

УДК 595.773.4

**МУСКУЛАТУРА АБДОМИНАЛЬНЫХ СЕГМЕНТОВ
И ТЕРМИНАЛИЙ САМЦОВ *MYDAEA URBANA* (MEIGEN, 1826)
И *GRAPHOMYA MACULATA* (SCOPOLI, 1763)
(DIPTERA, MUSCIDAE: MYDAEINAE)**

© 2019 г. О. Г. Овчинникова,^{1*} В. С. Сорокина,^{2**}
Т. В. Галинская^{3,4***}

¹ Зоологический институт РАН
Университетская наб., 1, С.-Петербург, 199034 Россия
*e-mail: brach@zin.ru

² Институт систематики и экологии животных СО РАН
ул. Фрунзе, 11, Новосибирск, 630091 Россия
**e-mail: sorokinavs@mail.ru

³ Кафедра энтомологии Биологического факультета Московского государственного
университета им. М. В. Ломоносова
Ленинские горы, 1-12, Москва, 119234 Россия

⁴ Научно-методический Отдел энтомологии Всероссийского центра карантина растений
ул. Пограничная, 32, пос. Быково, Раменский район, Московская область, 140150 Россия
***e-mail: nuha1313@gmail.com

Поступила в редакцию 22.05.2019 г.

После доработки 22.06.2019 г.

Принята к публикации 22.06.2019 г.

Приводится описание мускулатуры абдоминальных сегментов и терминалий самцов *Mydaea urbana* (Meigen, 1826) и *Graphomya maculata* (Scopoli, 1763) из подсем. Mydaeinae сем. Muscidae. Выявлены редуцированные особенности в строении склеритов и мускулатуры прегенитальных сегментов Muscinae по сравнению с Mydaeinae, а гениталий Muscidae – по сравнению со Scathophagidae (*Scathophaga stercoraria* (Linnaeus, 1758)). Показано, что по признакам скелета и мускулатуры гениталий и прегенитальных склеритов род *Graphomya* сходен с *Mydaea* и отличается от Muscini, что подтверждает его положение в подсем. Mydaeinae.

Ключевые слова: двукрылые, склериты, мускулатура, гениталии, прегенитальные сегменты.

DOI: 10.1134/S0367144519030079

Статья продолжает серию публикаций, посвященных строению склеритов и мускулатуры абдоминальных сегментов и терминалий самцов двукрылых (Diptera), в том числе самцов сем. Muscidae (Овчинникова и др., 2018).

Классификация одного из крупнейших семейств калиптратных двукрылых – Muscidae – до сих пор остается спорной. Данные молекулярного анализа, полученные рядом авторов, свидетельствуют о монофилетичности этого семейства, однако моно-

филия и даже валидность некоторых его подсемейств, триб и родов результатами молекулярных исследований не подтверждаются (Kutty et al., 2014; Haseyama et al., 2015; Grzywacz et al., 2017).

Среди морфологических признаков, используемых в филогенетических реконструкциях, а также при построении различных классификаций к числу наиболее стабильных относятся признаки строения мускулатуры генитальных и прегенитальных структур, в отличие от изменчивых признаков строения склеритов (Matsuda, 1976; Овчинникова, 1989; Friedrich, Beutel, 2008). Кроме того, изучение мускулатуры помогает уточнить функции и гомологии, а также выявить параллелизмы прегенитальных и генитальных склеритов (Овчинникова, 1989, 1993; Ovtshinnikova, Yeates, 1998; Галинская, Овчинникова, 2014; Galinskaya, Ovtshinnikova, 2015; Ovtshinnikova, Galinskaya, 2016a, 2016b; Овчинникова, Галинская, 2017; Galinskaya et al., 2018).

Изучению мускулатуры гениталий самцов Muscoidea посвящено незначительное число работ (Овчинникова, 1986, 1989, 1993, 2002; Овчинникова и др., 2018). В этих публикациях подробно описана мускулатура у 3 видов из сем. Muscidae (все из трибы Muscini) – *Musca domestica* Linnaeus, 1758, *M. autumnalis* De Geer, 1776, *Pyrellia rapax* (Harris, 1780), и у одного вида сем. Scathophagidae – *Scathophaga stercoraria* (Linnaeus, 1758). Было высказано предположение о базальном состоянии признаков мускулатуры гениталий у *Scathophaga*, а также о редуционных особенностях в строении склеритов и мускулатуры гениталий представителей рода *Musca* по сравнению с *Pyrellia rapax* и *Scathophaga stercoraria*.

Настоящая работа посвящена другому подсемейству мусцид – Mydaeinae. Представители его обитают преимущественно в лесах, но многие из них синантропны. Личинки развиваются в разлагающихся остатках разного происхождения, в том числе в фекалиях животных и человека. Мировая фауна подсем. Mydaeinae включает 434 вида, относящихся в традиционной классификации мусцид (Pont, 1980, 1986; de Carvalho et al., 2005; Evenhuis, 2014) к 20 родам. Большинство видов этих родов обитает только в жарких регионах; в частности, в Афротропическом царстве – представители 3 родов, в Австралийском – 5, в Неотропическом – 4, в Ориентальном – 2. Широко распространены только 5 родов этого подсемейства, виды которых встречаются во всех географических областях (*Graphomya* Robineau-Desvoidy, 1830; *Gymnodia* Robineau-Desvoidy, 1863; *Hebecnema* Schnabl, 1889; *Mydaea* Robineau-Desvoidy, 1830 и *Myospila* Rondani, 1856). Один род – *Opsolasia* Coquillett, 1910 – эндемичен для Палеарктики.

В одной из последних классификаций (Haseyama et al., 2015) сем. Muscidae разделено всего на 3 подсемейства (вместо 7 принятых ранее): Muscinae, Cyrtoneurinae и Mydaeinae, без подразделения их на трибы. В подсем. Mydaeinae объединены три ранее выделявшиеся подсемейства: Mydaeinae, Phaoninae и Coenosiinae. Близкое родство этих трех подсемейств было показано как по морфологическим (Hennig, 1965; de Carvalho, 1989), так и по молекулярным данным (Schuehli et al., 2007; Kutty et al., 2014; Haseyama et al., 2015), но монофилия подсем. Mydaeinae в этих работах не была подтверждена. В результате некоторые роды подсемейств Mydaeinae, Phaoninae и Coenosiinae в разных классификациях постоянно меняли свое положение. Например, род *Graphomya* ряд авторов относил к трибе Limnophorini подсем. Coenosiinae (Herting, 1957; Лобанов, 1977; Skidmore, 1985), а на основании некоторых морфологических признаков этот род относили к трибам Muscini (Зимин, 1951) или Stomoxydini (Huckett, 1965) под-

сем. Muscinae или даже к подсем. Phaoninae (Fan, 1965). Большинство авторов, однако, оставляет *Graphomya* в подсем. Mydaeinae.

