

Гомологии в структуре гениталий самцов круглошовных мух (Cyclorrhapha: Diptera)

The homologies in structure of male genitalia of Cyclorrhapha (Diptera)

А.И. Шаталкин
A.I. Shatalkin

Зоологический музей МГУ, ул. Большая Никитская, 6, К-9 Москва 125009 Россия
Zoological Museum, Moscow State University, B. Nikitskaja str., 6, K-9 Moscow 125009 Russia. E-mail: shatalkin@zmmu.msu.ru

Ключевые слова: Diptera, Cyclorrhapha, строение гениталий самцов, судьба гонопод, гомология лопастей гипандрия.
Key words: Diptera, Cyclorrhapha, structure of male genitalia, transformation of gonopods, homology of hypandrial lobes.

Резюме. В структуре гениталий Cyclorrhapha гоноподы низших мух вошли в состав гипандрия. В подтверждение этого допущения рассмотрены примеры распада гипандрия на три склерита: парные гоноподы и стернит 9. Наиболее показательный пример мы видим в строении гипандрия в родах *Chamaepsila* Hendel, 1917 и *Psila* Meigen, 1803 (Psilidae). Пре- и постгониты обычно соотносят с гоноподами и параметрами соответственно. Гоноподы в виде различных лопастей гипандрия найдены у ограниченного числа групп бесчелюстных мух, например у части представителей Platypozidae и Syrphidae, а также у некоторых щеленосных мух. Во многих группах последних две пары лопастей гипандрия соответствуют параметрам и так называемым параметральным рукам, т.е. не являются производными гонопод. Наконец, в некоторых случаях лопасти гипандрия являются производными стернита 9, как, например, непарная лингула у представителей семейства Syrphidae и пара вентральных лопастей у некоторых самцов Pseudopomyzidae. Представлена сравнительная таблица по номенклатуре лопастей, используемой разными авторами.

Abstract. Gonopods have merged with a sternite 9 in structure of cyclorrhaphous genitalia. In the proof of this thesis examples of disintegration of a hypandrium on a pair of dorso-lateral sclerites and a unpaired ventral sclerite are found. The most indicative example is the genital structure of flies of the genera *Chamaepsila* and *Psila* (Psilidae). The hypandrial lobes designated as pregonites and postgonites, usually are attributed to gonopods and parameres accordingly. Gonopods in the form of distinct appendages of a hypandrium are found at the limited number of groups of Aschiza, for example, at a part of representatives of families Platypozidae and Syrphidae, and in some Schizophora. Two pairs of hypandrial appendages in many groups of Schizophora correspond to parameres and so-called parameral arms, i.e. are not derivatives of gonopods. At last, in some cases hypandrial lobes are derivatives of a sternite 9, for example, the so-called lingula in family Syrphidae and a pair of ventral lobes in some Pseudopomyzidae. A comparative table on the nomenclature of epandrial and hypandrial appendages used by different authors is submitted.

Краткая характеристика структурных особенностей гениталий мух

Девятый сегмент брюшка составляет главную часть гениталий самцов Diptera. В нем различают дорсальный

склерит – тергит 9 (эпандрий) и вентральный склерит – стернит 9 (гипандрий). Эпандрий у многих старых работах [Awati, 1915; Metcalf, 1921; Patton, 1932; Zumpt, Heinz, 1950; Зимин, 1951] рассматривался как тергит 10 (анальный тергит – Родендорф [1937], Graham-Smith [1938]), а гипандрий – как тергостернит 9. Соответственно субэпандриальный Y-склерит (бациллиформный склерит – bacilliform sclerite, processus longus [Brüel, 1897], аподема сурстилей [Vockeroth, 1969], медандрий [Zatwarnicki, 1996]), соединяющий основания сурстилей с основанием эдеагуса или гипандрия, рассматривался как стернит 10 [Metcalf, 1921; Zumpt, Heinz, 1950] или как производное тергостернита 9 [Patton, Cushing, 1934; Родендорф, 1937; Зимин, 1951]. В структуре гениталий комаров и большинства прямошовных мух к этим двум элементам (эпандрию и гипандрию) добавляются гоноподы (рудименты брюшных конечностей), располагающиеся по бокам фаллуса, с которым они сочленяются в основании.

