

УДК 595.773.4

**МУСКУЛАТУРА АБДОМИНАЛЬНЫХ СЕГМЕНТОВ
И ТЕРМИНАЛИЙ САМЦОВ РОДОВ *HELINA* ROBINEAU-
DESVOIDY, 1830 И *PHAONIA* ROBINEAU-DESVOIDY, 1830
(DIPTERA, MUSCIDAE: PHAONIINAE)**

© 2023 г. В. С. Сорокина, ^{1*} О. Г. Овчинникова ^{2**}

¹ Институт систематики и экологии животных СО РАН
ул. Фрунзе, 11, Новосибирск, 630091 Россия

*e-mail: sorokinavs@mail.ru

² Зоологический институт РАН

Университетская наб., 1, С.-Петербург, 199034 Россия

**e-mail: brach@zin.ru (автор для переписки)

Поступила в редакцию 22.03.2023 г.

После доработки 25.04.2023 г.

Принята к публикации 30.04.2023 г.

Приводится описание скелета и мускулатуры терминалий самцов *Helina luteisquama* (Zetterstedt, 1845), *H. bohemani* (Ringdahl, 1916), *Phaonia meigeni* Pont, 1986, *Ph. hybrida* (Schnabl, 1888) и *Ph. lugubris* (Meigen, 1826) из подсем. Phaoniinae сем. Muscidae. Строение склеритов и мышц терминальных сегментов всех изученных видов сходно. Строение прегенитальных мышц Phaoniinae сходно с таковым в подсем. Azeliinae, которое занимает базальное положение в сем. Muscidae. Отмечена редукция мышц фаллоподемы, а также мышц сурстилей и субэпандриального склерита, которые демонстрируют апоморфное состояние признаков и не позволяют поместить подсем. Phaoniinae в основание ствола семейства. В целом по признакам строения мускулатуры терминалий самцов Phaoniinae оказались наиболее близки к Мудацинае и занимают вместе с ними промежуточное положение между базальными Azeliinae и продвинутыми Muscinae.

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

DOI: 10.31857/S0367144523020077, **EDN:** DTQJTY

Данная работа продолжает серию статей по мускулатуре терминалий самцов сем. Muscidae. Для этого семейства, как и для других Cyclorhapha, в связи с поворотом гениталий самца на 360° характерна асимметрия как склеритов, так и мышц VI–VIII, а также IX сегментов брюшка. Прегенитальные склериты частично редуцируются, видоизменяются и сливаются, что отражается и в строении мускулатуры. Изучение таких изменений помогает установлению гомологий прегенитальных склеритов и уточнению филогенетических реконструкций.

Сем. Muscidae, согласно традиционной классификации, включает в себя семь подсемейств (Pont, 1980, 1986; de Carvalho et al., 2005; Evenhuis, 2014). За последние пять лет нами описана мускулатура прегенитальных склеритов и гениталий самцов пред-

ставителей следующих четырех подсемейств: Muscinae (Овчинникова, 1989; Овчинникова и др., 2018), Mydaeinae (Овчинникова и др., 2019), Coenosiinae (Овчинникова, Сорокина, 2020) и Azeliinae (Sorokina, Ovtshinnikova, 2020). Эти исследования уже позволили проследить тенденции прогрессивных изменений от подсем. Azeliinae к подсем. Muscinae, но для построения более детального морфофункционального ряда скелетно-мышечных преобразований в сем. Muscidae нужно изучить терминии представителей остальных подсемейств.

Настоящая работа посвящена одному из крупнейших подсемейств мусцид – Phaoniinae. Представители его населяют преимущественно лесные сообщества равнинных и горных территорий (Сорокина, 2008; Тридрих, Сорокина, 2021). Взрослые особи многих видов – антофилы, их можно встретить в массе не только на цветущих полянах в лесной зоне, но и в тундре (рис. 1).

Подавляющее большинство палеарктических видов – сапрофаги или хищники, размножаются в богатой гумусом почве, во мхе или под корой пней, в гнилой древесине, разлагающихся остатках растений, в то время как разлагающиеся грибы и навоз используются лишь изредка и обычно факультативно более эвритоппными видами (Skidmore, 1985; Кривошеина, 2012, 2019). Навоз предпочитают виды *Dichaetomyia* Malloch, 1921. В подсемействе известны также паразитические формы (*Eginia* Robineau-Desvoidy, 1830).

Результаты первого молекулярного анализа сем. Muscidae (Schuehli et al., 2007) показали монофилетичность подсем. Phaoniinae, однако последующие работы с привлечением большего числа генов не подтвердили этот результат, а обнаружили тесную связь между Phaoniinae и Mydaeinae (Kutty et al., 2014; Haseyama et al., 2015). Хотя многие роды этих подсемейств монофилетичны, в подсем. Phaoniinae полифилетичными оказались его крупнейшие роды *Phaonia* Robineau-Desvoidy, 1830 и *Helina* Robineau-Desvoidy, 1830. В последней современной работе по классификации Muscidae с привлечением нескольких молекулярных филогенетических подходов триба Eginini была перенесена из подсем. Phaoniinae в подсем. Reinwardtiinae и, таким образом, в составе Phaoniinae оставлены только две трибы – Dichaetomyiini и Phaoniini (Grzywacz et al., 2021).

Целью этой работы были изучение склеритов и мускулатуры абдоминальных сегментов и терминий самцов представителей родов *Phaonia* и *Helina* и уточнение положения подсем. Phaoniinae в сем. Muscidae.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

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

Склериты терминий самцов были изучены следующим образом. Сухой материал был размочен, брюшко было отделено, выдержано в 10%-ном растворе KOH, затем отпрепарировано. Терминология для обозначения склеритов принята по Синклеру (Sinclair, 2000). Брюшко самца состоит из 5 сегментов, прегенитальные сегменты (VI–VIII) сильно видоизменены в связи с поворотом гениталий самца на 360°, генитальные сегменты (IX тергит – эпандрий, IX стернит – гипандрий, субэпандриальный склерит и церки) преобразованы.

Мускулатура была изучена с помощью ручной препаровки хранящихся в 70%-ном этаноле насекомых микроножами под стереомикроскопом Leica MZ9⁵. Иллюстрации подготовлены в



Рис. 1. *Phaonia* spp., Алтай.