В данной работе представлены результаты изучения склеритов и мускулатуры абдоминальных сегментов и терминалий самцов двух представителей сем. Muscidae, относящихся к подсем. Mydaeinae, – *Mydaea urbana* (Meigen, 1826) и *Graphomya maculata* (Scopoli, 1763).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Брюшко самца состоит из 5 сегментов, 6–8-й (прегенитальные) сегменты сильно видоизменены в связи с поворотом гениталий самца на 360° по часовой стрелке, генитальные сегменты (9–11-й) сильно преобразованы. Для обозначения склеритов принята терминология Синклера (Sinclair, 2000). Склериты гениталий самцов изучались следующим образом. Сухой материал был размочен, брюшко было отделено, выдержано в 10%-ном растворе КОН, затем отпрепарировано.

Мускулатура гениталий была изучена с помощью ручной препаровки хранящихся в 70%-ном этаноле насекомых микроножами под стереомикроскопом Leica MZ9⁵. Иллюстрации подготовлены в программе Photoshop CS6 после обработки фотографий, сделанных камерой Canon EOS 77D на тринокуляре Leica MZ9⁵. Мышцы гениталий были разделены на следующие группы: абдоминальные, прегенитальные, тергостеральные, мышцы гипандриального комплекса и мышцы эпандриального комплекса. Мышцы описаны под номерами согласно классификации Овчинниковой (1989, 2000) и сгруппированы по месту прикрепления их основания.

Mydaea urbana (Meigen, 1826) (рис. 1–5).

Материал. Россия. Кабардино-Балкарская Республика, ущелье Суган-Су, 1600–1700 м над ур. м., 19.VII.1999 (А. В. Баркалов), 1 самец. Новосибирская обл., Колыванский р-н, дер. Черный Мыс, 16.VI.1991 (А. В. Баркалов), 1 самец. Республика Алтай: Усть-Коксинский р-н, 6.5 км ЮВ с. Мульта, 1020 м над ур. м., 50°07' N, 86°01' E, 12–15.VII.2013 (В. С. Сорокина), 1 самец; Турочакский р-н, пос. Артыбаш, стационар ИСиЭЖ СО РАН, ловушка Малеза, 13.VI.1990 (А. В. Баркалов), 1 самец.

Абдоминальные сегменты. 1-й стернит уменьшен до узкой полосы. 1-й и 2-й тергиты слиты. Сегменты 3, 4 и тергит 5 не видоизменены, 5-й стернит увеличен, его задний край вытянут в два длинных латеральных отростка.

Прегенитальные сегменты. 6-й тергит уменьшен и представляет собой узкую¹ склеротизованную полосу. 6-й стернит расположен под 5-м стернитом, уменьшен, представлен двумя небольшими узкими симметричными склеритами полулунной формы (правым и левым), остальная часть 6-го стернита десклеротизована. 7-й стернит узкий, с расширением в месте сочленения с синтергостернитом 7 + 8, расположен на левой стороне тела; вентрально 7-й стернит соединен с краями 6-го стернита, латерально 7-й стернит соединен с синтергостернитом 7 + 8. Последний относительно широкий, расположен дорсально; левым концом он соединен с 7-м стернитом, правый конец лежит свободно; задний край синтергостернита 7 + 8 подходит вплотную к эпандрию.

¹ В связи с поворотом гениталий склериты этих сегментов не всегда занимают обычное положение, поэтому в описаниях прилагательные «широкий» и «узкий» мы употребляем как геометрическую характеристику склеритов безотносительно к их ориентации вдоль оси тела.

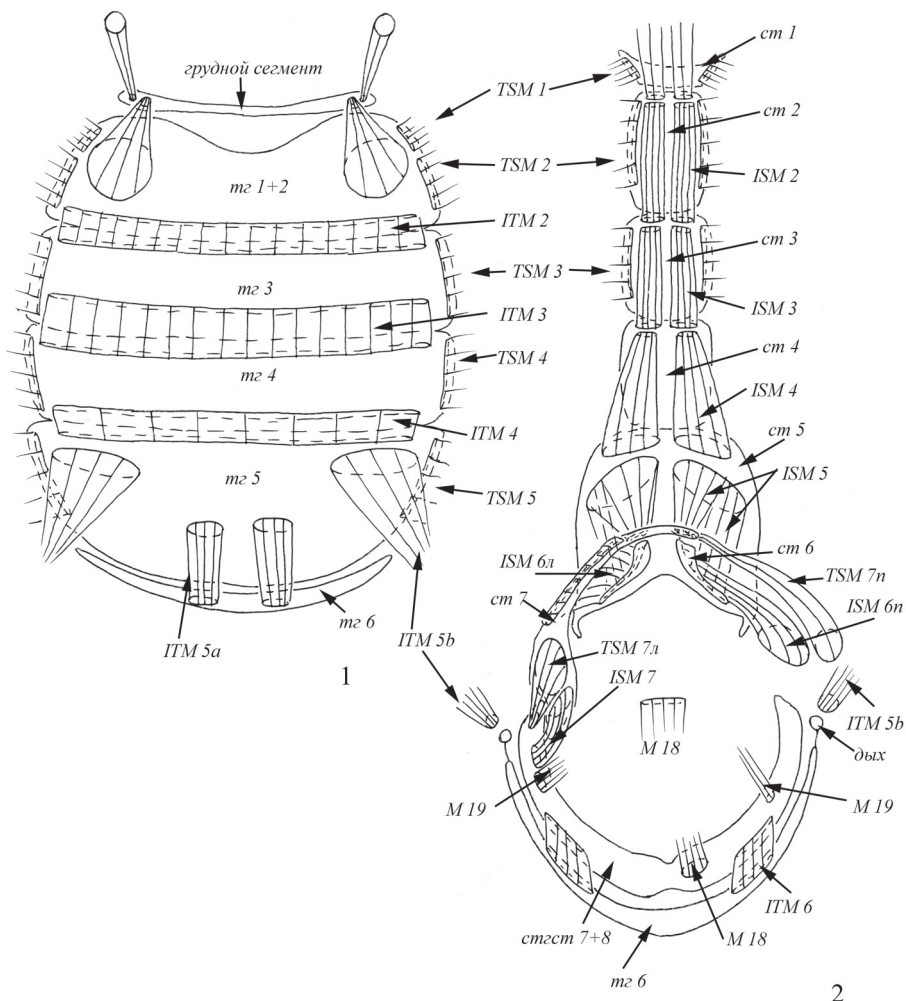


Рис. 1, 2. *Mydaea urbana* (Meigen), самец.

1 – тергиты брюшка, вид изнутри; 2 – стерниты брюшка и прегенитальные сегменты, вид изнутри.

