

УДК 595.773.4

**МУСКУЛАТУРА АБДОМИНАЛЬНЫХ СЕГМЕНТОВ  
И ТЕРМИНАЛИЙ САМЦОВ РОДА *SPILOGONA* SCHNABL, 1911  
(DIPTERA, MUSCIDAE: COENOSIINAE)**

© 2020 г. О. Г. Овчинникова, <sup>1\*</sup> В. С. Сорокина <sup>2\*\*</sup>

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

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

Поступила в редакцию 22.07.2020 г.

После доработки 28.07.2020 г.

Принята к публикации 28.07.2020 г.

Приводится описание скелета и мускулатуры терминалий самцов рода *Spilogona* Schnabl, 1911 (*S. tundrae* (Schnabl, 1915), *S. sanctipauli* (Malloch, 1921), *S. zaitzevi* (Schnabl, 1915)) из подсем. Coenosiinae сем. Muscidae. В строении склеритов и мускулатуры терминальных сегментов изученные виды сходны и обнаруживают большее сходство с Мудaeinae (особенно с родом *Graphomya*), чем с Muscinae. Хорошо развитые прегенитальные склериты и мышцы *Spilogona* свидетельствуют о более близком к основанию положении рода в системе Muscidae по сравнению с Muscinae и, вероятно, Мудaeinae.

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

**DOI:** 10.31857/S0367144520030077

Среди морфологических признаков, используемых в филогенетических реконструкциях, а также при построении классификаций насекомых, к числу наиболее стабильных относятся особенности 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 прегенитальных и генитальных склеритов, а также выявить параллелизмы в их строении (Овчинникова, 1989, 1993; Ovtshinnikova, Yeates, 1998; Galinskaya, Ovtshinnikova, 2015; Galinskaya et al., 2018).

Изучение мускулатуры гениталий самцов среди Muscoidea ограничивалось единичными работами. Первые из них были выполнены по Anthomyiidae (Hennig, 1976). Позже О. Г. Овчинникова изучила строение мускулатуры у *Musca domestica* Linnaeus, 1758 (Овчинникова, 1989) и *Scathophaga stercoraria* (Linnaeus, 1758) (Овчинникова, 1993). Относительно недавно продолжены исследования мускулатуры терминалий Muscoidea, в частности в сем. Muscidae. Нами была описана мускулатура прегениталь-

ных склеритов и гениталий самцов у представителей подсемейств Muscinae (*M. autumnalis* De Geer, *Pyrellia rapax* (Harris)) (Овчинникова и др., 2018) и Mydaeinae (*Mydaea urbana* (Meigen, 1826), *Graphomya maculata* (Scopoli, 1763)) (Овчинникова и др., 2019).

Данная работа посвящена одному из крупнейших родов среди всех мусцид – *Spilogona* Schnabl, 1911 (Sorokina, 2010, 2018; Sorokina, Michelsen, 2014; Sorokina, Shaikevich, 2018). Представители этого рода широко распространены в Голарктике, большинство видов предпочитает холодные места обитания. Род характерен для высокогорий и арктических широт, где взрослые особи встречаются вблизи проточной воды.

По общепринятой классификации *Spilogona* относится к подсем. Coenosiinae, которое включает две очень крупные и довольно разнообразные морфологически трибы – Limnophorini и Coenosiini. Данная классификация подсемейства принята многими исследователями (Hennig, 1965; Pont, 1986; Gregor et al., 2002; Shinonaga, 2003; Carvalho et al., 2005; Sorokina, Pont, 2010). X. Хакетт рассматривал эти трибы в качестве самостоятельных подсемейств (Limnophorinae и Coenosiinae) наряду с Lispinae (Huckett, 1965). На основе строения яйцеклада А. М. Лобанов (1977, 1984) предложил классификацию, в которой он также выделял подсемейства Lispinae, Limnophorinae (с трибами Limnophorini + Spilogonini) и Coenosiinae (Lispocephalini + Pseudocoenosiini + Coenosiini). Радикальное изменение внес в классификацию П. Скидмор, основываясь на строении преимагинальных стадий (Skidmore, 1985). Он показал близкое родство Limnophorini и Coenosiini и объединил три ранее выделявшихся подсемейства в одно без разделения на трибы.

Современные данные молекулярного анализа подтверждают монофилию Coenosiinae, в то время как Limnophorini оказались парафилетической группой (Kutty et al., 2014, 2019). Кроме того, род *Spilogona*, относящийся в большинстве классификаций, построенных на основе морфологических признаков, к трибе Limnophorini, согласно молекулярному анализу, вместе с *Xenomyia* и *Villeneuveia* с довольно высокой поддержкой попадает в трибу Coenosiini (Kutty et al., 2008, 2014). Эти данные, по мнению авторов, не согласуются с морфологическими, особенно с аутопоморфиями Coenosiini, и требуют проверки путем включения в анализ других родов.

Таким образом, до сих пор остается ряд спорных вопросов по классификации подсем. Coenosiinae, решению которых может помочь изучение строения мускулатуры генитальных и прегенитальных структур. Цель этой работы – изучение склеритов и мускулатуры абдоминальных сегментов и терминалий самцов представителей рода *Spilogona*.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Для работы был использован материал коллекции Института систематики и экологии животных (Новосибирск).

Склериты терминалий самцов были изучены следующим образом. Сухой материал был размочен, терминальная часть брюшка была отделена, выдержана в 10%-ном растворе KOH, затем отпрепарирована. Для обозначения склеритов принята терминология Синклера (Sinclair, 2000). Брюшко самца состоит из 5 сегментов, прегенитальные (VI–VIII) сегменты сильно видоизменены в связи с поворотом гениталий самца на 360°, генитальные сегменты (IX–XI) преобразованы.