У двукрылых различают фаллус и эдеагус [Snodgrass, 1935, 1957; Taxonomist's glossary..., 1956; Sinclair et al., 1994; Sinclair, 2000; Cumming, Wood, 2009]. Фаллус состоит из осевой терминальной части (эдеагуса = дистифаллуса) и фаллобазиса (phallobase), или базифаллуса (basiphallus) – проксимальной части в виде склеротизованных створок, оболочек или футляра (parameral sheath), образующих базальное расширение (теку – theca) и часто закрывающих снаружи эдеагус. Этот футляр может быть более или менее свободным (как в Tabanomorpha и Xylophagomorpha), а может полностью срастаться с эдеагусом (как в Stratiomyomorpha и Muscomorpha sensu Woodley [1989]), часто он дифференцируется в виде пары самостоятельных лопастей (пармер). Заметим, что термин «базифаллус» часто используется для обозначения базальной части эдеагуса или фаллуса при их разделении на последовательные морфологические секции (см., например, Griffiths [1972], McAlpine [1981]). Некоторые авторы [Cumming et al., 1995; Sinclair, 2000] считают, что для круглошовных мух характерен именно фаллус. Поэтому они отрицают наличие пармер у представителей данной группы.

У круглошовных мух присутствуют две аподемы, связанные с фаллусом, – аподема фаллуса (эдеагуса) и аподема эякулятора. Считают [McAlpine, 1981; Sinclair, 2000], что аподема фаллуса (фаллоаподема – phallopodeme) является новообразованием и возникла в результате

инвагинации вентральной стенки гипандрия. По этой причине в ряде групп фаллопоема кармановидная, что имеет и функциональное значение. Например, у лонхеид (*Lonchaeidae*) в эту кармановидную аподему входит при копуляции яйцеклад самки.

Гоноподы в норме являются двучленковыми и образуют, если взять в качестве примера азилид, структуру, сравнимую с щипцами. Их базальные членики (гонококситы), широкие в основании, сужаются в вершинной половине; в месте сужения с ними сочленяются с внутренней стороны гоностили (рис. 1, азилидный тип гениталий). Во время копуляции гоностили вводятся во влагалище самки, тогда как гонококситы своими узкими вершинными частями удерживают конец брюшка самок снаружи.

У круглошовных мух гоноподы функционально замещаются гипандрием. Так, у копулирующих мух-журчалок (*Syrphidae*) трубчатый гипандрий самцов вводится во влагалище самок, точнее в находящуюся во влагалище особую копулятивную сумку из эластичной мембраны [Шаталкин, 1981; Нипра, 1986; Баркалов, 1992]. Копулятивная сумка внутри несет разного рода складки и карманы. В эти карманы входят лопасти гипандрия, чем и обеспечивается фиксация фаллуса внутри влагалища самок.

Эпандрий и его лопастевидные сурстили обычно связывают с функцией удержания концевой отдела брюшка самки посредством его охвата сзади и с боков (*clasp*ing function). По данным Эберхарда [Eberhard, 2001, 2002], хватательная функция сурстителей у самцов сепсид (*Sepsidae*) не была отмечена ни во время введения эдеагуса во влагалище самки, ни после. Как только фиксация эдеагуса в половых путях самки произошла, сурстили начинают ритмично двигаться, что предполагает их функцию как инструмента стимуляции самки. О смещении функции сурстителей у злаковых мух (*Chloropidae*) с захвата и удержания брюшка самки на преимущественно сенсорную писала Нарчук [1987: 74].

У круглошовных мух гонопод в качестве самостоятельных элементов генитального аппарата нет, но гипандрий и эпандрий несут лопасти, которые могут быть соотнесены с гоноподами. По вопросу происхождения этих лопастей высказывались самые разные мнения. Они приведены в нижеследующей таблице.

Возможные сценарии происхождения гипопигия круглошовных мух

Как было сказано, отличительная особенность гениталий *Cyclorhapha* – отсутствие гонопод. Предложено несколько сценариев, рассматривающих судьбу гонопод в процессе эволюции от прямошовных мух к круглошовным ((Color plate 21: рис. 1):

1. Полная редукция гонопод. Эпандрий и гипандрий в этом случае являются производными тергита 9 и стернита 9 соответственно. По этому сценарию лопастевидные придатки гипандрия должны представлять новообразования [Crampton, 1942; Hennig, 1976a]. К такому же выводу пришла Овчинникова

[1989, 2000], изучая мускулатуру гениталий. Гоноподы низших мух связаны с определенными мышцами. Но если у круглошовных мух таковых нет, то следует ли соотносить лопасти гипандрия с гоноподами? Ввиду неясности вопроса многие авторы используют нейтральные термины – прегониты и постгониты, предложенные Крэмптоном (см. Emden, Hennig [1956]).