Обозначения к рис. 1–12: *аз* – аподема эякулятора, *баз* – базифалл, *гип* – гипандрий, *дист* – дистифалл, *дых* – дыхальце, *л* – левая мышца, *п* – правая мышца, *пост* – постгониты, *пре* – прегониты, *ст* – стернит, *стгст* – синтергостернит, *сур* – сурстилия, *тг* – тергит, *фп* – фаллаподема, *фтр* – фаллотрема, *ц* – церки, *эп* – эпандрий, *эпиф* – эпифалл. *ISM 1–ISM 7* – брюшные межсегментные стернальные мышцы, *M 1–M 25* – прегенитальные и генитальные мышцы, *ITM 1–ITM 7* – брюшные межсегментные тергалные мышцы, *TSM 1–TSM 7* – брюшные тергостернальные мышцы.

Гениталии. Гипандрий полушаровидный, медиальная часть представляет собой широкую пластинку более или менее полукруглой формы с выступающим, сильно склеротизованным медиобазальным краем; латеральные руки гипандрия сочленены с сурстилиями и эпандрием. Имеются довольно крупные прегониты и постгониты, примерно одинаковой длины с фаллаподемой. Фаллаподема сочленена с фаллусом. Эпифалл хорошо развит, представляет собой широкую удлинненную пластинку, закругленную дистально. Дистифалл крупный, по длине равен эпифаллу, с которым широ-

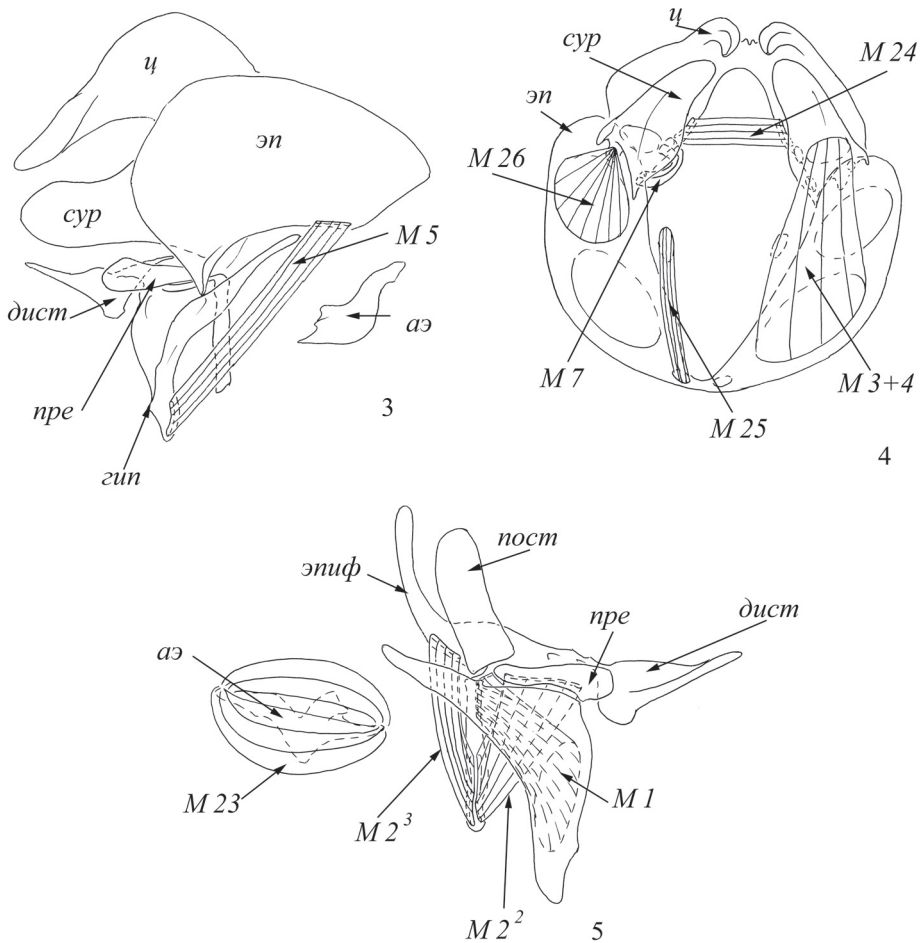


Рис. 3–5. *Mydaea urbana* (Meigen), самец.

3 – гениталии, вид снаружи, латерально; 4 – эпандриальный комплекс, вид изнутри;
5 – гипандриальный комплекс латерально.

ко сочленен. Базифалл отчетливо не выражен, отсутствует или слит с дистифаллом. Аподема эякулятора V-образной формы, с расширенным базальным крылом и сужающимся дистальным. Эпандрий полушаровидный, постеролатерально с небольшими выростами. Церки крупные, с 2 лопастями, медиальные лопасти слиты на значительном протяжении. Сурстили хорошо развиты, широкие, с параллельными краями, закругленные апикально, не сочленены с эпандрием. Сурстили и церки примерно одной длины, но церки шире сурстилей; последние постеролатерально с небольшими выростами. Субэпандриальный склерит развит в виде десклеротизованной складки.

Грудные мышцы. Парные симметричные конические мышцы идут из груди к латеромедиальным частям тергита 1 + 2, а также из груди к базальным частям 2-го стернита.

Абдоминальные мышцы: *ITM 2 – ITM 4, ITM 5a, ITM 5b, ISM 2 – ISM 7, TSM 1 – TSM 5, TSM 7.*

Плоские, очень короткие мышцы *ITM 2 – ITM 4* идут от дистальной части 2–4-го тергитов по всей ширине тергитов к базальным краям 3–5-го тергитов соответственно. Небольшие парные симметричные мышцы *ITM 5a* идут от латеромедиальных частей 5-го тергита к медиальным частям базального края 6-го тергита. Длинные парные почти симметричные мышцы *ITM 5b* идут от латеробазальных частей 5-го тергита к мембране у латеральных частей 6-го тергита. Парные небольшие короткие, немного несимметричные мышцы *ITM 6* идут от латеральных частей 6-го тергита к синтергостерниту 7 + 8. Парные симметричные мышцы *ISM 2 – ISM 4* идут на всем протяжении базального края 2–4-го стернитов к базальным краям 3–5-го стернитов соответственно. Очень мощные парные симметричные веерообразные мышцы *ISM 5* двумя слоями идут от базального края 5-го стернита к 6-му стерниту (склеротизованным пластинкам 6-го стернита и десклеротизованной части 6-го стернита) и к 7-му стерниту в месте его соединения с десклеротизованной частью 6-го стернита. Широкие плоские плевральные мышцы абдоминальных сегментов *TSM 1 – TSM 5* хорошо видны на соответствующих сегментах.