1 – *Ph. hybrida* (Schnabl) на цветках мака полеяного (*Papaver radicum* Rottb.), 2 – *Ph. lugubris* (Mg.) на цветках горца змеиного (*Bistorta officinalis* Delarbre).

Фото В. С. Сорокиной.

программе CorelDRAW X6 после обработки фотографий, сделанных камерой Canon EOS 77D на тринокуляре Leica MZ9⁵. Мышцы разделены на следующие группы: абдоминальные мышцы, прегенитальные мышцы, мышцы гениталий (тергостернальные мышцы, мышцы гипандриального комплекса и мышцы эпандриального комплекса). Мышцы терминалий описаны под номерами согласно классификации Овчинниковой (1989, 2000).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Сем. **MUSCIDAE** Latreille, 1802

Подсем. **Phaoniinae** Malloch, 1917

Род **HELINA** Robineau-Desvoidy, 1830

В роде *Helina* склериты и мускулатура прегенитальных и генитальных сегментов самцов изучены у двух видов: *H. luteisquama* (Zetterstedt, 1845) и *H. bohemani* (Ringdahl, 1916). Поскольку строение склеритов и мускулатуры терминалий изученных видов сходно, описание и иллюстрации приведены только для одного вида.

Helina luteisquama (Zetterstedt, 1845) (рис. 2–8).

Материал. **Россия**, Красноярский край, п-ов Таймыр, берег р. Захарова Рассоха, 72°42' N, 101°4' E, 11–20.VII.2011 (А. В. Баркалов), 6 ♂.

Абдоминальные сегменты: стернит I в виде узкой полосы; тергиты I и II слиты; сегменты III, IV и тергит V не видоизменены, стернит V расширен, дистолатеральные углы вытянуты каудально.

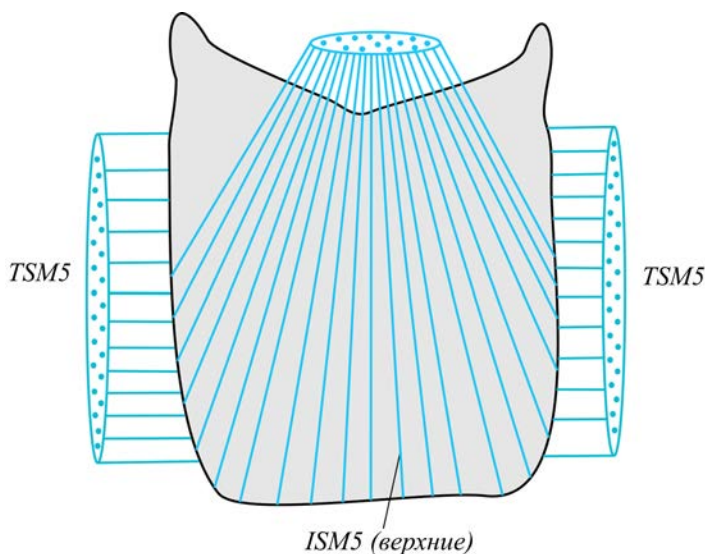


Рис. 2. *Helina luteisquama* (Ztt.), самец. Стернит V, вид изнутри.
ISM5 – межсегментные стернальные мышцы, TSM5 – тергостернальные мышцы.

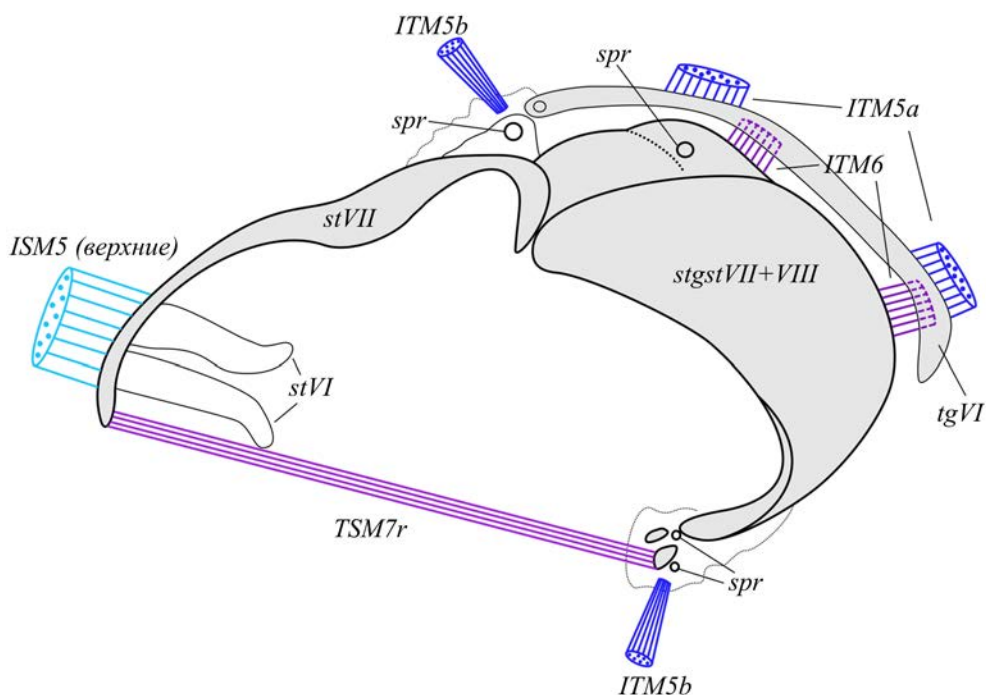


Рис. 3. *Helina luteisquama* (Ztt.), самец. Прегенитальные сегменты, вид снаружи.

r – правая мышца, *spr* – дыхальца, *st* – стернит, *stgst* – синтергостернит;
ITM – межсегментные тергальные мышцы.

Остальные обозначения как на рис. 2.