Мускулатура была изучена с помощью ручной препаровки микроножами хранящихся в 70%-ном этаноле насекомых под стереомикроскопом Leica MZ9<sup>3</sup>. Иллюстрации подготовлены в про-

грамме CorelDRAW X6 после обработки фотографий, сделанных камерой Canon EOS 77D на тринокуляре Leica MZ9<sup>5</sup>. Мышцы были разделены на следующие группы: абдоминальные мышцы, прегенитальные мышцы, мышцы гениталий (тергостернальные мышцы, мышцы гипандрального комплекса и мышцы эпандриального комплекса) и описаны под номерами согласно классификации Овчинниковой (1989, 2000).

### **Spilogona tundrae** (Schnabl, 1915) (рис. 1–4).

Материал. **Россия**, *Красноярский край*, п-ов Таймыр, берег р. Захарова Рассоха, 72°42' N, 101°4' E, 11–20.VII.2011 (А. В. Баркалов), 5 самцов. *Чукотский АО*, о. Врангеля, среднее течение р. Неожиданная, 71°01.449' N, 179°08.772' W, 12–16.VII.2016 (Л. Волкова), 2 самца.

**Абдоминальные сегменты.** Стернит I уменьшен до узкой полосы; тергиты I и II слиты; сегменты III, IV и тергит V не видоизменены, стернит V расширен.

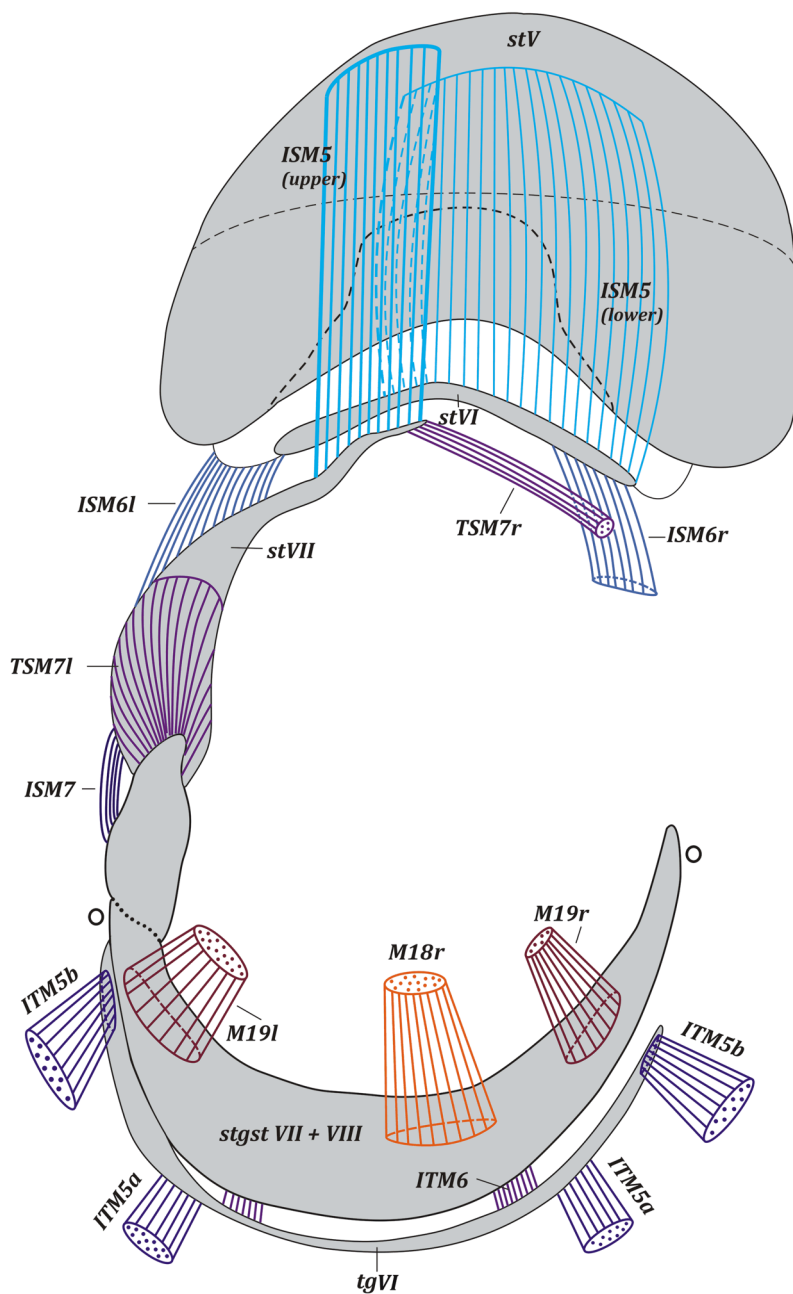
**Прегенитальные сегменты** (рис. 1). Тергит VI уменьшен и представляет собой узкую склеротизованную полосу<sup>1</sup>. Стернит VI расположен под стернитом V, уменьшен, представлен относительно узкой, не сильно склеротизованной, слегка вогнутой пластинкой, остальная часть стернита VI десклеротизована. Стернит VII, узкий с расширением в месте сочленения с синтергостернитом VII + VIII, расположен на левой стороне тела; вентрально стернит VII соединен с десклеротизованной левой частью стернита VI, латерально соединен с синтергостернитом VII + VIII. Синтергостернит VII + VIII относительно широкий, расположен дорсально; левым концом соединен со стернитом VII, правый конец лежит свободно; задний его край подходит вплотную к эпандрию.