Парные почти симметричные мышцы *ISM 6*: левая *ISM 6* идет от левой склеротизованной и мембранозной частей 6-го стернита к половине латерального края внутренней поверхности 7-го стернита, сочлененной с синтергостернитом 7 + 8; правая *ISM 6* идет от правой склеротизованной части и мембраны 6-го стернита к мембране рядом с правым латеробазальным краем синтергостернита 7 + 8. Непарная левая короткая небольшая, но мощная мышца *ISM 7* идет от латерального края наружной поверхности 7-го стернита к выросту латеральной части базального края синтергостернита 7 + 8. Парные несимметричные мышцы *TSM 7*: левая широкая короткая веерообразная мышца *TSM 7* идет от латеральной части внутренней поверхности 7-го стернита к большому выросту латерального края синтергостернита 7 + 8; правая плоская мышца *TSM 7* идет от правого базального края 7-го стернита к мембране, прилегающей к правой латеробазальной части синтергостернита 7 + 8, левее дыхальца.

Прегенитальные мышцы: *M 18, M 19*. Парные несимметричные мышцы *M 18*: левая, смещенная медиально, широкая плоская мышца идет от мембраны, закрывающей генитальную полость, к середине базального края гипандрия; правая небольшая мышца идет от середины синтергостернита 7 + 8 к внутренней поверхности правой латеробазальной части гипандрия. Парные несимметричные *M 19*: левая короткая мышца идет от внутренней поверхности небольшой площадки левой латеральной части синтергостернита 7 + 8 (недалеко от места соединения с 7-м стернитом) к небольшой площадке левого латеробазального края эпандрия; правая тонкая мышца идет от синтергостернита 7 + 8 к правому базальному краю эпандрия.

Тергостернальные мышцы: *M 5*. Парные и почти симметричные мощные мышцы *M 5* идут от латеральных частей базального края гипандрия к латеральным частям базальной части эпандрия.

Мышцы гипандриального комплекса: *M 1, M 2², M 2³, M 23*. Широкие мощные парные симметричные мышцы *M 1* идут от гипандрия, занимая значительную часть его внутренней поверхности, к изгибу медиобазальной части фаллопеды. Мощные парные симметричные мышцы *M 2²* идут от всей латеробазальной части пре-

гонитов к дистальной половине фаллаподемы со стороны гипандрия. Длинные менее мощные $M 2^3$ идут от базального края эпифалла к дистальной половине фаллаподемы со стороны эпандрия. Констрикторы аподемы эякулятора $M 23$ окружают аподему эякулятора и, сокращаясь, нагнетают семенную жидкость в фаллус.

Мышцы эпандриального комплекса: $M 3 + 4$, $M 7$, $M 24 - M 26$. Мощные парные симметричные мышцы $M 3 + 4$ идут от внутренней поверхности базальных частей сурстилей к латеробазальным частям эпандрия. Парные симметричные изогнутые мышцы церок $M 7$ идут от медиальной части субэпандриальной пластинки к латеробазальным частям церок. Мощная широкая мышца $M 24$, проходящая внутри церок, соединяет латеральные части двух половинок церок. Парные длинные мышцы $M 25$ идут от медиальных частей дистального края эпандрия к интегументу ануса. Мощные парные симметричные веерообразные мышцы $M 26$ идут от дистолатеральных частей эпандрия к латеробазальным краям небольших выростов церок.

Graphomya maculata (Scopoli, 1763) (рис. 6–12).

Материал. **Россия.** Красноярский край, п-ов Таймыр, кордон Ары-Мас, 72.5° N, 101.94° E, 10–20.VII.2010 (А. В. Баркалов), 3 самца. Республика Алтай, Турочакский р-н, окр. пос. Артыбаш, 10.VIII.2017 (О. Г. Овчинникова), 3 самца.

Абдоминальные сегменты. 1-й стернит уменьшен, примерно в 2 раза уже 2-го стернита. 1-й и 2-й тергиты слиты. Сегменты 3–5 не видоизменены.

Прегенитальные сегменты. 6-й тергит уменьшен и представляет собой узкую склеротизованную полоску. 6-й стернит десклеротизован, от него осталась тончайшая прерванная посередине полоска параллельная дистальному краю 5-го стернита. 7-й стернит узкий, несколько расширен в месте соединения с синтергостернитом 7 + 8, расположен на левой стороне тела; вентрально 7-й стернит соединен с мембраной десклеротизованного 6-го стернита, латерально 7-й стернит соединен с синтергостернитом 7 + 8. Синтергостернит 7 + 8 относительно широкий, расположен дорсально; левым концом он соединен с 7-м стернитом, правый конец лежит свободно; задний край синтергостернита 7 + 8 подходит вплотную к эпандрию.

Гениталии. Гипандрий V-образный, с прямоугольной медиальной частью, латеральные руки гипандрия сочленены с сурстиями и эпандрием. Имеются прегониты и постгониты. Прегониты очень большие, сильно склеротизованные и практически сросшиеся с гипандрием. Фаллаподаема сочленена с фаллусом. Эпифалл хорошо развит, крупный, представляет собой удлиненную пластинку, закругленную дистально, несколько крупнее постгонитов. Дистифалл в большей части десклеротизован, примерно одного размера с эпифаллом. Базифалл явно не выражен. Аподема эякулятора V-образной формы, с расширенным базальным крылом и сужающимся дистальным. Эпандрий полушаровидный, без постеролатеральных выростов. Церки крупные, с 2 лопастями, медиальные лопасти слиты на незначительном протяжении. Сурстили хорошо развиты, очень широкие, с параллельными краями и закругленные апикально, не сочленены с эпандрием, немного длиннее церок. Субэпандриальный склерит небольшой.

Грудные мышцы. Парные симметричные конические мышцы идут из груди к латеромедиальным частям тергита 1 + 2, а также из груди к базальным частям 2-го стернита.