Прегенитальные сегменты (рис. 2–4): тергит VI уменьшен и представляет собой узкую склеротизованную полоску¹. Стернит VI расположен под стернитом V, уменьшен, представлен двумя удлинёнными, относительно узкими, не сильно склеротизованными пластинками, остальная часть стернита VI десклеротизована. Стернит VII узкий, с расширением в месте сочленения с синтергостернитом VII + VIII, расположен на левой стороне тела (рис. 3); вентрально стернит VII соединен с пластинками стернита VI, латерально – с синтергостернитом VII + VIII. Синтергостернит VII + VIII широкий, расположен дорсально; левым концом синтергостернит соединен со стернитом VII, правый конец лежит свободно; задний край синтергостернита VII + VIII подходит вплотную к эпандрию.

Гениталии (рис. 5–8): гипандрий в виде немного вогнутой пластинки, V-образный (рис. 5), латеральные руки гипандрия сочленены с сурстилиями и эпандрием. Имеются крупные прегониты и постгониты (рис. 6). Фаллоподема сочленена с фаллусом.

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 независимо от их ориентации относительно оси тела.

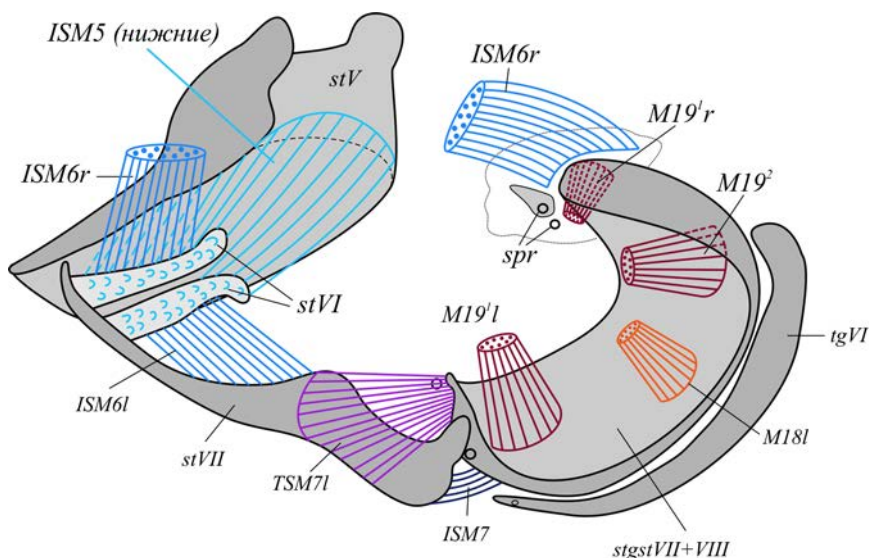


Рис. 4. *Helina luteisquama* (Ztt.), самец. Стернит V и прегенитальные сегменты, вид изнутри.

l – левая мышца; M1–M26 – прегенитальные и генитальные мышцы.

Остальные обозначения как на рис. 2, 3.

Эпифалл хорошо развит, представляет собой крупную, довольно широкую пластинку, немного загнутую в дистальной трети и закругленную дистально. Дистифалл крупный, дистально слабее склеротизован. Базифалл слит с дистифаллом или отсутствует. Аподема эякулятора удлинённая, почти равна по длине фаллопедеме. Эпандрий полушаровидный (рис. 7). Сурстили хорошо развиты, широкие, суженные и закругленные апикально. Субэпандриальный склерит в виде двух не соединённых между собой, сильно склеротизованных прямоугольных пластин, практически слитых с субэпандриальными склеритами (рис. 8). Церки крупные, длинные, широкие, дистально раздвоены. Сурстили и церки примерно равной длины.

Грудные мышцы: парные симметричные конические мышцы идут из груди к латеромедиальным частям тергита I + II, а также из груди к базальным частям стернита II.

Абдоминальные мышцы (см. рис. 2–4): *ITM2–ITM4*, *ITM5a*, *ITM5b*, *ISM2–ISM5*, *TSM1–TSM5*.

Плоские очень короткие мышцы *ITM2–ITM4* идут от дистальной части тергитов II–IV по всей ширине тергитов к базальным краям тергитов III–V соответственно. Широкие парные, немного несимметричные мышцы *ITM5a* идут от медиальных частей тергита V к латеромедиальным частям базального края тергита VI, левая мышца ближе к латеральному краю (см. рис. 3). Более тонкие парные, почти симметричные мышцы *ITM5b* идут от латеробазальных частей тергита V к мембране близко к дыхальцам и латеральным частям синтергостернита VII + VIII, правая мышца – близко к латеральной части тергита VI.

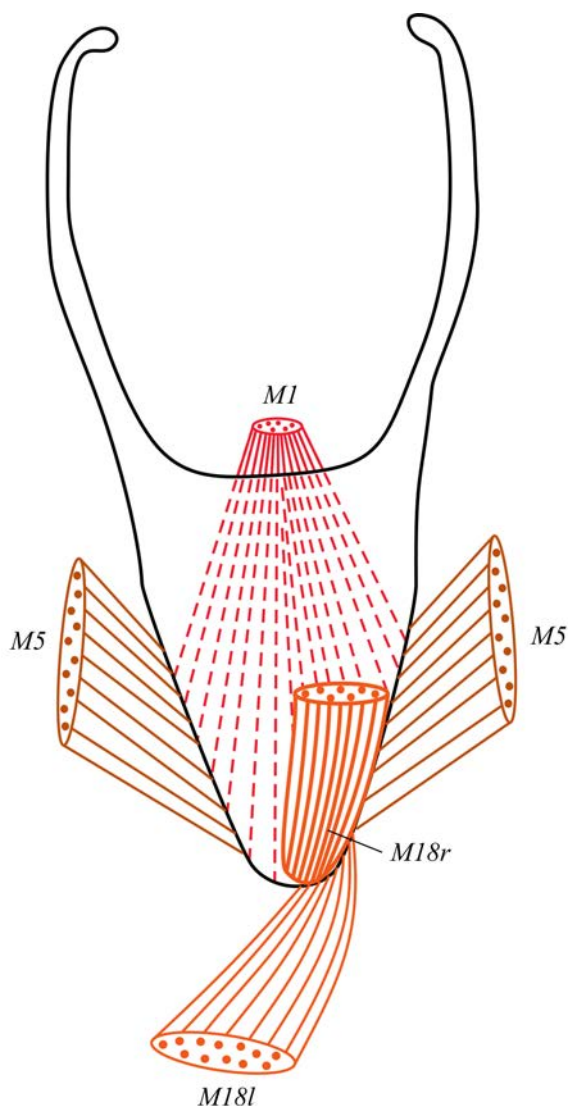


Рис. 5. *Helina luteisquama* (Ztt.), самец. Гипандрий снаружи.