**Гениталии** (рис. 2–4). Гипандрий (стернит IX) в виде вогнутой пластинки, немного V-образный, латеральные руки гипандрия сочленены с сурстилями и эпандрием (тергит IX). Крупные прегониты практически срослись с гипандрием, постгониты значительно меньше их. Фаллаподема сочленена с фаллусом. Эпифалл хорошо развит, представляет собой крупную, широкую в средней части пластинку S-образной формы, изогнутую дистально и базально. Дистифалл крупный, расширяющийся дистально. Базифалл не выражен явно. Аподема эякулятора полулунной формы, с расширенным базальным крылом и сужающимся дистальным. Эпандрий полушаровидный, постеролатерально с небольшими выростами. Сурстили хорошо развиты, широкие, суженные и закругленные апикально. Субэпандриальный склерит в виде двух не соединенных между собой, сильно склеротизованных прямоугольных пластин, закругленных латерально. Сурстили практически слиты с субэпандриальными склеритами. Церки крупные, длинные, с 2 лопастями, медиально слитыми на значительном протяжении, с латеробазальными выростами. Сурстили и церки примерно одной длины, но церки уже сурстилей.

**Грудные мышцы.** Парные симметричные конические мышцы идут из груди к латеромедиальным частям абдоминального тергита I + II и к базальным частям стернита II.

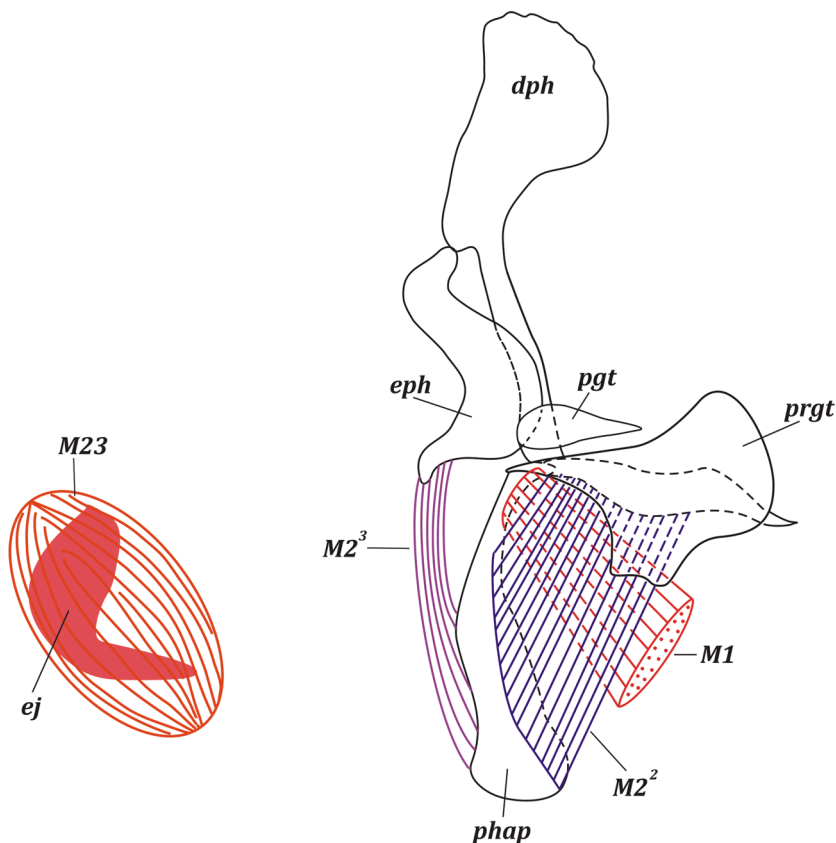
**Абдоминальные мышцы** (рис. 1): *ITM2–ITM4*, *ITM5a*, *ITM5b*, *ISM2–ISM5*, *TSM1–TSM5*.

<sup>1</sup> 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.** *Spilogona tundrae* (Schnabl), самец. Стернит V и прегенитальные сегменты, вид изнутри.

Обозначения к рис. 1–5: *c* – церки; *dph* – дистифалл; *ej* – аподема эякулятора; *ep* – эпандрый; *eph* – эпифалл; *hup* – гипандрый; *l* – левая мышца; *pgt* – постгониты; *phap* – фаллаподема; *prgt* – прегониты; *r* – правая мышца; *sbepts* – субэпандральный склерит; *st* – стернит; *stgst* – синтергостернит; *sur* – сурстилы; *tg* – тергит; *ISM5–ISM7* – межсегментные стернальные мышцы; *M1–M26* – прегенитальные и генитальные мышцы; *ITM5, ITM6* – межсегментные тергальные мышцы; *TSM7* – тергостернальные мышцы.



**Рис. 2.** *Spilogona tundrae* (Schnabl), самец. Эдегальный комплекс латерально.

Плоские очень короткие мышцы *ITM2–ITM4* идут от дистальной части тергитов II–IV по всей ширине тергитов к базальным краям тергитов III–V соответственно. Небольшие парные симметричные мышцы *ITM5a* идут от медиальных частей тергита V к латеромедиальным частям базального края тергита VI. Более мощные парные, почти симметричные мышцы *ITM5b* идут от латеробазальных частей тергита V к латеральным частям тергита VI.

Парные симметричные мышцы *ISM2–ISM4* идут от всего протяжения базального края стернитов II–IV к базальным краям стернитов III–V соответственно. Мощные веерообразные мышцы *ISM5* двумя слоями, немного находящими друг на друга, идут от базального края стернита V к склеротизованной пластинке стернита VI (медиально и к правой части) и к стерниту VII в месте его соединения с мембраной стернита VI (левый слой). Широкие плоские плевральные мышцы абдоминальных сегментов *TSM1–TSM5* хорошо видны на соответствующих сегментах.