2. Гоноподы участвуют в образовании эпандрия. Здесь возможно несколько вариантов, два из которых показаны на рис. 1.

2.1. Гоноподы сливаются своими гонококситами дорсальнее эдеагуса и полностью замещают собой тергит 9; сурстили являются производными гоностилей (периандриальная гипотеза – Griffiths [1972, 1994, 1996]).

2.2. Гоноподы сливаются с эпандрием; сурстили являются производными гонококситов или гоностилей (гипотеза слияния). В чистом виде с этой идеей выступал Ульрих [Ulrich, 1972, 1975], анализируя строение гениталий представителей *Orthogenya*. Эпандрий он считал композиционной структурой, образованной слиянием девятого тергита и гонококситов; соответственно, сурстили являются производными гоностилей. Эта точка зрения проигрывает периандриальной гипотезе Гриффитса в следующем. Гриффитс основывал свои заключения на единственном допущении – возможном слиянии гонопод в основании. В этом случае не надо никаких дополнительных допущений о происхождении «сурстителей»; и так очевидно, что они представляют собой гоностили. В гипотезе слияния не решен вопрос относительно того, чьими придатками являются «сурстили» – гонопод, тергита 9 или их общими. Хотя Ульрих [Ulrich, 1972, Abb. 19] и называет их гоностиями, но по своему дорсальному положению они более соответствуют тергальной составляющей композиционного эпандрия.

Авати [Awati, 1915], а позже Линднер [Lindner, 1925: 21–76] и Гендель [Hendel, 1928] высказались в пользу гоноподального происхождения сурстителей, считая их производными гоностилей; гонококситы, согласно этим авторам, исчезли. Позже эта точка зрения с некоторыми изменениями была принята за основу Родендорфом [1937], который связывал сурстили (у него кокситы) с тергостернитом 9 (т.е. с гипандрием – прим. автора), и Хеннигом [Hennig, 1936], который соотносил сурстили (у него базальные членики гонопод) с десятым сегментом. Макалпайн [McAlpine, 1981: 54] считал, что сурстили являются производными тергита 10, тогда как субэпандриальный склерит – производным стернита 10, но эпандрий, по мнению этого автора, является тергитом 9.

В послевоенной работе, основанной на анализе лауксаниид, Хенниг [Hennig, 1948; см. также Emden, Hennig, 1956] связывал сурстили с дистальным члеником (*dististylus*) гонопод. «Базальный членик (*basistylus*) у всех круглошовных мух твердо слит с девятым брюшным сегментом» [Hennig, 1948: 408]. Позже он [Hennig, 1976b] говорил о слиянии между собой гонопод, тергита 9 и сегмента 10.

Таблица 1. Номенклатура лопастей эпандрия и гипандрия по разным авторам.
Table 1. The nomenclature of epandrial and hypandrial appendages on different authors.