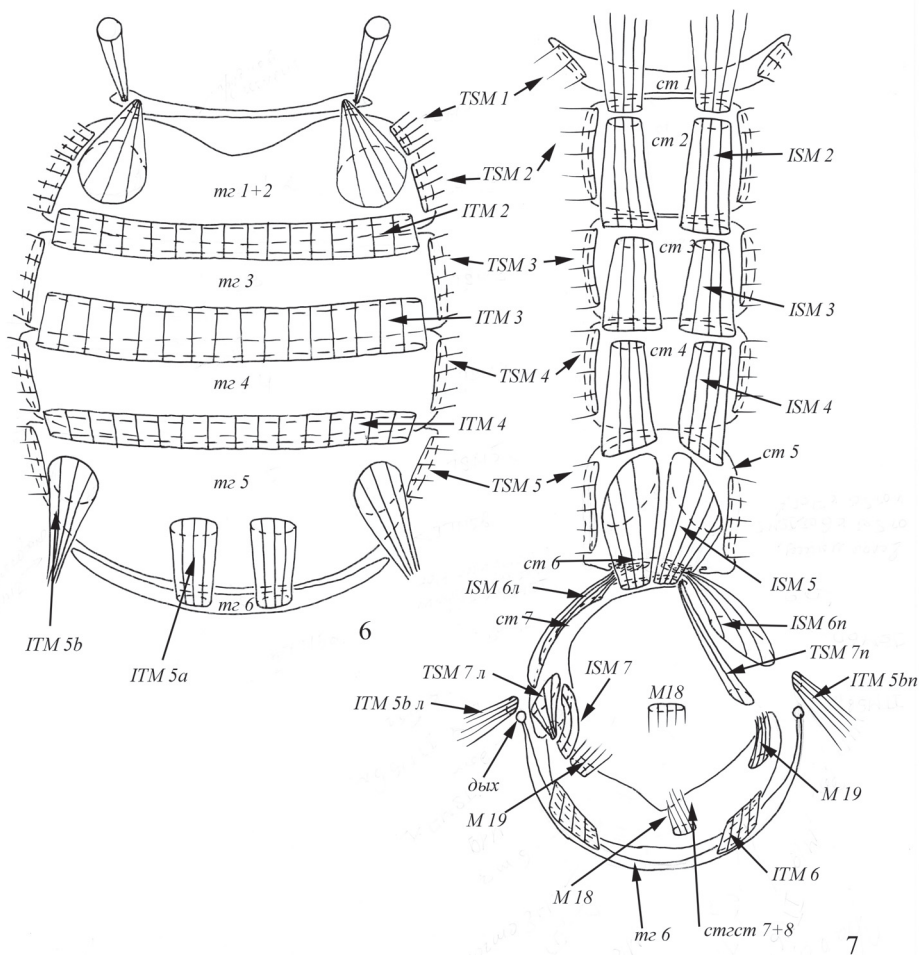


Рис. 6, 7. *Graphomya maculata* (Scopoli), самец.

6 – тергиты брюшка, вид изнутри; 7 – стерниты брюшка и прегенитальные сегменты, вид изнутри.

Абдоминальные мышцы: *ITM 2 – ITM 4*, *ITM 5a*, *ITM 5b*, *ISM 2 – ISM 7*, *TSM 1 – TSM 5*, *TSM 7*.

Плоские очень короткие мышцы *ITM 2 – ITM 4* идут от дистальной части 2–4-го тергитов по всей ширине тергитов к базальным краям 3–5-го тергитов соответственно. Небольшие парные симметричные мышцы *ITM 5a* идут от латеромедиальных частей 5-го тергита к медиальным частям базального края 6-го тергита. Длинные парные почти симметричные мышцы *ITM 5b* идут от латеробазальных частей 5-го тергита к мембране у латеральных частей 6-го тергита. Парные небольшие короткие, немного несимметричные мышцы *ITM 6* идут от латеральных частей 6-го тергита к синтергостерниту 7 + 8. Парные симметричные мышцы *ISM 2 – ISM 4* идут на всем протяжении базального края 2–4-го стернитов к базальным краям 3–5-го стернитов соответственно. Очень мощные парные симметричные веерообразные мышцы *ISM 5* идут от базального края 5-го стернита к 7-му стерниту в месте его соединения с мембраной 6-го

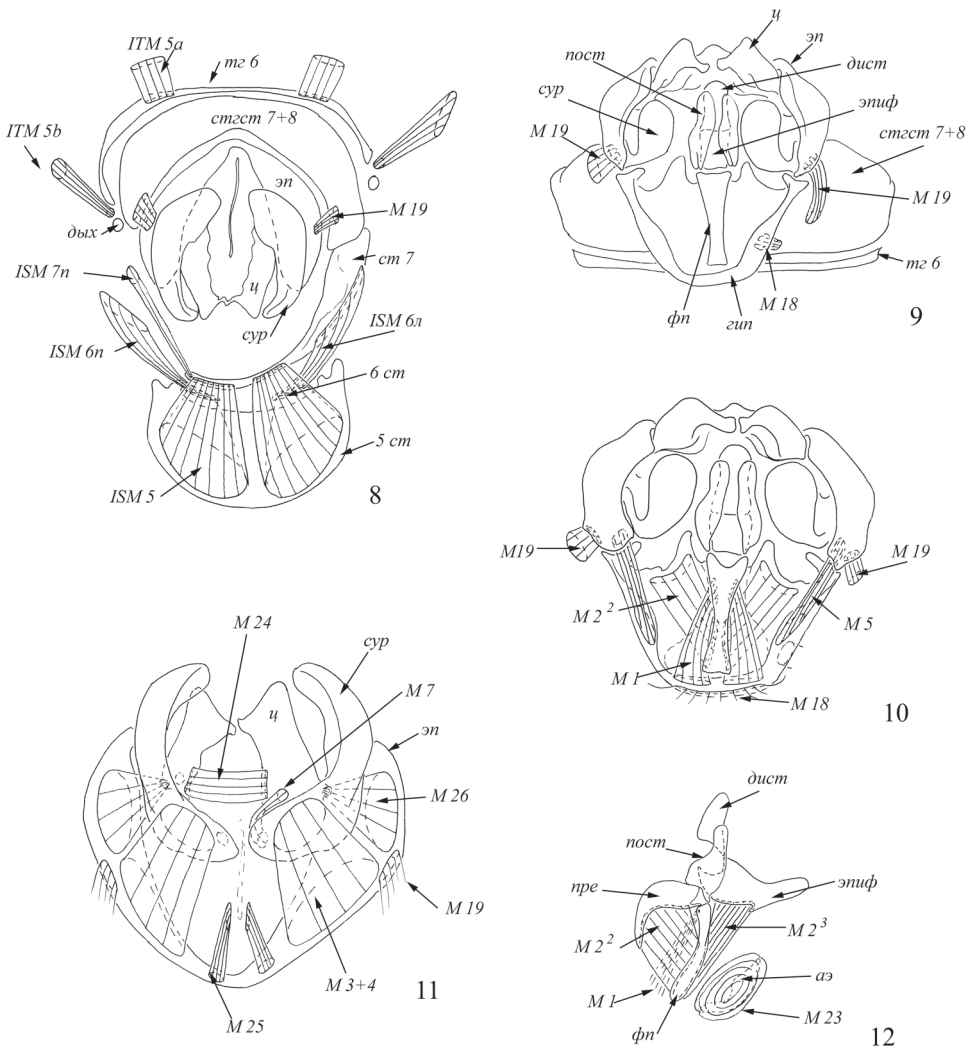


Рис. 8–12. *Graphomya maculata* (Scopoli), самец.

8 – прегенитальные сегменты и эпандриальный комплекс (гипандриальный комплекс удален), вид изнутри;
 9 – гениталии и прегенитальные сегменты, вид снаружи дорсально; 10 – гениталии,
 вид снаружи дорсально; 11 – эпандриальный комплекс, вид изнутри;
 12 – эдегальный комплекс латерально.

стернита и к десклеротизованной части 6-го стернита, примыкающей к 7-му стерниту. Широкие плоские плевральные мышцы абдоминальных сегментов *TSM 1 – TSM 5* хорошо видны на соответствующих сегментах.