Прегенитальные мышцы (рис. 1, 3, 4): *ITM6, ISM6, ISM7, TSM7, M18, M19*.

Парные небольшие короткие, немного несимметричные мышцы *ITM6* идут от латеромедиальных частей тергита VI к латеромедиальным частям синтергостернита VII + VIII.

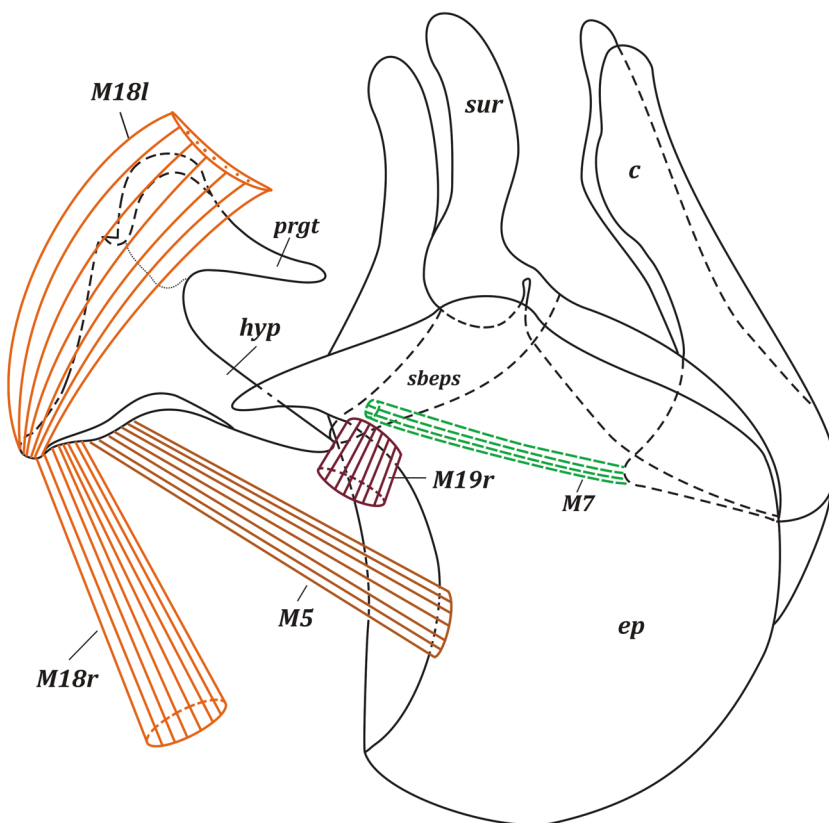


Рис. 3. *Spilogona tundrae* (Schnabl), самец. Гениталии латерально.

Парные почти симметричные мощные мышцы *ISM6*: левая *ISM6* идет от левой склеротизованной и мембранозной частей стернита VI к половине латерального края внутренней поверхности стернита VII, сочлененной с синтергостернитом VII + VIII; правая *ISM6* идет от правой склеротизованной части и мембраны стернита VI к мембране рядом с правым латеробазальным краем синтергостернита VII + VIII. Непарная левая короткая мощная мышца *ISM7* идет от латерального края наружной поверхности стернита VII к выросту латеральной части базального края синтергостернита VII + VIII. Парные несимметричные мышцы *TSM7*: левая широкая короткая веерообразная мышца идет от левой части внутренней поверхности стернита VII к небольшому выросту латерального края синтергостернита VII + VIII; правая длинная плоская мышца идет от правого базального края стернита VII к мембране, прилегающей к правой латеробазальной части синтергостернита VII + VIII левее дыхальца.

Парные несимметричные мышцы *M18*. Широкая плоская мышца *M18l* идет от мембраны, закрывающей генитальную полость у синтергостернита VII + VIII, к середине базального края гипандрия. Мощная мышца *M18r* идет от правой части (почти от середины) синтергостернита VII + VIII к внутренней поверхности правой латеробазальной части гипандрия. Парные, не вполне симметричные *M19*. Левая короткая мощная мышца *M19l* идет от внутренней поверхности небольшой площадки левой латераль-