Эпандрий	Гипандрий		Таксон	Источник
valvule externae (лопасти эпандрия)	anterior gonapophyses (= gonopods)	posterior gonapophyses	Calliphoridae	Lowne, 1895
styli, gonopoden	distale Gonapophysen	proximale Gonapophysen	Schizophora	Hendel, 1928
gonopoden (dististyli)	vordere Gonapophysen	hintere Gonapophysen	Lauxaniidae	Hennig, 1948
forcipes inferiores	palpi genitalium	forcipes interiores	Sarcophagidae	Wesché, 1906
Nebenlappen (gonopoden)	vordere Haken	hintere Haken	<i>Sarcophaga</i>	Böttcher, 1912; Lindner, 1925
surstyli	palpi genitalium	forcipes interiores (paraphalli)	Muscoidea (Schizophora)	Cole, 1927
surstyli	pregonites (= gonocoxites)	postgonites (= gonostyli)	Cyclorrhapha	Crampton, 1936
surstyli	basimere (basistyli) 1-й чл. парамер	distimere (dististyli) 2-й чл. парамер	Syrphidae Muscidae	Crampton, 1941, 1942
gonopoden (valvules lateralis)	hakenfortsätze	parameren	Cyclorrhapha	Schröder, 1927; Hennig, 1936
gonostyli	pregonites (= paraphyses)	postgonites (= paraphyses)	Cyclorrhapha	Griffiths, 1972
coxites of ninth tergostenum	anterior parameres	posterior parameres	Calliphoridae	Patton, Cushing, 1934
кокситы тергостернита 9 (гипандрия)	передние парамеры	задние парамеры	Sarcophagidae Muscidae	Родендорф, 1937; Зимин, 1951
paralobi стернита 10	anterior parameres	posterior parameres	Muscidae Calliphoridae	Zumt, Heinz, 1950
surstyli	pregonite	postgonites	Cyclorrhapha	Emden, Hennig, 1956
surstyli	gonopods	parameres	Calliphoridae	McAlpine, 1981
surstyli	pregonites	gonostyli	Tachinidae	Cumming et al., 1995
surstyli	лопасти гипандрия	парамеры	Platypezidae	Шаталкин, 1985
surstyli	gonopods	parameres	Platypezidae	Kessel, 1987; Chandler, 2001
surstyli	лопасти гипандрия	postgonites	Platypezidae (<i>Agathomyia</i> , <i>Microsania</i>)	Sinclair, Cumming, 2006; Sinclair, Chandler, 2007
gonostyli	pregonite (лингула, лопасть гипандрия)	postgonites (= paraphyses)	Syrphidae (Syrphus)	Zatwarnicki, 1996
сурстили	прегониты (лопасти гипандрия)	парамеры	Scathophagidae	Овчинникова, 2000
surstyli	pregonites	нет	<i>Glossina</i>	Schlein, Theodor, 1971
surstyli	gonopods or hypandrial lobes	parameral arms	parameres	Pseudopomyzidae McAlpine, Shatalkin, 1998
superior claspers	inferior claspers		<i>Glossina</i>	Newstead, 1911
gonopoden	parameres		Разные семейства	Brüel, 1897; Patton, 1932
styli	superior lobes		Syrphidae	Metcalf, 1921
styli	dististyli (?)		Platypezidae (<i>Platypeza</i>)	Cole, 1927
styli	paraphalli (parameres)		Syrphidae (<i>Eristalis</i>)	Cole, 1927
styli	interior forceps		Syrphidae (<i>Melanostoma</i>)	Cole, 1927
surstyli	gonostyli		Syrphidae (<i>Microsania</i>)	Cumming et al., 1995
сурстили	парамеры		Syrphidae	Овчинникова, 2000

3. Гипотеза Затварницкого [Zatwarnicki, 1996]. Гоноподы участвуют в образовании трансандрия (дорсальный мост у других авторов) и медандрия (рис. 1). Гонококситы сливаются в основании и

образуют внутренний Y-образный склерит (медандрий); сурстили являются производными гоностилей; аподема гонококситов образует заднюю стенку гипандрия – трансандрий.

4. Гоноподы участвуют в образовании гипандрия (рис. 1). Сурстили являются производными эпандрия (эпандриальная гипотеза). Эту гипотезу обычно связывают с работой Крэмптона [Crampton, 1936], но Затварницкий [Zatwarnicki, 1996] отметил, что ключевая идея имела хождение и раньше (см., например, Lowpe [1895: 744]). Крэмптон [Crampton, 1936: 146] следующим образом сформулировал эпандриальную гипотезу: «Сурстили высших Diptera являются придатками тергита 9 и не должны гомологизироваться с кокситом и стилями низших двукрылых, как это было сделано Awati, 1915, Hendel, 1928, Patton, 1932 и другими специалистами по высшим Diptera. Не сурстили, но скорее передние и задние гонапофизы (т.е. лопасти гипандрия – прим. автора) у высших Diptera представляют членики генитальных форцепсов, кокситы и стили, низших двукрылых...».

Предложены два варианта эпандриальной гипотезы, связанные с пониманием парамер.

4.1. Макалпайн [McAlpine, 1981] считал, что парамеры у круглошовных мух если присутствуют, то представлены парой склеритов, расположенных по бокам от эдеагуса и отвечающих постгонитам в терминологии диптерологов. Субэпандриальный склерит, как и сурстили, является производным сегмента 10 (см. также Овчинникова [1994]; Овчинникова [2000]; Нарчук [2003]).

