948), однако у самцов типового рода этой трибы совершенно иное строение мускулатуры гениталий (Стекольников, Кузнецов, 1982). Представители *Deveniliini* отчетливо отличаются от *Caberini* разобщенными основаниями сакуллусов, которые морфологически и функционально связаны друг с другом через вентральный край юксты, сравнительно узким кукуллусом, вентральный край которого далеко не достигает края вальвы, очень тонкой перемычкой между латеральными долями тегумена, винкулумом, усложненным вогнутостями – в скелете гениталий самцов, а также наличием широкой мембранозной остиальной воронки и коротким, умеренно склеротизованным антрумом в гениталиях самок.

Систематическое положение. Описываемая триба мозаично сочетает многие признаки, характерные для триб *Caberini* (узкие длинные вальвы, обычно с выростами по дорсальному краю, крепкий широкий винкулум при относительно слабом тегумене), *Vartini* (узкий, почти прерванный дорсально тегумен, слабый, обручевидный или рудиментарный гнатос, транстилла без базального отростка, широкая остиальная воронка), и родов, относимых к *Nacophorini* (sensu Rindge, 1983) (отчетливо выраженный, сравнительно узкий кукуллус, большие латеральные выросты анеллуса, хорошо склеротизованные широкие саккулусы вальв).

Очевидно, что преобладание черт, характерных для *Caberini* и *Vartini*, послужило причиной сближения большинства предлагаемых для включения в новую трибу родов (за исключением *Devenilia* Wehrli с *Cabera* Treitschke и *Lomographa* Hübner (= *Bapta* Stephens) (Hampson, 1895; Prout, 1915; Wehrli, 1939; Holloway, 1976; Inoue, 1977, 1982, 1992; Вийдалепп, 1978; Yazaki, 1992, 1994). Однако большое сходство общей конфигурации гениталий самцов у *Deveniliini* с таковыми у *Caberini*, по-видимому, вторично. Вероятно, оно сложилось на основе сходного плезиоморфного общего плана строения гениталий в обеих группах (отчетливо подразделенный на тегумен и винкулум аннулус, дорсально узкий тегумен, длинный дистальный вырост ункуса, слабо развитый гнатос, умеренно широкие вальвы, эдеагус с крупными игольчатыми корнутусами) в результате параллельной эволюции функционирования копулятивного аппарата, направленной на одно-стороннее усиление фиксирующей роли дорсального края вальв при копуляции. Доказательством тому может служить наличие значительных раз-

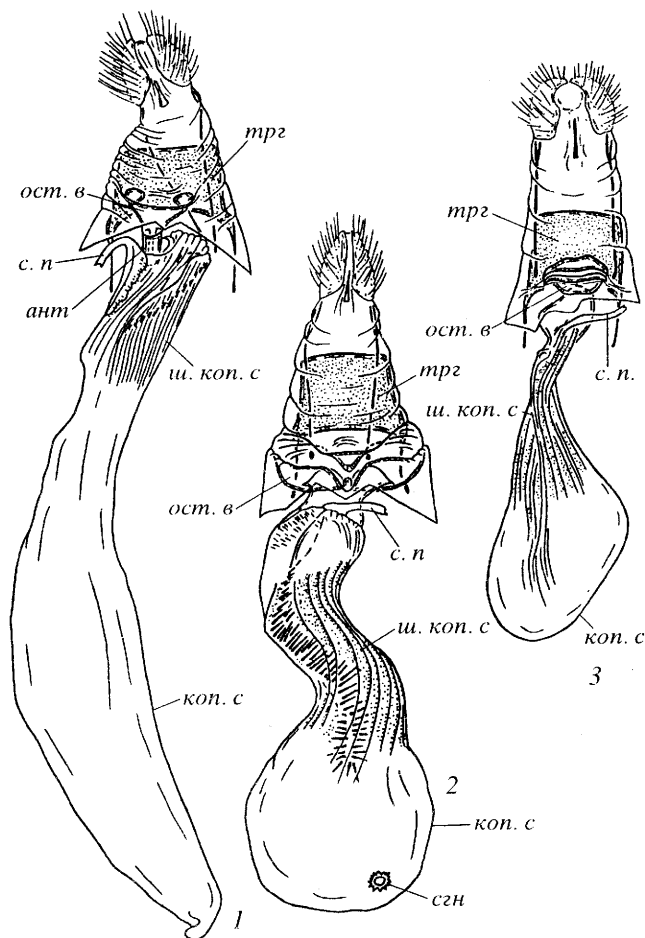


Рис. 3. *Deveniliini*, гениталии самок: 1 – *Devenilia corearia*, 2 – *Crypsicometa incertaria*, 3 – *Synegia ichinosawana*.