Обозначения как на рис. 4.

Парные симметричные мышцы *ISM2–ISM4* идут на всем протяжении базального края стернитов II–IV к базальным краям стернитов III–V соответственно. Мощные веерообразные мышцы *ISM5* двумя слоями (см. рис. 2, 4), находящими друг на друга, идут от базального края стернита V к внутренней поверхности склеротизированной пластинки стернита VI и к стерниту VII в месте его соединения со стернитом VI. Широкие плоские плевральные мышцы абдоминальных сегментов *TSM1–TSM5* хорошо видны на соответствующих сегментах (см. рис. 2).

Прегенитальные мышцы (см. рис. 3–5, 7, 8): *ITM6*, *ISM6*, *ISM7*, *TSM7*, *TSM8*, *M18*, *M19^l*, *M19²*.

Парные небольшие короткие, немного несимметричные мышцы *ITM6* (см. рис. 3) идут от латеромедиальных частей тергита VI (левая мышца ближе к латеральной части тергита VI) к латеромедиальным частям синтергостернита VII + VIII.

Парные, немного несимметричные, мощные широкие плоские мышцы *ISM6* (см. рис. 4): левая, *ISM6l*, идет от латерального края левой части стернита VI к медиальной части латерального края внутренней поверхности стернита VII; правая, *ISM6r*, идет от латерального края правой части стернита VI к мембране рядом с правым латеральным краем синтергостернита VII + VIII (недалеко от дыхальца). Непарная левая короткая мощная мышца *ISM7* идет от латерального края наружной поверхности стернита VII к наружной поверхности латеральной части базального края синтергостернита VII + VIII (см. рис. 4). Парные несимметричные мышцы *TSM7*: правая, длинная тонкая плоская мышца *TSM7r* (см. рис. 3) идет от правого базального края стернита VII к очень небольшому склериту, лежащему рядом с правой латеробазальной частью синтергостернита VII + VIII между дыхальцами; левая широкая короткая всеорообразная мышца *TSM7l* (см. рис. 4) идет от левой расширенной части внутренней поверхности стернита VII к наружной поверхности латерального края синтергостернита VII + VIII (латеральнее *ISM7*). Плоские широкие мышцы *TSM8* стелются по мембране между латеральными частями синтергостернита VII + VIII перпендикулярно *M18r*.

Парные несимметричные мышцы *M18* (см. рис. 4, 5, 7): плоская мышца *M18r* идет от мембраны, закрывающей генитальную полость, к правой части наружной поверхности базального края гипандрия; более мощная мышца *M18l* (немного косая и всеорообразная) идет от середины внутренней поверхности синтергостернита VII + VIII к внутренней поверхности базального края гипандрия (немного смещена вправо). Парные не симметричные *M19^l* (см. рис. 4, 7, 8): левая короткая мощная мышца *M19^l* идет от внутренней поверхности левой латеральной части синтергостернита VII + VIII (недалеко от места соединения со стернитом VII) к небольшой наружной площадке левого латеробазального края эпандрия; правая мышца *M19^r* тоньше левой, идет от правой латеральной части синтергостернита VII + VIII к небольшой наружной площадке правого базального края эпандрия. Непарная косая мышца *M19²* идет от середины правой части внутренней поверхности синтергостернита VII + VIII к середине наружной поверхности базального края эпандрия (немного смещена вправо).

Мышцы гениталий

Тергостернальные мышцы *M5* (см. рис. 5, 7, 8). Парные, почти симметричные мощные мышцы *M5* идут от латеральных частей базального края гипандрия к латеральным частям базального края эпандрия.

Мышцы гипандриального комплекса (см. рис. 5, 6): *M1*, *M2²*, *M2³*, *M23*. Широкие мощные мышцы *M1* идут от гипандрия, занимая значительную часть его внутренней поверхности, к изгибу базальной части фаллаподемы. Мощные парные симметричные мышцы *M2²* идут от латеробазальной части прегонитов к медиодистальной части фаллаподемы со стороны гипандрия, занимая две трети длины фаллаподемы. Длинные менее мощные *M2³* идут от мембраны, примыкающей к базальному краю эпифалла, к дистальной половине фаллаподемы со стороны эпандрия.