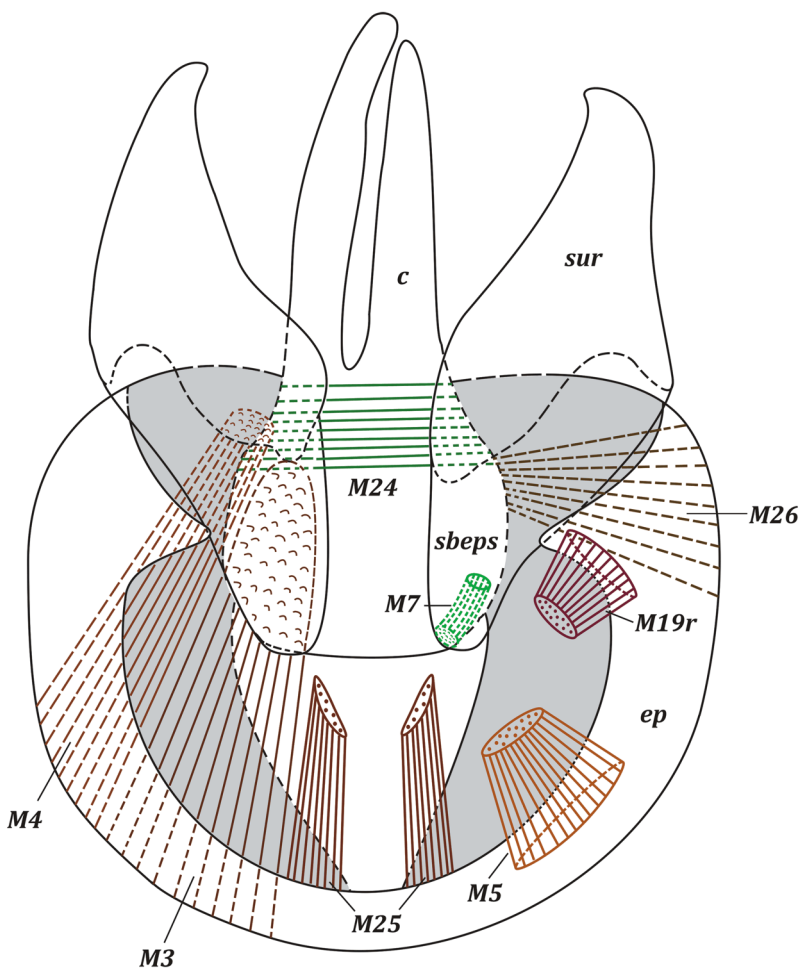


Рис. 4. *Spilogona tundrae* (Schnabl), самец. Эпандриальный комплекс, вид изнутри.

ной части синтергостернита VII + VIII (недалеко от места соединения со стернитом VII) к небольшой наружной площадке левого латеробазального края эпандрия. Правая мышца *M19r* длиннее левой, идет от правой части VII + VIII стернита к небольшой наружной площадке правого базального края эпандрия.

#### Мышцы гениталий.

Тергостернальные мышцы (рис. 3, 4): *M5*. Парные симметричные мощные мышцы *M5* идут от латеральных частей базального края гипандрия к латеральным частям базальной части эпандрия.

Мышцы гипандриального комплекса (рис. 2): *M1*, *M2<sup>2</sup>*, *M2<sup>3</sup>*, *M23*. Широкие мощные мышцы *M1* идут от гипандрия, занимая значительную часть его внутренней поверхности медиальной части, к изгибу медиобазальной части фаллопеды. Мощные парные

симметричные мышцы  $M2^2$  идут от всей латеробазальной части прегонитов к фаллаподеме со стороны гипандрия, занимая две третьих ее дистальной части. Длинные менее мощные  $M2^3$  идут от базального края эпифалла к дистальной половине фаллаподемы со стороны эпандрия. Констрикторы аподемы эякулятора  $M23$  окружают аподему эякулятора и, сокращаясь, нагнетают семенную жидкость в фаллус.

Мышцы эпандриального комплекса (рис. 4):  $M3$ ,  $M4$ ,  $M7$ ,  $M24$ – $M26$ . Мощные парные симметричные мышцы  $M3$  идут от латеробазальных частей эпандрия к внутренним поверхностям обеих половин субэпандриального склерита. Парные симметричные мышцы  $M4$  идут от латеральных частей эпандрия к внутренним поверхностям базальных частей сурстилей. Места прикрепления этих мышц расположены рядом, и они выглядят как один пучок. Парные симметричные мышцы церок  $M7$  идут от базальных частей половин субэпандриального склерита к базальным частям церок. Мощная широкая мышца  $M24$ , проходящая внутри церок, соединяет латеральные части двух половинок церок. Парные длинные мышцы  $M25$  идут от медиальных частей края эпандрия к интегументу ануса. Очень мощные парные симметричные веерообразные мышцы  $M26$  идут от дистолатеральных частей эпандрия к латеробазальным выростам церок.

#### ***Spilogona sanctipauli* (Malloch, 1921).**

Материал. **Россия**, Красноярский край, п-ов Таймыр, берег р. Захарова Рассоха, 72°42' N, 101°4' E, 11–20.VII.2011 (А. В. Баркалов), 3 самца. *Чукотский АО*, о. Врангеля, среднее течение р. Мамонтова, 71°09' N, 179°45' W, 2–4.VII.2015 (О. А. Хрулёва), 2 самца.

Мышцы те же, что и у *S. tundrae*, но более мощные, особенно  $M18$ ,  $M5$ ,  $M7$ ,  $M26$ .

#### ***Spilogona zaitzevi* (Schnabl, 1915) (рис. 5).**

Материал. **Россия**, Чукотский АО, о. Врангеля, ср. теч. р. Мамонтова, 71°09' N, 179°45' W, 2–4.VII.2015 (О. А. Хрулёва), 5 самцов.