личий в деталях строения скелета и, особенно, мускулатуры гениталий самцов, которые указывают на вероятность значительных морфологических различий в их строении у предков обеих групп.

Перечисленные выше признаки сходства с *Vartini*, по-видимому, по большей части имеют плезиоморфный характер. Наличие же больших латеральных выростов анеллуса у некоторых *Deveniliini* (очевидно, имевшихся и у предка этой группы) может рассматриваться как синапоморфия с *Nacophorini* и другими близкими к последней таксонами (*Lithinini*, *Anagogini*). Однако глубокая морфологическая специализация представителей описываемой трибы, сочетающаяся с сильной дивергенцией внутри самой группы, говорит о древнем (возможно, более раннем, чем расхождение предков *Nacophorini*, *Lithinini* и *Anagogini*) обособлении *Deveniliini*.

Распространение. Восточная, Южная и Юго-Восточная Азия.

Особенности биологии. Для гусениц родов *Synegia* Gueneé и *Crypsicometa* Warren характерна олигофагия на *Plex* (Aquifoliaceae) и *Abelia* (Caprifoliaceae) (Sugi, 1987).

Буквенные обозначения на рисунках: *ант* – антрум, *влв* – вальва, *внк* – винкулум, *гн* – гнатос, *д.в.юкс* – дистальный вырост юксты, *коп.с* – копулятивная сумка, *крн* – корнутус, *кст* – коста, *кук* – кукуллус, *л.в.анл* – латеральный вырост анеллуса, *ост.в* – остиальная воронка, *сгн* – сигнум, *скл* – саккулус, *соц* – соции, *с.п* – семенной проток, *тег* – тегумен, *тр* – транстилла, *трз* – тергит, *унк* – ункус, *ш.коп.с* – шейка копулятивной сумки, *юкс* – юкста; $m_1 - m_7, m_{10}$ – мышцы: m_1 – депрессор ункуса (musculus tergales intersegmentales 9–10), m_2 – дорсальный абдуктор вальвы (m. gonopodalis externus dorsolateralis), m_3 – вентральный экстензор вальвы (m. laminae mediale anterior), m_4 – аддуктор вальвы (m. gonopodalis externus dorsomedialis), m_5 – протрактор эдеагуса (m. phallicus externus posterior), m_6 – ретрактор эдеагуса (m. phallicus externus anterior), m_7 – внутренний флексор вальвы (m. gonopodalis internus medialis), m_{10} – ретрактор анального конуса (m. tergales intersegmentales 10–11).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Вийдаленн Я.*, 1978. Список пядениц фауны СССР. III // Энтомол. обозрение. Т. 57. Вып. 4. С. 752–761. – 1979. Список пядениц фауны СССР. IV // Энтомол. обозрение. Т. 58. Вып. 4. С. 782–798.
- Кузнецов В.И., Стекольников А.А.*, 1978. Система и эволюция инфраотрядов чешуекрылых (Lepidoptera: Micropterigomorpha – Papilionomorpha) с учетом функциональной морфологии гениталий // Энтомол. обозрение. Т. 57. Вып. 4. С. 870–890. – 1987. Номенклатура и особенности эволюции мышц терминальных сегментов брюшка чешуекрылых (Lepidoptera) // Вестн. зоологии. № 6. С. 59–65.
- Стекольников А.А., Кузнецов В.И.*, 1982. Функциональная морфология гениталий самцов и выделение новых триб пядениц подсем. Enniminiinae (Lepidoptera, Geometridae) // Энтомол. обозрение. Т. 61. Вып. 2. С. 344–374.
- Forbes W.T.M.*, 1948. Lepidoptera of New York and neighbouring states. 2 // Mem. Cornell Univ. agric. Exp. St. № 274. P. 1–263.
- Hampson G.F.*, 1895. The Fauna of British India including Ceylon and Burma. Moths. L.: Taylor and Francis. V. 3. P. I–XXVIII. P. 1–546.
- Hashimoto S.*, 1992. Description of genitalia of two Japanese species of the genus *Arichanna* (Lepidoptera, Geometridae), with male genital musculature and taxonomic comments on the subgenus *Icterodes* // Tyo to Ga. V. 43. № 2. P. 120–128.