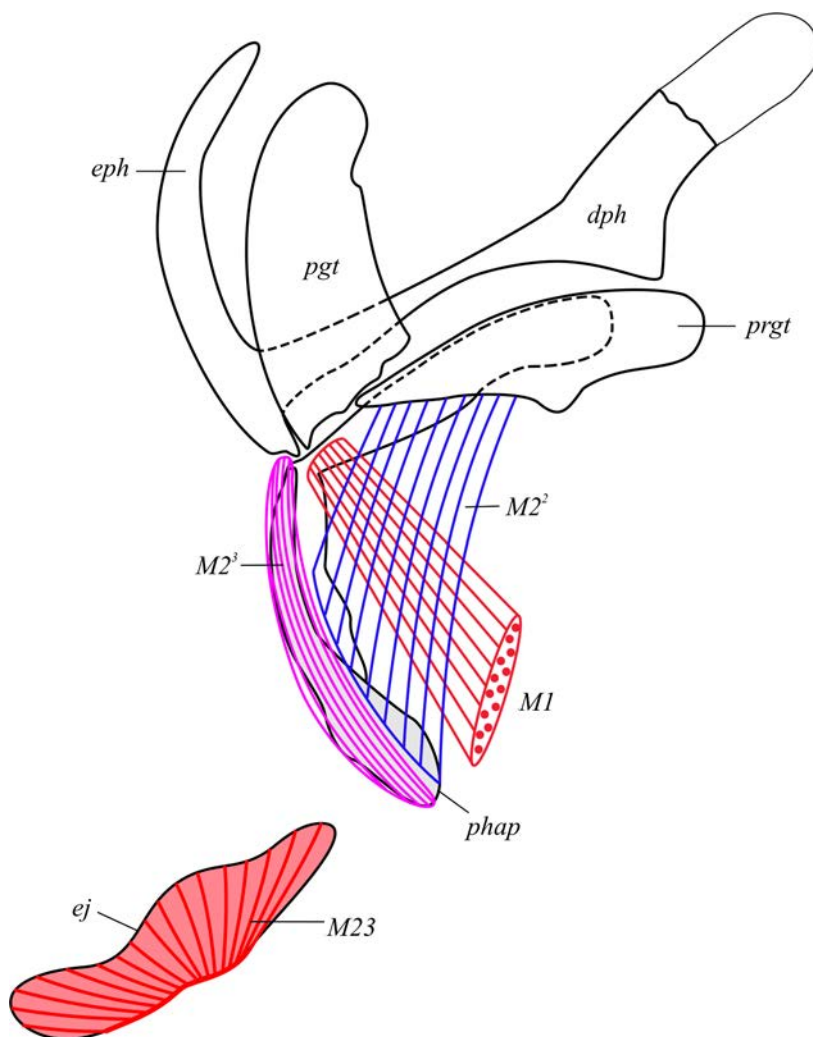


Рис. 6. *Helina luteisquama* (Ztt.), самец. Эдегальный комплекс латерально.

dph – дистифалл, *ej* – аподема эякулятора, *eph* – эпифалл, *pgt* – постгониты,
phap – фаллаподема, *prgt* – прегониты.

Остальные обозначения как на рис. 4.

Констрикторы аподемы эякулятора *M23* окружают аподему эякулятора и, сокращаясь, нагнетают семенную жидкость в фаллус.

Мышцы эпандриального комплекса (см. рис. 8): *M3–4*, *M7*, *M24–M26*. Мощные парные широкие симметричные мышцы *M3–4* идут от латеробазальных частей эпандрия к внутренним поверхностям обеих половин субэпандриального склерита и базальных частей сурстилей. Парные небольшие симметричные мышцы церок *M7* идут от внутренней поверхности базальных частей половин субэпандриального

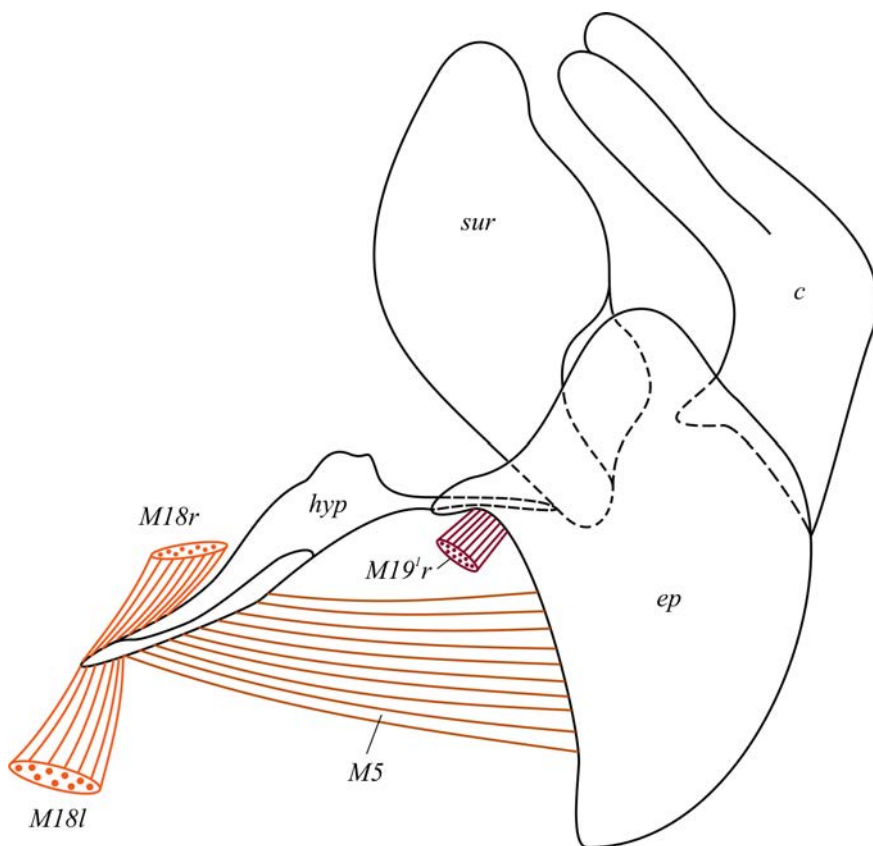


Рис. 7. *Helina luteisquama* (Ztt.), самец. Гениталии латерально.

c – церки, *ep* – эпандрий, *hyp* – гипандрий, *sur* – сурстели.

Остальные обозначения как на рис. 3, 4.

склерита (огибая мышцы *M3–4*) к латеробазальным 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. Парные симметричные веерообразные мышцы *M26* идут от внутренней поверхности дистолатеральных частей эпандрия к латеробазальным частям церок.

***Helina bohemani* (Ringdahl, 1916).**

Материал. **Россия**, Красноярский край, п-ов Таймыр, кордон Ары-Мас, 72°3' N, 101°56' E, 10–20.VII.2010 (А. В. Баркалов), 2 ♂.

З а м е ч а н и е. Скелет и мускулатура терминалий самцов этого вида очень сходны с таковыми *H. luteisquama*. Имеются небольшие различия в степени развития некоторых мышц: правая *TSM7r* идет от стернита VII к мембране вплотную к дыхальцу и синтергостерниту VII + VIII, а у *H. luteisquama* эта мышца подходит к небольшому склериту, лежащему рядом с правой латеробазальной частью синтергостернита VII + VIII; левая

мышца *TSM7l* развита слабее, чем у *H. luteisquama*; мышцы *M26* короче, но шире, чем у *H. luteisquama*.

Род **PHAONIA** Robineau-Desvoidy, 1830

В роде *Phaonia* склериты, мускулатура прегенитальных и генитальных сегментов самцов изучены у следующих трех видов.

Phaonia hybrida (Schnabl, 1888) (рис. 9–11).