Парные несимметричные мышцы *ISM 6*: левая *ISM 6* идет от левой склеротизованной полоски 6-го стернита и мембраны левого латерального края десклеротизованного 6-го стернита к половине латерального края внутренней поверхности 7-го стернита, сочлененной с синтергостернитом 7 + 8; правая *ISM 6* идет от правой склеротизованной полоски 6-го стернита и мембраны у правого латерального края десклеротизованного

6-го стернита к мембране рядом с правым латеробазальным краем синтергостернита 7 + 8 недалеко от дыхальца. Непарная левая короткая небольшая, но мощная мышца *ISM 7* идет от латерального края наружной поверхности 7-го стернита к выросту латеральной части базального края синтергостернита 7 + 8. Парные несимметричные мышцы *TSM 7*: левая широкая короткая веерообразная мышца *TSM 7* идет от латеральной части внутренней поверхности 7-го стернита к небольшому выросту латерального края синтергостернита 7 + 8; правая плоская мышца *TSM 7* идет от правого базального края 7-го стернита к мембране, прилегающей к правой латеробазальной части синтергостернита 7 + 8, левее дыхальца.

Прегенитальные мышцы: *M 18*, *M 19*. Парные несимметричные мышцы *M 18*: левая, смещенная медиально, широкая плоская мышца идет от мембраны, закрывающей генитальную полость, у синтергостернита 7 + 8 к середине базального края гипандрия; правая небольшая мышца идет от середины синтергостернита 7 + 8 к внутренней поверхности правой латеро-базальной части гипандрия. Парные несимметричные *M 19*: левая короткая мышца идет от внутренней поверхности небольшой площадки левой латеральной части синтергостернита 7 + 8 (недалеко от места соединения с 7-м стернитом) к небольшой площадке левого латеробазального края эпандрия; правая тонкая мышца идет от синтергостернита 7 + 8 к правому базальному краю эпандрия.

Тергостернальные мышцы: *M 5*. Парные и почти симметричные мощные мышцы *M 5* идут от латеральных частей базального края гипандрия к латеральным частям базальной части эпандрия.

Мышцы гипандриального комплекса: *M 1*, *M 2²*, *M 2³*, *M 23*. Широкие мощные парные симметричные мышцы *M 1* идут от гипандрия, занимая значительную часть его внутренней поверхности, к изгибу медиобазальной части фаллаподемы. Мощные парные симметричные мышцы *M 2²* идут от всей латеробазальной части прегонитов к дистальной половине фаллаподемы со стороны гипандрия. Длинные менее мощные *M 2³* идут от базального края эпифалла к дистальной половине фаллаподемы со стороны эпандрия. Констрикторы аподемы эякулятора *M 23* окружают аподему эякулятора и, сокращаясь, нагнетают семенную жидкость в фаллус.

Мышцы эпандриального комплекса: *M 3 + 4*, *M 7*, *M 24 – M 26*. Мощные парные симметричные мышцы *M 3 + 4* идут от внутренней поверхности базальных частей сурстилей к латеробазальным частям эпандрия. Парные симметричные изогнутые мышцы церок *M 7* идут от медиальной части субэпандриальной пластинки к латеробазальным частям церок. Мощная широкая мышца *M 24*, проходящая внутри церок, соединяет латеральные части двух половинок церок. Парные длинные мышцы *M 25* идут от медиальных частей дистального края эпандрия к интегументу ануса. Мощные парные симметричные веерообразные мышцы *M 26* идут от дистолатеральных частей эпандрия к латеробазальным краям довольно маленьких выростов церок.

ОБСУЖДЕНИЕ

Строение склеритов абдоминальных и терминальных сегментов у изученных видов родов *Mydaea* и *Graphomya* в целом сходно. Основные отличия касаются наличия склеритов 6-го стернита у *Mydaea*, в то время как у *Graphomya* 6-й стернит почти полностью десклеротизован, а также значительно более крупных прегонитов у *Graphomya*,

практически сросшихся с гипандрием. Остальные отличия менее существенны и касаются формы отдельных склеритов.

Мускулатура абдоминальных и терминальных сегментов у *Mydaea* и *Graphomya* также очень сходна. Основные отличия заключаются в следующем. У *Mydaea* ISM 5 двумя слоями идут от 5-го стернита к пластинкам 6-го стернита и к 7-му стерниту, у *Graphomya* ISM 5 идут к 7-му стерниту и мембране рядом с ним. Мышцы прегонитов у *Graphomya* значительно мощнее, чем у *Mydaea*, кроме того, функция этих мышц у *Graphomya* усиливается за счет сочленения прегонитов с гипандрием. Однако наличие этих мышц, соответствующих по местам прикреплений мышцам *Mydaea*, подтверждает природу прегонитов у *Graphomya*.

Для Muscidae, как и других Cyclorhapha, в связи с поворотом гениталий характерна асимметрия как склеритов, так и мышц 6–8-го и частично 9-го сегментов брюшка. Прегенитальные склериты (сегменты 6–8) частично редуцируются, видоизменяются и сливаются. В связи с этим для уточнения гомологии некоторых прегенитальных склеритов самцов сем. Muscidae ранее нами были использованы особенности мускулатуры этих сегментов. Мышцы Brachycera Orthorrhapha и Acalyptatae, как нами показано ранее, обычно идут последовательно от предыдущего сегмента к последующему: от 6-го к 7-му, от 7-го к 8-му, от 8-го к 9-му. Природа 6-го тергита, 6-го стернита, 7-го стернита и синтергостернита 7 + 8 у Muscidae была подтверждена нами ранее на основании изучения мускулатуры терминалий самцов видов *Musca* и *Pyrellia* (Овчинникова и др., 2018).

Полученные данные по мускулатуре *Graphomya* и *Mydaea* подтверждают сделанные нами ранее выводы. Синтергостернит 7 + 8 узкий у Muscinae и более широкий у Mydaeinae (менее редуцирован и мембранизован). В связи с этим у Mydaeinae прегенитальные мышцы парные и лучше развиты. Ранее мы предполагали (Овчинникова и др., 2018), что в состав синтергостернита 7 + 8 входит хотя бы часть 8-го стернита. Однако данные по мускулатуре Muscinae не исключали и не подтверждали это с достоверностью, так как непарная мышца *M 18* у Muscinae идет от мембраны синтергостернита 7 + 8 к гипандрию. Данные по мускулатуре Mydaeinae подтверждают включение хотя бы части 8-го стернита в состав синтергостернита 7 + 8. У Mydaeinae мышца *M 18* с одной стороны идет от синтергостернита 7 + 8 к гипандрию (подтверждение того, что часть 8-го стернита входит в синтергостернит 7 + 8), а с другой стороны – от мембраны синтергостернита 7 + 8 к гипандрию (подтверждение того, что значительная часть 8-го стернита мембранизована). 6-й стернит у Muscinae крупнее и сильнее склеротизован (менее редуцирован), чем у Mydaeinae, но мышцы *ISM 5* и *ISM 6* в обоих подсемействах в целом сходны.