- Holloway J.D.*, 1976. Moths of Borneo with special reference to Mount Kinabalu. Kuala Lumpur: Sun U Book Co. P. 1–264.
- Inoue H.*, 1971. The Geometridae of the Ryukyu Islands (Lepidoptera) // Bull. Fac. Domestic Sci., Otsuma Woman's Univ. № 7. P. 141–179. – 1977. Catalogue of the Geometridae of Japan (Lepidoptera) // Bull. Fac. domestic Sci., Otsuma Woman's Univ. № 13. P. 227–346. – 1982. Geometridae // Eds. Inoue H. et al. Moths of Japan. Tokyo: Kodansha. V. 1. P. 425–573; V. 2. P. 263–310. – 1992. Geometridae / Eds. Heppner J.B., Inoue H. Lepidoptera of Taiwan. Gainesville: Scientific Publishers. V. 1. Pt. 2: Checklist. P. 25–32, 111–129.
- Prout L.B.*, 1912–1916. Die spannerartigen Nachtfalter / Ed. Seitz A. Die Gross-Schmetterlinge der Erde. Abt. 1. Stuttgart. Bd. 4. S. 1–479. T. 1–25.
- Razowski J., Wojtusiak J.*, 1981. Musculature of the male genitalia in Geometridae (Lepidoptera) // Folia Biol., Krakow. V. 29. № 3–4. P. 259–274.
- Rindge F.H.*, 1983. A generic revision of the New World Nacophorini (Lepidoptera, Geometridae) // Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. V. 175. Art. 2. P. 147–262.
- Sato R.*, 1990. Taxonomic notes on the genus *Synegia* Guenee (Geometridae, Ennominae) from Japan and Taiwan, with descriptions of three new species and two new subspecies // Tinea. V. 13. Pt. 4. P. 27–41.
- Shin Y.H.*, 1996. Synonymic List and Distribution of the geometridae of Korea (Lepidoptera). Chuncheon: Center for Insect Systematics. P. 1–153.
- Sugi S.*, 1987. A summary: general views on immature stages and life-histories of larger moths in Japan / Sugi S. et al. Larvae of larger moths in Japan. Tokyo: Kodansha. P. 267–301.
- Wehrli E.*, 1937. Über alte und neue Genera, Subgenera, Species und Subspecies (Lepid., Geom.) // Entomol. Rundschau. Jg. 54. S. 502–503, 515–518, 562–563. – 1939–1954. Subfamilie Boarmiinae / Ed. Seitz A. Die Gross-Schmetterlinge der Erde. Abt. 1. Stuttgart. Bd. 4. Supplement. S. 254–766. T. 19–53.
- Yazaki K.*, 1992. Geometridae / Ed. Haruta T. Moths of Nepal. Part 1. Tinea. V. 13. (Supplement 2). P. 5–46. Pl. 2–12. – 1994. Geometridae / Ed. Haruta T. Moths of Nepal. Part 3. Tinea. V. 14 (Supplement 1). P. 5–40.

**MORPHOLOGY OF COPULATIVE APPARATUS IN *DEVENILIA COREARIA*
AND DESCRIPTION OF A NEW DEVENILIINI
(LEPIDOPTERA, GEOMETRIDAE, ENNOMINAE) TRIBE**

E. A. Belyaev

Institute of Biology and Soil Science, Far East Branch of Russian Academy of Sciences, Vladivostok 690022, Russia

Genitalia of *Devenilia corearia* (Leech) including the male genitalia musculature are described for the first time. Strong morphological specializations found in male genitalia allow to separate the new tribe Deveniliini trib. n. This tribe includes the eastern- and southern Asia genera *Devenilia* Wehrli, *Crypsometa* Warren, *Syngia* Guenee, *Platycerota* Hampson and *Heterostegania* Warren which have the following main characters of genitalia skeleton: tegumen is narrow, almost disjunctive dorsally; vinculum is broad, strong with hollows and/or plications; gnathos is band-like, thin, rudimentary or absent; valvae are long, narrow; cucullus is narrow; transtilla is without basal process, sacculi are distant from each other, they do not come in contact; juxta is strong, wide basally in male genitalia and wide ostial funnel and short or lost antrum in female ones. The found tribe is suggested to be a sister one to the group of the tribes Nacophorini, Lithinini, Anagogini.