Материал. **Россия**, Красноярский край, п-ов Таймыр, кордон Ары-Мас, 72°3' N, 101°56' E, 10–20.VII.2010 (А. В. Баркалов), 1 ♂.

Phaonia lugubris (Meigen, 1826).

Материал. **Россия**, Красноярский край, п-ов Таймыр, кордон Ары-Мас, 72°3' N, 101°56' E, 10–20.VII.2010 (А. В. Баркалов), 1 ♂. Республика Алтай, Кош-Агачский р-н, плато Укок, 8 км СВ горы Майтобе, 2420 м над ур. м., 49°34' N, 87°43' E, 7–10.VII.2006 (В. С. Сорокина), 3 ♂.

Phaonia meigeni Pont, 1986.

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 ♂.

У изученных видов *Phaonia* стернит VI сильнее склеротизован и шире, чем у *Helina*. Скелет и мускулатура гениталий самцов видов этого рода очень сходны с таковыми *Helina* (рис. 9–11), есть лишь очень небольшие различия в степени развития некоторых мышц. У *Phaonia* мышцы *M18l* прикрепляются к левой латеробазальной части гипандрия; мышца *M18r* – ко всей наружной поверхности базального края гипандрия (см. рис. 11); мышцы *M26* более мощные, чем у *Helina*.

ОБСУЖДЕНИЕ

Строение склеритов терминалий у изученных видов родов *Helina* и *Phaonia* сходно. Отличия найдены в форме и степени развития отдельных склеритов. У видов *Phaonia* стернит VI сильнее склеротизован, чем у *Helina*. В пределах рода *Helina* обнаружены наличие (у *H. luteisquama*) и отсутствие (у *H. bohemani*) небольшого склерита около правого латерального края синтергостернита VII + VIII. Разная степень развития тех или иных склеритов отмечена ранее у видов рода *Spilogona* (Овчинникова, Сорокина, 2020).

Мускулатура терминалий у изученных видов *Helina* и *Phaonia* также очень сходна, набор мышц у всех одинаков, найдены только небольшие различия в местах прикрепления мышц и их размерах. Так, у видов с небольшим склеритом около правого латерального края синтергостернита VII + VIII правая мышца *TSM7* связывает стернит VII с этим склеритом, у других видов – с мембраной на том же месте рядом с синтергостернитом VII + VIII. Обнаружены разная степень развития прегенитальной гипандриальной мышцы *M18r* и различия в месте прикрепления мышцы *M18l* на базальном крае гипандрия. Большое сходство строения мускулатуры терминалий самцов внутри подсемейства в очередной раз подтверждает стабильность признаков мускулатуры



Рис. 9. *Phaonia hybrida* (Schnabl), терминалии самца.

1 – эдегальный комплекс латерально (слева); 2 – гениталии, вид сбоку (слева); 3 – прегенитальные сегменты и гениталии, вид снизу.

Обозначения как на рис. 4, 6.

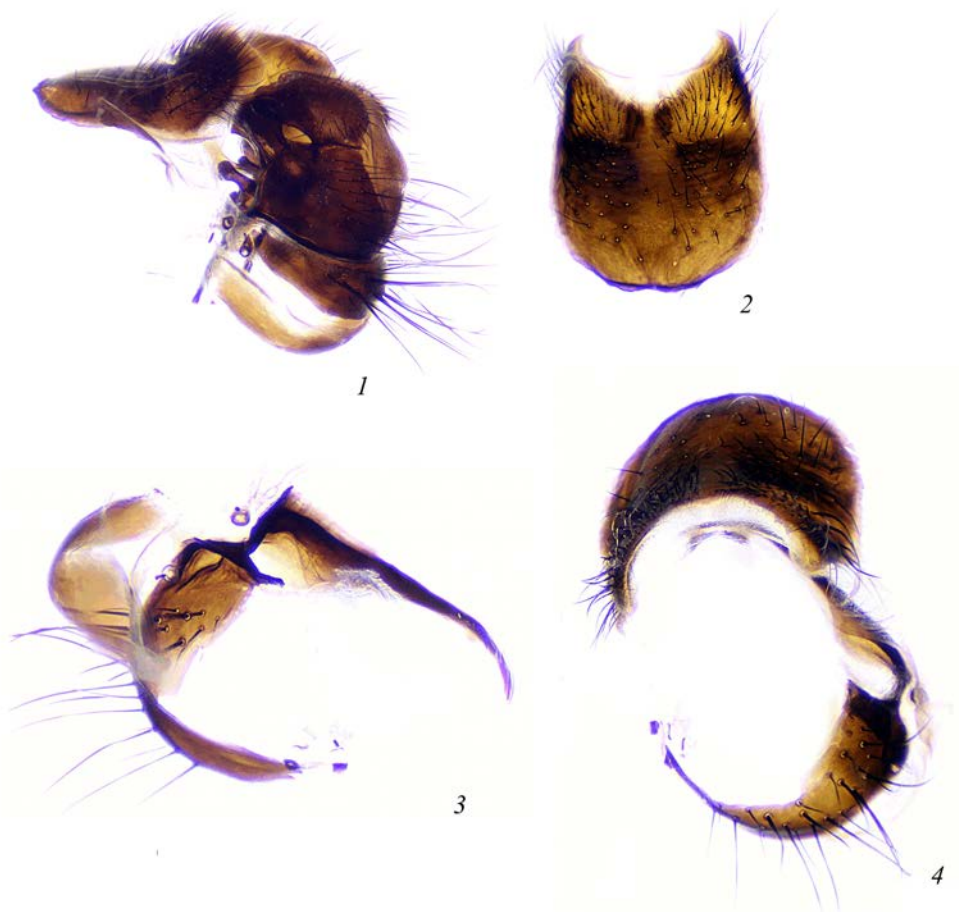


Рис. 10. *Phaonia hybrida* (Schnabl), терминалии самца.

1 – прегенитальные сегменты и гениталии, вид сбоку (слева); 2 – стернит VI; 3 – стернит VII, тергит VI и синтергостернит VII + VIII, вид изнутри; 4 – прегенитальные сегменты, вид снизу.

терминалий, что дает возможность использования этих признаков при уточнении родственных отношений таксонов высоких рангов (выше родового).