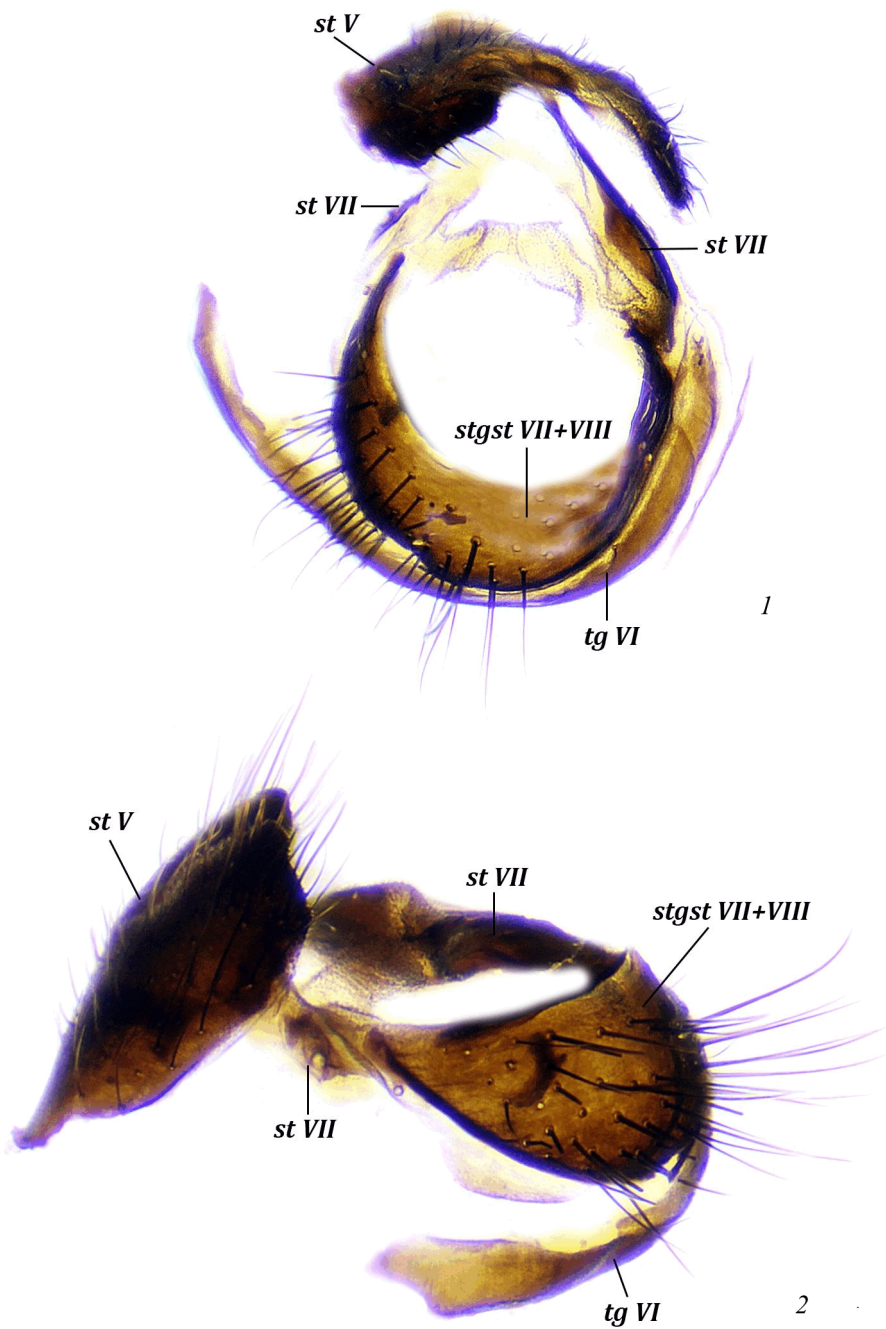
Мышцы те же, что и у *S. tundrae*. Однако у этого вида, в отличие от других изученных видов рода *Spilogona*, правая  $ISM6$  прикрепляется не к мембране рядом с правым латеробазальным краем синтергостернита VII + VIII, а к небольшому склеротизованному участку мембраны недалеко от правого латерального края синтергостернита VII + VIII. Мышцы церок  $M7$  более широкие.

#### ОБСУЖДЕНИЕ

Строение склеритов терминальных сегментов у изученных видов *Spilogona* сходно. Отличия касаются формы и степени развития отдельных склеритов, например, наличия небольшого склерита недалеко от правого латерального края синтергостернита VII + VIII.

Мускулатура терминалий у изученных видов тоже очень сходна, отличия касаются только деталей в местах прикрепления мышц и их развитии. Так, у *S. zaitzevi* правая мышца  $ISM6$  связывает стернит VI с небольшим склеротизованным участком мембраны недалеко от правого латерального края синтергостернита VII + VIII, а не с мембраной, как у *S. tundrae* и *S. sanctipauli*. На основании мест прикрепления этой мышцы мы считаем, что этот небольшой склерит представляет собой остаток правой части стернита VII. Наличие склеротизованного участка правой части стернита VII, к кото-





**Рис. 5.** *Spilogona zaitzevi* (Schnabl), самец. Стернит V и прегенитальные сегменты, вид снаружи.

1 – вид снизу, 2 – вид сбоку (справа).

рому прикрепляется правая мышца *ISM6*, подтверждает зеркальное отражение правой и левой частей стернита VII у *S. zaitzevi*, а также у *S. tundrae* и других ранее изученных представителей Muscidae, у которых этот склеротизованный участок окончательно утрачен и правая мышца прикрепляется непосредственно к мембране. Большая часть мышц у *S. sanctipauli* развита сильнее, чем у других изученных видов.

Для Muscidae, как и других Cyclorrhapha, в связи с поворотом гениталий самца на 360° характерна асимметрия как склеритов, так и мышц VI–VIII и частично IX сегментов брюшка. Прегенитальные склериты частично редуцируются, видоизменяются и сливаются. Для уточнения гомологии некоторых прегенитальных склеритов самцов Muscidae ранее нами была использована мускулатура этих сегментов у представителей разных подсемейств Muscidae (Овчинникова и др., 2018, 2019). Полученные данные по мускулатуре *Spilogona* подтверждают сделанные нами ранее выводы о природе тергита VI, стернита VI, левой стороны стернита VII и синтергостернита VII + VIII.