4.2. Другие авторы [Sinclair et al., 1994; Cumming et al., 1995; Sinclair, 2000; Cumming, Wood, 2009] считают, что интромаитантный орган у круглошовных мух представляет собой фаллус, и поэтому независимых парамер у этих мух нет.

Двухэтапный процесс преобразования гениталий в низших группах круглошовных мух

Представленные на рис. 1 схемы дают упрощенную картину, поскольку в них не отражен важный этап в изменении гениталий, имевший место в эволюции от Orthorrhapha к Cyclorrhapha. Гриффитс [Griffiths, 1972] обратил внимание на одно важное отличие гениталий круглошовных мух – особый тип укороченного фаллуса (эдеагуса), ориентированного вентрально (рис. 1, циклографный тип гениталий). У прямошовных мух фаллус массивный и имеет дорсальную ориентацию (рис. 1, азилидный тип гениталий). Изменение ориентации фаллуса и его укорочение шло независимо в эволюционно исходных семействах и в ряде случаев имело своим результатом дифференциацию парамер и преобразование фаллуса в эдеагус. В семействах Platypozidae, Pipunculidae и Syrphidae представлены оба типа фаллических структур, причем «дорсальный» фаллус характерен для представителей подсемейств Platypozinae, Chalarinae и Microdontinae (рис. 2).

Переход к гениталиям без свободных гонопод у представителей Cyclorrhapha проходил, таким образом, в два этапа (Color plate 22: рис. 2). На первом имела место полная редукция гонопод или их слияние со стернитом 9. Появлялись сурстили и субэпандриальный склерит, вентрально расположенный край которого сочленялся с основанием эдеагуса. В результате

создавался мощный рычажный механизм движения эдеагуса в каудальном направлении. На втором этапе происходило преобразование фаллуса из дорсального в вентральный с резким уменьшением его в размерах. Гипандрий замыкается дорсально в кольцо, а в низших группах в трубчатую структуру. Тем самым образуется устойчивая платформа для вентральных движений фаллуса в дорсовентральной плоскости. Возникает необходимость в развитии гипандриальных лопастей, в том числе парамер, которые осуществляют тонкую фиксацию эдеагуса во влагалище. Мы предполагаем, что преобразование гениталий в Schizophora также осуществлялось в два этапа. Основанием для такого суждения послужило нахождение реликтового южноафриканского рода *Belobackenbardia* Shatalkin, 2001, который характеризуется азилидным типом эдеагуса. Предварительно род был нами [Shatalkin, 2001] отнесен к семейству Psilidae, но, скорее всего, он является исходным в эволюции надсемейства Diopsoidea, а возможно, и большего числа групп.

Овчинникова [1989, 2000] показала, что в гипандрии круглошовных мух мышцы, сравнимых с таковыми гонопод Orthorrhapha, нет. Она сделала вывод об «отсутствии настоящих гоностилей у изученных представителей Cyclorrhapha» [Овчинникова, 2000: 36]. По ее мнению, «в процессе эволюции гоностилей Cyclorrhapha были утрачены, а затем в разных группах шел параллельный поиск компенсаторных структур для дополнения функции сурстилей» (там же). Близкое мнение высказывал Хенниг [Hennig, 1976a: L1]: «Мышечные соединения с фаллаподемой исключают возможность гомологизации пре- или постгонитов (или обоих) с теломерами». Этот вывод находится в согласии с приведенными нами данными о двухэтапной последовательности преобразования гениталий у асхиз. Сначала гоноподы сливаются со стернитом 9 (или исчезают), гоностилей не выражены и, следовательно, необходимость в их мышцах отпадает. Затем на гипандрии дифференцируются лопасти, которые в отсутствии надлежащих мышц вряд ли стоит связывать с гоностилями. Но если эти структуры являются новообразованием, то возникнуть они могут или на базе стернита 9, или на базе слившихся с ним гонопод. В последнем случае оправданно говорить о возможном гоноподальном происхождении лопастей гипандрия.

Примеры распада гипандрия на стернит 9 и гоноподы

Мы полагаем, что раз имело место слияние гонопод предположительно либо с эпандрием, либо гипандрием, то у продвинутых Cyclorrhapha мог осуществиться обратный процесс распада слившейся структуры с образованием исходных элементов. Мы нашли несколько примеров такого распада, свидетельствующих об имевшем место слиянии стернита 9 и гонопод (рис. 3).