Сравнение строения мускулатуры терминалий у самцов подсем. Phaoniinae и у изученных нами ранее представителей других подсемейств Muscidae показало, что набор прегенитальных мышц Phaoniinae, связывающих синтергостернит VII + VIII с эпандрием и гипандрием (мышцы *M18r*, *M18l*, парная *M19^l* и непарная *M19²*), сходен с таковым в подсем. Azeliinae, у видов которого ранее нами найдено наибольшее среди подсемейств Muscidae число прегенитальных мышц. У представителей других изученных подсемейств отсутствует мышца *M19²*, у некоторых отсутствует также *M18l*. Наибольший набор прегенитальных мышц (*M18r*, *M18l*, *M19^l*, *M19²*) характерен для базальных калиптрат: Anthomyiidae, Tachinidae, Calliphoridae (Salzer, 1968; Ovtshinnikova, Sorokina, 2021, 2022), поэтому мы считаем, что это признак основного плана

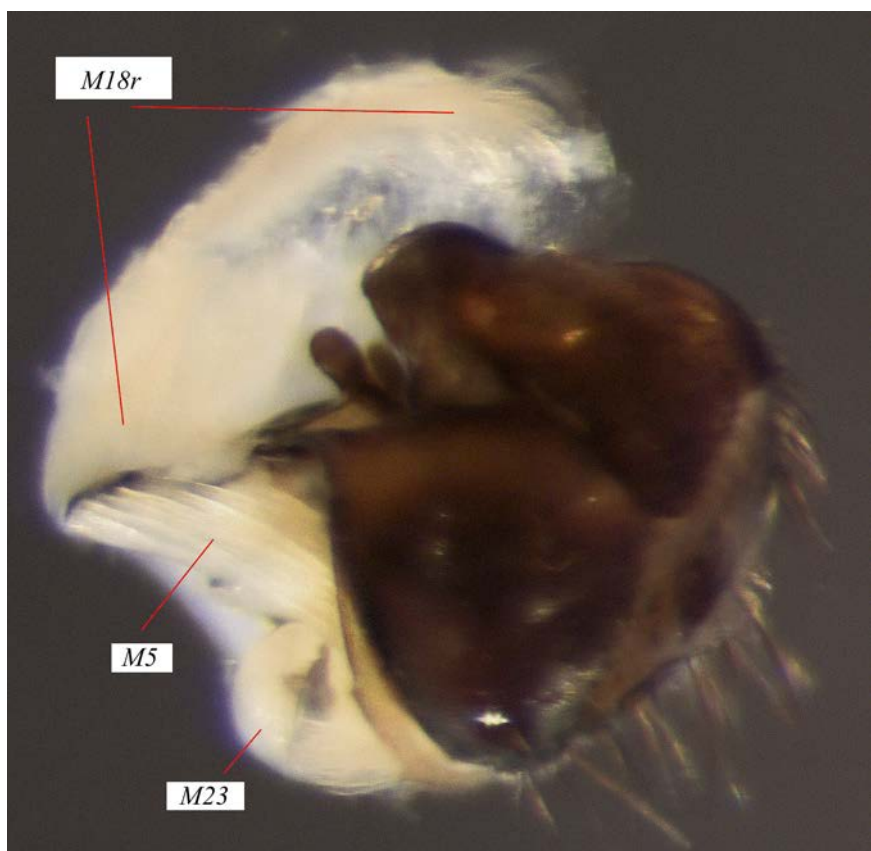


Рис. 11. *Phaonia hybrida* (Schnabl), терминалии самца с мышцами M5, M18r и M23, вид сбоку.

Обозначения как на рис. 3, 4.

строения сем. Muscidae. У представителей продвинутых подсемейств мусцид пре-генитальных мышц меньше.

Сурстили Phaoniinae слиты с субэпандриальными склеритами. Места прикреплений мышц сурстелей и субэпандриальных склеритов M3 и M4 у Phaoniinae очень сближены, в результате чего мышцы выглядят как один пучок и обозначены нами как M3–4. Сходную картину мы отмечали у Mydaeinae и Muscinae. Для базальных калиптрат характерно наличие отдельных мышц сурстелей M4 и субэпандриальных склеритов M3, поэтому наличие сближенных мышц M3–4 мы рассматриваем как апоморфный признак сем. Muscidae.

Мышцы фаллоподемы в разных подсемействах Muscidae представлены различным набором. Наибольшее число мышц было отмечено в подсем. Azeliinae (M1, M2¹, M2², M2³), что мы рассматриваем как плезиоморфное для Muscidae состояние, так как большое число мышц фаллоподемы характерно для базальных калиптрат. Набор мышц фаллоподемы Phaoniinae представлен мышцами M1, а также M2² и M2³, идущими от прегонитов и от эпифалла. Неполный набор мышц фаллоподемы мы рассматриваем

как результат редукции. Такой же набор мышц фаллопеды среди ранее изученных мусцид характерен только для Coenosiinae (*Spilogona* Schnabl, 1911) и Mydaeinae (Овчинникова и др., 2019; Овчинникова, Сорокина, 2020). Мышцы гипандриального комплекса Phaoniinae оказались наиболее сходными с таковыми Mydaeinae.

Таким образом, строение прегенитальных мышц Phaoniinae, связанных с эпандрием и гипандрием, мы рассматриваем как плезиоморфное состояние признаков, а строение мышц фаллопеды, а также мышц сурстилей и субэпандриального склерита – как апоморфное состояние. Результаты морфологического анализа подтвердили молекулярные данные о тесных родственных отношениях Phaoniinae и Mydaeinae. Выявленные особенности строения скелетно-мышечной системы гениталий самцов Phaoniinae позволяют проследить тенденции прогрессивных изменений изученных подсемейств внутри Muscidae от базального состояния к продвинутому в ряду Azeliinae – Phaoniinae – Mydaeinae – Muscinae.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны А. В. Баркалову (Институт систематики и экологии животных СО РАН, Новосибирск) за предоставление спиртового материала по двукрылым для морфологических исследований, а также искренне признательны анонимному рецензенту за доброжелательную рецензию.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа В. С. Сорокиной выполнена в Институте систематики и экологии животных СО РАН, Новосибирск (гостема 1021051703269-9-1.6.12.).