Значительная часть самцов Calyptatae характеризуется наличием различных придатков гипандрия (прегонитов, постгонитов), имеющих большое функциональное значение при копуляции, а также сложно устроенным фаллусом (разделенным на базифалл, дистифалл и эпифалл). Гомологии этих придатков также подтверждались с помощью изучения мускулатуры. Различия в развитии гипандриальных придатков и их мускулатуры в результате процессов редукции были отмечены нами ранее даже у разных родов в пределах одного подсем. Muscinae: наличие или отсутствие мышц, связывающих фаллаподему с прегонитами (у *Pyrellia* имеется две пары мышц *M 2* – *M 2'* и *M 2²* (от гипандрия к фаллаподеме и от прегонитов к фаллаподеме), у *Musca* в результате редукции имеется только 1 пара *M 2'*). Можно отметить также отсутствие эпифалла

у *Pyrellia* и наличие его у *Musca*, (в работе Овчинниковой с соавт. (Овчинникова и др., 2018) ошибочно указано отсутствие его у Muscinae). У представителей подсем. Muscinae был отмечен наибольший набор мышц фаллаподемы, представленный мышцами $M 1$, $M 2^1$ и $M 2^2$ (Овчинникова и др., 2018). В подсем. Mydaeinae в изученных родах наличие гипандриальных придатков более стабильно, прегониты, постгониты и эпифалл хорошо развиты; стабильность отмечена и для мышц фаллаподемы. У *Mydaea* и *Graphomya* имеются две пары мышц фаллаподемы $M 2^2$ (прегониты – фаллаподема) и $M 2^3$ (эпифалл – фаллаподема). Таким образом, у Mydaeinae имеются мышцы фаллаподемы, идущие от эпифалла $M 2^3$, которых нет у Muscinae, однако у изученных представителей Mydaeinae нет мышц фаллаподемы $M 2^1$, идущих от гипандрия, которые есть у Muscinae. Таким образом, по признакам скелета и мускулатуры гениталий и прегенитальных склеритов род *Graphomya* сходен с *Mydaea* и отличается от Muscini, что подтверждает его положение в подсем. Mydaeinae.

Сравнение скелета и мускулатуры гениталий изученных видов Muscidae с таковыми *Scathophaga stercoraria* L. (Scathophagidae) показало следующее. У *S. stercoraria* имеются хорошо развитые прегониты, постгониты и эпифалл. У *S. stercoraria* имеются больший, чем у изученных представителей Muscidae, набор мышц: 3 пары мышц фаллаподемы $M 2^1$, $M 2^2$ и $M 2^3$, мышцы $M 41$, связывающие гипандрий с отростками базифалла, мышцы $M 42$, идущие от прегонитов к гипандрию, а также 2 пары тергостеральных мышц $M 5$ и 3 пары прегенитальных гипандриальных мышц $M 18$. У разных подсемейств Muscidae набор мышц фаллаподемы отличается, однако у Muscinae и Mydaeinae имеются 2 пары мышц фаллаподемы $M 2$, отсутствуют мышцы $M 41$, $M 42$ и имеется только 1 пара тергостеральных мышц $M 5$. Строение генитальных склеритов и мышц Muscidae демонстрирует процессы редукции по сравнению с таковыми *Scathophaga stercoraria*, так как мы считаем наличие полного набора мышц фаллаподемы $M 2^1$ – $M 2^3$ у *Scathophaga* базальным состоянием.

В результате исследования выявлены редукционные особенности в строении склеритов и мускулатуры прегенитальных сегментов Muscinae по сравнению с Mydaeinae, а гениталий Muscidae – по сравнению со Scathophagidae (*Scathophaga stercoraria*).

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы сердечно благодарны А. В. Баркалову (Новосибирск) за предоставление материала для морфологических исследований из различных регионов России.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа О. Г. Овчинниковой выполнена на базе Зоологического института РАН (гос-тема АААА-А19-119020690082-8) и при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 18-04-00354-а).

Работа В. С. Сорокиной выполнена на базе ИСиЭЖ СО РАН при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 18-04-00354-а) в рамках Программы фундаментальных научных исследований (ФНИ) государственных академий наук на 2013–2020 гг., проект № VI.51.1.5 (АААА-А16-116121410121-7).