При сравнении строения склеритов и мускулатуры терминалий *Spilogona* с таковыми изученных ранее представителей других подсемейств Muscidae – Mydaeinae и Muscinae выявляется большее сходство с Mydaeinae, чем с Muscinae. Так, у *Spilogona*, как и у Mydaeinae, мышцы *ISM6* прикрепляются к самому стерниту VI, в то время как у Muscinae – к мембране рядом со стернитом VI (десклеротизованная часть стернита VI). Прегенитальные склериты и мышцы, идущие от синтергостернита VII + VIII к эпандрию и гипандрию, у *Spilogona* сходны с таковыми у Mydaeinae. Синтергостернит VII + VIII у *Spilogona*, как и у представителей изученных Mydaeinae, более широкий, чем у Muscinae (менее редуцирован и мембранизован). В связи с этим у *Spilogona*, как и у Mydaeinae, прегенитальные мышцы парные, причем правая мышца *M18* также прикрепляется к синтергостерниту VII + VIII. У изученных представителей Muscinae *M18* непарная и прикрепляется к мембране, а к синтергостерниту VII + VIII мышцы *M18* не прикрепляются.

У *Spilogona* стернит VI развит сильнее, чем у Mydaeinae и представляет собой одну пластинку, а не два узких отдельных склерита, а мышцы *ITM5b* прикрепляются к тергиту VI, а не к мембране, как у Mydaeinae. Кроме того, у *Spilogona* прегониты значительно крупнее, они не только срастаются с гипандрием, но и существенно превосходят по величине постгониты. Сурстилы *Spilogona* практически слиты с субэпандриальными склеритами, которые значительно крупнее, чем у *Mydaea*, но такие же, как у *Graphomya*. В результате мышцы сурстилей и субэпандриальных склеритов *M3* и *M4* у *Spilogona* выглядят практически как один пучок, но всё же места прикрепления можно четко идентифицировать отдельно на субэпандриальных склеритах и на сурстилях, поэтому можно утверждать, что этот склерит образован слиянием этих двух структур. Внешне сходную картину мы отмечали у Mydaeinae и Muscinae, но места прикрепления сближены у них еще больше и визуально неразделимы, поэтому в этих подсемействах мы обозначали эти мышцы как *M3* + *M4*.

Как и у большинства изученных Mydaeinae и Muscinae, у *Spilogona* придатки гипандрия, играющие важную роль при копуляции, хорошо развиты. При этом у *Spilogona*, как и у *Graphomya* (Mydaeinae), прегониты практически срослись с гипандрием. Мышцы прегонитов у *Spilogona* и *Graphomya* значительно мощнее, чем у изученных видов других родов. Мышцы фаллаподемы у *Spilogona* и Mydaeinae представлены мышцами *M1*, *M2*<sup>2</sup> и *M2*<sup>3</sup>, идущими от прегонитов и от эпифалла, а имеющиеся у Muscinae мышцы *M2*<sup>1</sup>, идущие от гипандрия, отсутствуют. При этом у Muscinae от-

сутствуют мышцы  $M2^3$ , идущие от эпифалла. Таким образом, по набору мышц фаллоподемы *Spilogona* также ближе к *Mudaecinae*, чем к *Muscinae*.

В предыдущих работах по изучению мышц у представителей *Muscidae* (Овчинникова и др., 2018, 2019) нами было высказано предположение о базальном состоянии признаков мускулатуры терминалий *Scathophagidae*, обладающих наиболее полным набором мышц, а также о редуционных особенностях в строении склеритов и мускулатуры терминалий изученных представителей *Muscidae*. Хорошо развитые прегенитальные мышцы *Spilogona* так же, как и у *Mudaecinae* (причем у последних слабее, чем у *Spilogona*), свидетельствует о более близком к основанию их положении в семействе, чем *Muscinae*.

Таким образом, по структуре абдоминальных сегментов и терминалий самцов и их мускулатуре представители рода *Spilogona* более сходны с представителями подсем. *Mudaecinae*, особенно с родом *Graphomya*, нежели с представителями подсем. *Muscinae*. Хорошо развитые прегенитальные склериты и мышцы *Spilogona* указывают на более близкое к основанию положение этого рода в системе *Muscidae* по сравнению с *Muscinae* и, вероятно, *Mudaecinae*.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны А. В. Баркалову (Новосибирск) и О. А. Хрулёвой (Москва) за предоставление спиртового материала для морфологических исследований.

#### ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа О. Г. Овчинниковой выполнена на базе Зоологического института РАН (гостема 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).

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Лобанов А. М. 1977. Морфология яйцеклада и классификация мух семейства *Muscidae*. В кн.: К. Б. Городков (ред.). Систематика и эволюция двукрылых. Л.: Зоологический институт АН СССР, с. 57–64.
- Лобанов А. М. 1984. К проблеме филогении *Muscidae*. В кн.: А. М. Лобанов (ред.). Вопросы эволюции и филогении двукрылых. М.; Иваново: Ивановское отделение МОИП, с. 5–17.
- 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). Чтения памяти Н. А. Холодковского. Доклад на 52-м ежегодном чтении 1 апреля 1999 г. СПб.: Зоологический институт РАН, 70 с.
- Овчинникова О. Г., Галинская Т. В., Сорокина В. С. 2018. Мускулатура абдоминальных сегментов и терминалий *Musca autumnalis* De Geer, 1776 и *Pyrellia rapax* (Harris, 1780) (Diptera, Muscidae: Muscini). Энтомологическое обозрение 97 (3): 385–398. doi: 10.1134/S0367144518030048. (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). doi: 10.1134/S0013873818060040