Работа О. Г. Овчинниковой выполнена в Зоологическом институте РАН, С.-Петербург (гостема 122031100272-3).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Кривошеина Н. П. 2012. К экологии личинок рода *Phaonia* (Diptera, Muscidae). Зоологический журнал **91** (12): 1489–1497.
- Кривошеина Н. П. 2019. Морфо-экологическая характеристика преимагинальных стадий ксилобионтных видов рода *Phaonia* Robineau-Desvoidy 1830 (Muscidae, Diptera) – обитателей дупел деревьев и натеков сока. Зоологический журнал **98** (2): 163–174.
<https://doi.org/10.1134/S0044513419020107>
- Овчинникова О. Г. 1989. Мускулатура гениталий самцов двукрылых Brachycera–Orthorrhapha (Diptera). Труды Зоологического института АН СССР, т. 190, с. 1–166.
- 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.
<https://doi.org/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.
<https://doi.org/10.1134/S0013873818060040>]

- Овчинникова О. Г., Сорокина В. С. 2020. Мускулатура абдоминальных сегментов и терминалий самцов рода *Spilogona* Schnabl, 1911 (Diptera, Muscidae: Coenosiinae). Энтомологическое обозрение **99** (3): 598–610.
<https://doi.org/10.31857/S0367144520030077>
- [Ovtshinnikova O. G., Sorokina V. S. 2020. Musculature of the male abdominal segments and terminalia of *Spilogona* Schnabl, 1911 (Diptera, Muscidae: Coenosiinae). Entomological Review **100** (5): 637–646.
<https://doi.org/10.1134/S0013873820050061>
- 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.
<https://doi.org/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.
<https://doi.org/10.1134/S0013873819050063>
- Сорокина В. С. 2008. Фауна и население настоящих мух (Diptera, Muscidae) лесостепной зоны Барабинской низменности в Западной Сибири. Евразийский энтомологический журнал **7** (2): 161–166.
- Тридрих Н. Н., Сорокина В. С. 2021. Население настоящих мух (Diptera, Muscidae) пойменных, лесных и болотных биотопов Северной Охотии (Магаданская область, Россия). Энтомологическое обозрение **100** (3): 637–656.
<https://doi.org/10.31857/S0367144521030096>
- [Tridrikh N. N., Sorokina V. S. 2020. Muscid fly (Diptera, Muscidae) distribution in river floodplain, forest and swamp biotopes of Northern Okhotia (Magadan Province, Russia). Entomological Review **101** (6): 820–836.
<https://doi.org/10.1134/S0013873821060075>
- 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.
<https://doi.org/10.11646/zootaxa.860.1.1>
- 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).
- Grzywacz A., Trzeciak P., Wiegmann B. M., Cassel B. K., Pape T., Walczak K., Bystrowski C., Nelson L., Piwczynski M. 2021. Towards a new classification of Muscidae (Diptera): a comparison of hypotheses based on multiple molecular phylogenetic approaches. Systematic Entomology **46** (3): 508–525.
<https://doi.org/10.1111/syen.12473>
- Haseyama K. L. F., Wiegmann B. M., Almeida E. A. B., Carvalho C. J. B. de. 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.
<http://dx.doi.org/10.1016/j.ympev.2015.04.006>
- 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>
- Ovtshinnikova O. G., Sorokina V. S. 2021. Musculature of the male abdominal segments and terminalia of *Tachina nupta* Rondani (Diptera: Tachinidae). Acta Zoologica, online version: 1–9.
<https://doi.org/10.1111/azo.12405>
- Ovtshinnikova O. G., Sorokina V. S. 2022. Musculature of the male abdominal segments and terminalia of *Zaphne barbiventris* (Zetterstedt, 1845) and *Delia fabricii* (Holmgren, 1872) (Diptera: Anthomyiidae). Acta Zoologica, online version: 1–12.
<https://doi.org/10.1111/azo.12445>
- Pont A. C. 1980. Family Muscidae. In: R. W. Crosskey (ed.). Catalogue of the Diptera of the Afrotropical Region. London: British Museum (Natural History), p. 721–761.
- 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.
- Salzer R. 1968. Konstruktionsanatomische Untersuchung des männlichen Postabdomens von *Calliphora erythrocephala* Meigen (Insecta, Diptera). Zeitschrift für Morphologie der Tiere **63** (2): 155–238.
- 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, p. 53–74.
- Skidmore P. 1985. The Biology of the Muscidae of the World. Dordrecht: Dr. W. Junk Publishers, 550 p.
- Sorokina V. S., Ovtshinnikova O. G. 2020. The position of the Azeliinae in the Muscidae (Diptera) based on musculature of the male terminalia. ZooKeys **975**: 87–110.
<https://doi.org/10.3897/zookeys.975.55502>

MUSCULATURE OF THE MALE ABDOMINAL SEGMENTS AND TERMINALIA OF *HELINA* ROBINEAU-DESVOIDY, 1830 AND *PHAONIA* ROBINEAU-DESVOIDY, 1830 (DIPTERA, MUSCIDAE: PHAONIINAE)

V. S. Sorokina, O. G. Ovtshinnikova

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

S U M M A R Y

The male genital and pregenital skeleton and musculature were studied in males of the following species of the Muscidae subfamily Phaoniinae: *Helina luteisquama* (Zetterstedt, 1845), *H. bohemani* (Ringdahl, 1916), *Phaonia meigeni* Pont, 1986, *Ph. hybrida* (Schnabl, 1888) and *Ph. lugubris* (Meigen, 1826). The examined species are very similar in the structure of the sclerites and muscles of their terminal segments. The structure of the pregenital muscles in Phaoniinae is similar to that in the subfamily Azeliinae, which occupies the basal position within the Muscidae. The fewer number of phallapodeme muscles, surstylus muscles, and muscles of the subepandrial sclerites in Phaoniinae demonstrates the apomorphic character states and does not allow placing this subfamily at the base of the Muscidae branch. In general, the structure of the male pregenital musculature of the Phaoniinae is most similar to that in the Mydaeinae, and both the Phaoniinae and the Mydaeinae occupy an intermediate position between the basal Azeliinae and the progressive Muscinae.