Работа Т. В. Галинской выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 18-04-00354-а).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Галинская Т. В., Овчинникова О. Г. 2014. Мускулатура гениталий самцов двукрылых трибы Ulidiini (Diptera, Ulidiidae). Энтомологическое обозрение **93** (3): 608–616. (Galinskaya T. V., Ovtshinnikova O. G. 2015. Musculature of the male genitalia in the tribe Ulidiini (Diptera, Ulidiidae). *Entomological Review* **95** (1): 31–37).
- Зимин Л. С. 1951. Сем. Muscidae. Настоящие мухи. Фауна СССР. Насекомые двукрылые, т. 18 (4), с. 1–286.
- Лобанов А. М. 1977. О месте рода *Graphomya* в системе Muscidae (Diptera). В кн.: В. В. Кулемин (ред.). Насекомые – переносчики заразных заболеваний. Иваново: Ивановский государственный медицинский институт, с. 78–83.
- Овчинникова О. Г. 1986. К функциональной морфологии генитального аппарата самцов двукрылых (Diptera). II. *Chloromyia formosa* Scop. (Stratiomyidae) и *Musca domestica* L. (Muscidae). Труды Зоологического института АН СССР, т. 140, с. 92–97.
- Овчинникова О. Г. 1989. Мускулатура гениталий самцов двукрылых Brachycera–Orthorrhapha (Diptera). Труды Зоологического института АН СССР, т. 190, с. 1–166.
- Овчинникова О. Г. 1993. Гомологизация склеритов гениталий самцов двукрылых (Diptera, Brachycera) на основе изучения мускулатуры. Энтомологическое обозрение **72** (4): 737–746.
- Овчинникова О. Г. 2000. Мускулатура гениталий самцов двукрылых семейства Syrphidae (Diptera). В кн.: Чтения памяти Н. А. Холодковского. Доклад на 52-м ежегодном чтении 1 апреля 1999 г. СПб.: Зоологический институт РАН, 70 с.
- Овчинникова О. Г. 2002. Преобразования мускулатуры гениталий самцов в эволюции короткоусых двукрылых (Diptera, Brachycera). Диссертация на соискание ученой степени доктора биологических наук. СПб.: Зоологический институт РАН, 407 с.
- Овчинникова О. Г., Галинская Т. В. 2017. Абдоминальные склериты и мускулатура гениталий и терминалий самцов *Neria commutata* (Czerny, 1930) (Diptera, Micropezidae). Зоологический журнал **96** (3): 305–311. (Ovtshinnikova O. G., Galinskaya T. V. 2017. The male abdominal, genital and pregenital sclerites and musculature in *Neria commutata* (Czerny, 1930) (Diptera, Micropezidae). *Entomological Review* **97** (3): 282–287).
- Овчинникова О. Г., Галинская Т. В., Сорокина В. С. 2018. Мускулатура абдоминальных сегментов и терминалий *Musca autumnalis* De Geer, 1776 and *Pyrellia rapax* (Harris, 1780) (Diptera, Muscidae: Muscini). Энтомологическое обозрение **97** (3): 385–398. (Ovtshinnikova O. G., Galinskaya T. V., Sorokina V. S. 2018. Musculature of the male abdominal segments and terminalia in *Musca autumnalis* De Geer, 1776 and *Pyrellia rapax* (Harris, 1780) (Diptera, Muscidae: Muscini). *Entomological Review* **98** (6): 678–689).
- de Carvalho C. J. B. 1989. Classificação de Muscidae (Diptera): uma proposta através da análise cladística. *Revista Brasileira de Zoologia* **6** (4): 627–648. <http://dx.doi.org/10.1590/S0101-81751989000400009>.
- de Carvalho C. J. B., Couri M. S., Pont A. C., Pamplona D. M., Lopes S. M. 2005. A Catalogue of the Muscidae (Diptera) of the Neotropical Region. *Zootaxa* **860**: 1–282.
- Evenhuis N. L. 2014. Family Muscidae. In: N. L. Evenhuis (ed.). *Catalog of the Diptera of the Australasian and Oceanian Regions* (online version). Digital resource at <http://hbs.bishopmuseum.org/aocat/muscidae.html> (accessed 10.08.14).
- Fan T. 1965. Key to the Common Synanthropic Flies in China. Peking [= Beijing]: Academy of Science, 330 p.
- Friedrich F., Beutel R. G. 2008. The thorax of *Zorotypus* (Hexapoda, Zoraptera) and a new nomenclature for the musculature of Neoptera. *Arthropod Structure & Development* **37**: 29–54.
- Galinskaya T. V., Gafurova D., Ovtshinnikova O. G. 2018. X-ray microtomography (microCT) of male genitalia of *Nothybus kuznetsovorum* (Nothybidae) and *Cothornobata* sp. (Micropezidae). *ZooKeys* **744**: 139–147.
- Galinskaya T. V., Ovtshinnikova O. G. 2015. Musculature of the male genitalia in *Rivellia* (Diptera: Platystomatidae). *ZooKeys* **545**: 149–158.
- Grzywacz A., Wallman J. F., Piwczyński M. 2017. To be or not to be a valid genus: the systematic position of *Ophyra* R.-D. revised (Diptera: Muscidae). *Systematic Entomology* **42**: 714–723.
- Haseyama K. L. F., Wiegmann B. M., Almeida E. A. B., de Carvalho C. J. B. 2015. Say goodbye to tribes in the new house fly classification: a new molecular phylogenetic analysis and an updated biogeographical narrative for the Muscidae (Diptera). *Molecular Phylogenetics and Evolution* **89**: 1–12.
- Hennig W. 1965. Vorarbeiten zu einem phylogenetischen System der Muscidae (Diptera: Cyclorrhapha). *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde* **141**: 1–100.
- Herting B. 1957. Das weibliche Postabdomen der calyptraten Fliegen (Diptera) und sein Merkmalswert für die Systematik der Gruppe. *Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere* **45** (5): 429–461.
- Huckett H. C. 1965. The Muscidae of Northern Canada, Alaska and Greenland (Diptera). *Memoirs of the Entomological Society of Canada* **42**: 1–370.

- Kutty S. N., Pont A. C., Meier R., Pape Th. 2014. Complete tribal sampling reveals basal split in Muscidae (Diptera), confirms saprophagy as ancestral feeding mode, and reveals an evolutionary correlation between instar numbers and carnivory. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **78**: 349–364.
- Matsuda R. 1976. *Morphology and Evolution of the Insect Abdomen*. Headington Hill Hall, Oxford, England: Pergamon Press Ltd., 534 p.
- Ovtshinnikova O. G., Galinskaya T. V. 2016a. Musculature of the abdomen and male genitalia of a member of Celyphidae (Diptera, Cyclorrhapha). *Oriental Insects* **50** (4): 178–186.
- Ovtshinnikova O. G., Galinskaya T. V. 2016b. Musculature of the male genitalia of a member of the genus *Teleopsis* Rondani, 1875 (Diopsidae, Diptera). *Oriental Insects* **50** (2): 61–68.
- Ovtshinnikova O. G., Yeates D. K. 1998. Male genital musculature of Therevidae and Scenopinidae (Diptera: Asiloidea): Structure, homology and phylogenetic implications. *Australian Journal of Entomology* **37** (1): 27–33.
- Pont A. C. 1980. Family Muscidae. In: R. W. Crosskey (ed.). *Catalogue of the Diptera of the Afrotropical Region*. London: British Museum (Natural History), pp. 721–761.
- Pont A. C. 1986. Family Muscidae. In: A. Soós, L. Papp (eds). *Catalogue of the Palaearctic Diptera*. Vol. 11. Budapest: Akadémiai Kiadó, pp. 57–215.
- Schuehli G. S., de Carvalho C. J. B., Wiegmann B. M. 2007. Molecular phylogenetics of the Muscidae (Diptera: Calypttratae): new ideas in a congruence context. *Invertebrate Systematics* **21**: 263–278. <http://dx.doi.org/10.1071/IS06026>.
- Sinclair B. J. 2000. 1. 2. Morphology and terminology of Diptera male terminalia. In: L. Papp, B. Darvas (eds). *Contributions to a Manual of Palaearctic Diptera (with Special Reference to Flies of Economic Importance)*. Vol. 1. Budapest: Science Herald, pp. 53–74.
- Skidmore P. 1985. *The Biology of the Muscidae of the World*. Dordrecht: Dr. W. Junk Publishers, 550 p.

MUSCULATURE OF THE MALE ABDOMINAL SEGMENTS AND TERMINALIA
OF *MYDAEA URBANA* (MEIGEN, 1826) AND *GRAPHOMYA MACULATA*
(SCOPOLI, 1763) (DIPTERA, MUSCIDAE: MYDAEINAE)

O. G. Ovtshinnikova, V. S. Sorokina, T. V. Galinskaya

Key words: Diptera, sclerites, muscles, genitalia, pregenital segments.

S U M M A R Y

Structure of the abdominal and pregenital segments and genitalia of males was investigated in *Mydaea urbana* (Meigen, 1826) and *Graphomya maculata* (Scopoli, 1763) (Muscidae, Mydaeinae). As a result, reduction processes in the structure of the pregenital segments musculature in Muscinae as compared to Mydaeinae were detected, and those in the genital musculature of the Muscidae as compared to Scathophagidae (*Scathophaga stercoraria*). It is shown that the genus *Graphomya* is similar to *Mydaea* and differs from the tribe Muscini in the characters of the sclerites and muscles of the male genitalia and pregenital segments, which confirms position of *Graphomya* in the subfamily Mydaeinae.