- Овчинникова О. Г., Сорокина В. С., Галинская Т. В. 2019. Мускулатура абдоминальных сегментов и терминалий самцов *Mydaea urbana* (Meigen, 1826) и *Graphomya maculata* (Scopoli, 1763) (Diptera, Muscidae: Mydaeinae). Энтомологическое обозрение **98** (3): 551–564. doi: 10.1134/S0367144519030079.
- (Ovtshinnikova O. G., Sorokina V. S., Galinskaya T. V. 2019. Musculature of the male abdominal segments and terminalia of *Mydaea urbana* (Meigen, 1826) and *Graphomya maculata* (Scopoli, 1763) (Diptera, Muscidae: Mydaeinae). Entomological Review **99** (5): 628–638). doi: 10.1134/S0013873819050063
- Carvalho C. J. B. de, Couri M. S., Pont A. C., Pamplona D., Lopes S. M. 2005. A catalogue of the Muscidae (Diptera) of the Neotropical Region. Zootaxa **860**: 1–282. doi: 10.11646/zootaxa.860.1.1
- Fan Zide (ed.). 2008. Fauna Sinica. Insecta 49. Diptera Muscidae (1). Beijing: Science Press, xvi + 1186 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. doi: 10.1016/j.asd.2007.04.003
- Galinskaya T. V., Ovtshinnikova O. G. 2015. Musculature of the male genitalia in *Rivellia* (Diptera: Platystomatidae). ZooKeys **545**: 149–158. doi: 10.3897/zookeys.545.6702
- 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. doi: 10.3897/zookeys.744.22347
- Gregor F., Rozkošný R., Barták M., Vaňhara J. 2002. The Muscidae (Diptera) of Central Europe. Folia Facultatis Scientiarum Naturalium Universitatis Masarykianae Brunensis, Biologia **107**: 1–280.
- Hennig W. 1965. Vorarbeiten zu einem phylogenetischen System der Muscidae (Diptera: Cyclororhapha). Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde **141**: 1–100.
- Hennig W. 1976. 63a. Anthomyiidae [part]. In: E. Lindner (ed.). Die Fliegen der palaearktischen Region. Vol. 7, pt. 1. Stuttgart: Schweizerbart, p. 1–78.
- Huckett H. C. 1965. The Muscidae of Northern Canada, Alaska and Greenland (Diptera). Memoirs of the Entomological Society of Canada **42**: 1–370. <https://doi.org/10.4039/entm9742fv>
- Kutty S. N., Pape T., Pont A., Wiegmann B. M., Meier R., 2008. The Muscoidea (Diptera: Calypttratae) are paraphyletic: Evidence from four mitochondrial and four nuclear genes. Molecular Phylogenetics and Evolution **49**: 639–652. doi: 10.1016/j.ympev.2008.08.012
- 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. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2014.05.027>
- Kutty S. N., Meusemann K., Bayless K. M., Marinho M. A. T., Pont A. C., Zhou X., Misof B., Wiegmann B. M., Yeates D., Cerretti P., Meier R., Pape T. 2019. Phylogenomic analysis of Calypttratae: resolving a major radiation of Diptera. Cladistics **35** (6): 605–622. <https://doi.org/10.1111/cla.12375>
- Matsuda R. 1976. Morphology and Evolution of the Insect Abdomen. Headington Hill Hall, Oxford, England: Pergamon Press Ltd., 534 p.
- 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. 1986. Family Muscidae. In: A. Soós, L. Papp (eds). Catalogue of the Palaearctic Diptera. Vol. 11. Budapest: Akadémiai Kiadó, p. 57–215.
- Shinonaga S. 2003. A monograph of the Muscidae of Japan. Tokyo: Tokai University Press, 347 p.
- 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, p. 53–74.
- Skidmore P. 1985. The Biology of the Muscidae of the World. Dordrecht: Dr. W. Junk Publishers, 550 p.
- Sorokina V. S. 2010. The genus *Spilogona* Schnabl (Diptera: Muscidae) in north European Russia: new records and new species. Studia Dipterologica **16** (for 2009) (1–2): 29–39.
- Sorokina V. S. 2018. Eleven new species of *Spilogona* Schnabl, 1911 (Diptera, Muscidae) from the Altai Mountains of Russia, with key to species. Zootaxa **4410** (2): 201–250. <https://dx.doi.org/10.11646/zootaxa.4410.2.1>
- Sorokina V. S., Michelsen V. 2014. Contributions to the taxonomy and faunistics of some arctic species of *Spilogona* Schnabl (Diptera: Muscidae). Zootaxa **3814** (4): 512–520. <http://dx.doi.org/10.11646/zootaxa.3814.4.4>
- Sorokina V. S., Pont A. C. 2010. An annotated catalogue of the Muscidae (Diptera) of Siberia. Zootaxa **2597**: 1–87. doi: 10.11646/zootaxa.2597.1.1
- Sorokina V. S., Shaikevich E. V. 2018. The identification of the species of the *Spilogona contractifrons* species-group and the *Spilogona nitidicauda* species-group (Diptera, Muscidae) based on morphological and molecular analysis. European Journal of Taxonomy **484**: 1–26. <https://doi.org/10.5852/ejt.2018.484>

MUSCULATURE OF THE MALE ABDOMINAL SEGMENTS AND TERMINALIA  
OF *SPILOGONA* SCHNABL, 1911 (DIPTERA, MUSCIDAE: COENOSIINAE)

O. G. Ovtshinnikova, V. S. Sorokina

*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 *Spilogona* Schnabl, 1911 (*S. tundrae*, *S. sanctipauli*, *S. zaitzevi*) (Muscidae, Coenosiinae). The structure of the sclerites and muscles of the terminal segments in the examined species of *Spilogona* is very similar. Comparison of the genital skeleton and muscles in the studied species of *Spilogona* with those of the previously studied Mydaeinae and Muscinae has shown that males of *Spilogona* are more similar to the Mydaeinae, especially to *Graphomya*, than to the Muscinae. Well-developed pregenital sclerites and muscles of *Spilogona* indicate its basal position in the Muscidae relative to the Muscinae and, probably, the Mydaeinae.