Наиболее ярким доказательством этого служит структура гениталий родов *Psila* Meigen, 1803 (s. str.) и *Chamaepsila* Hendel, 1917 (Psilidae). Вместо единого

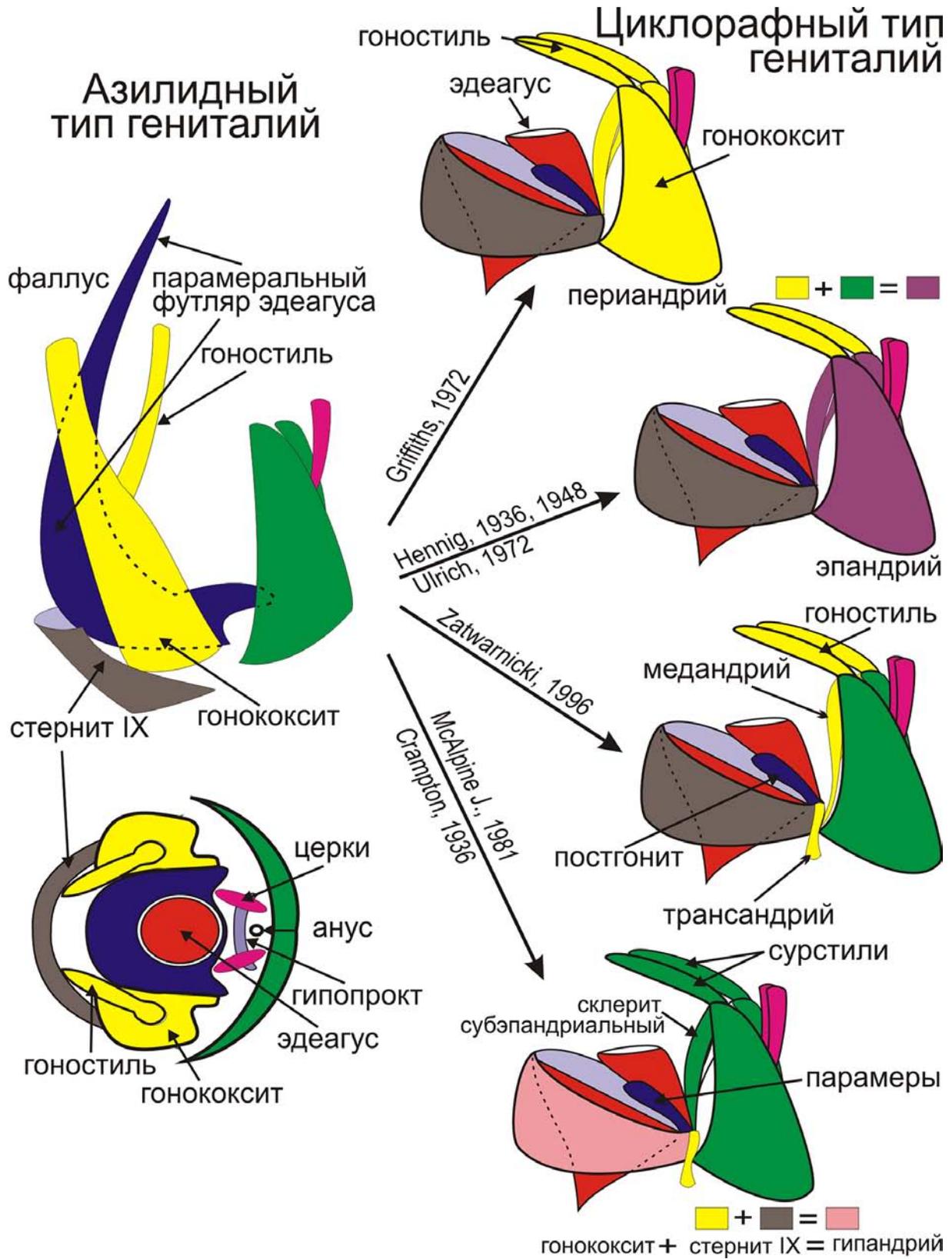


Рис. 1. Предлагавшиеся сценарии преобразования гениталий самцов при переходе от прямошовных мух к круглошовным.
Fig. 1. Suggested scenarios of transformation of male genitalia in evolution from Orthorrhapha to Cyclorrhapha.

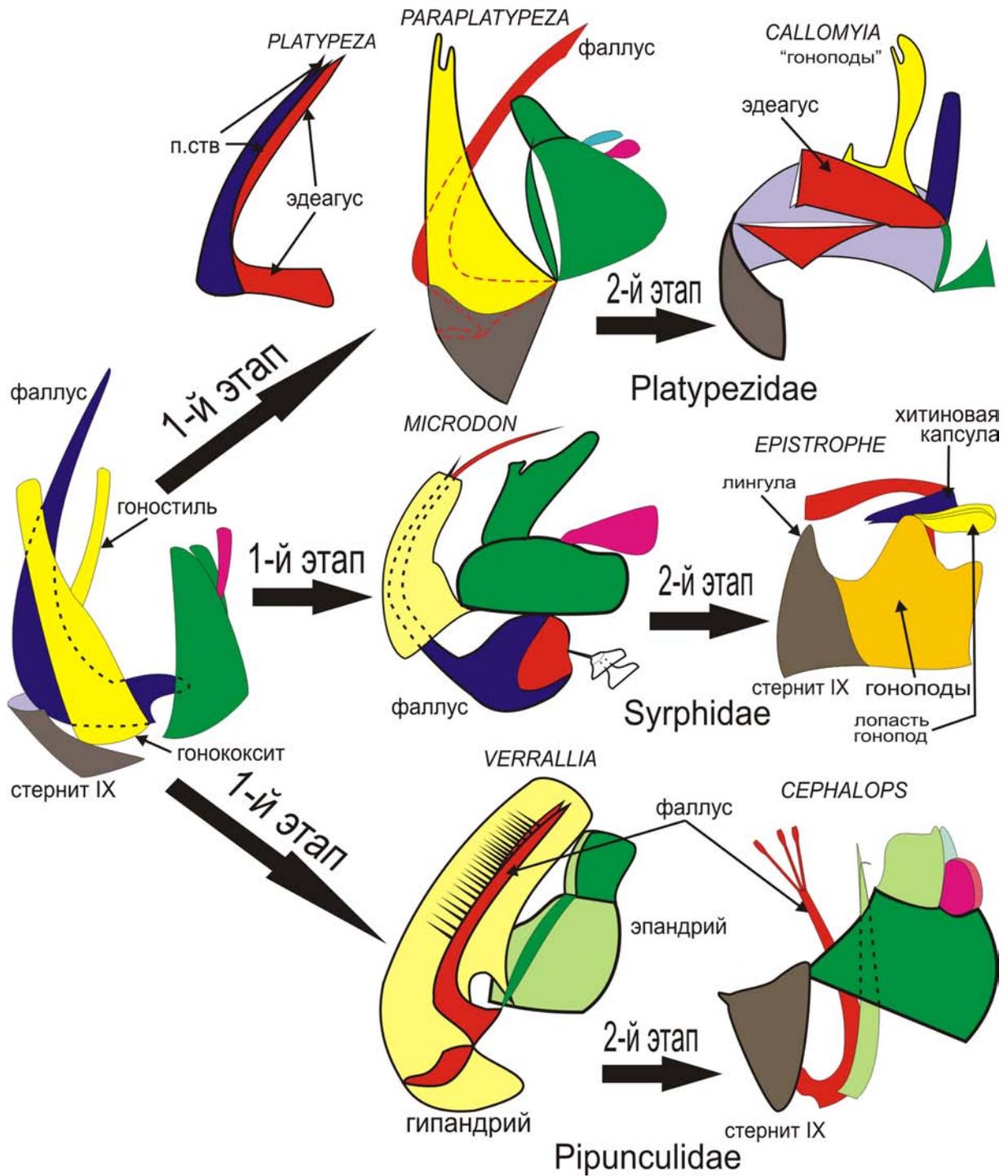


Рис. 2. Двухэтапный процесс преобразования гениталий в Cyclorrhapha. Для *Callomyia* и *Epistrophe* показан только гипандрей; п.ст.в – парамеральные створки.
 Fig. 2. Two-stage process of transformation of genitalia in Cyclorrhapha. Only hypandrium is pictured for *Callomyia* and *Epistrophe*; п.ст.в – parameral sheath.

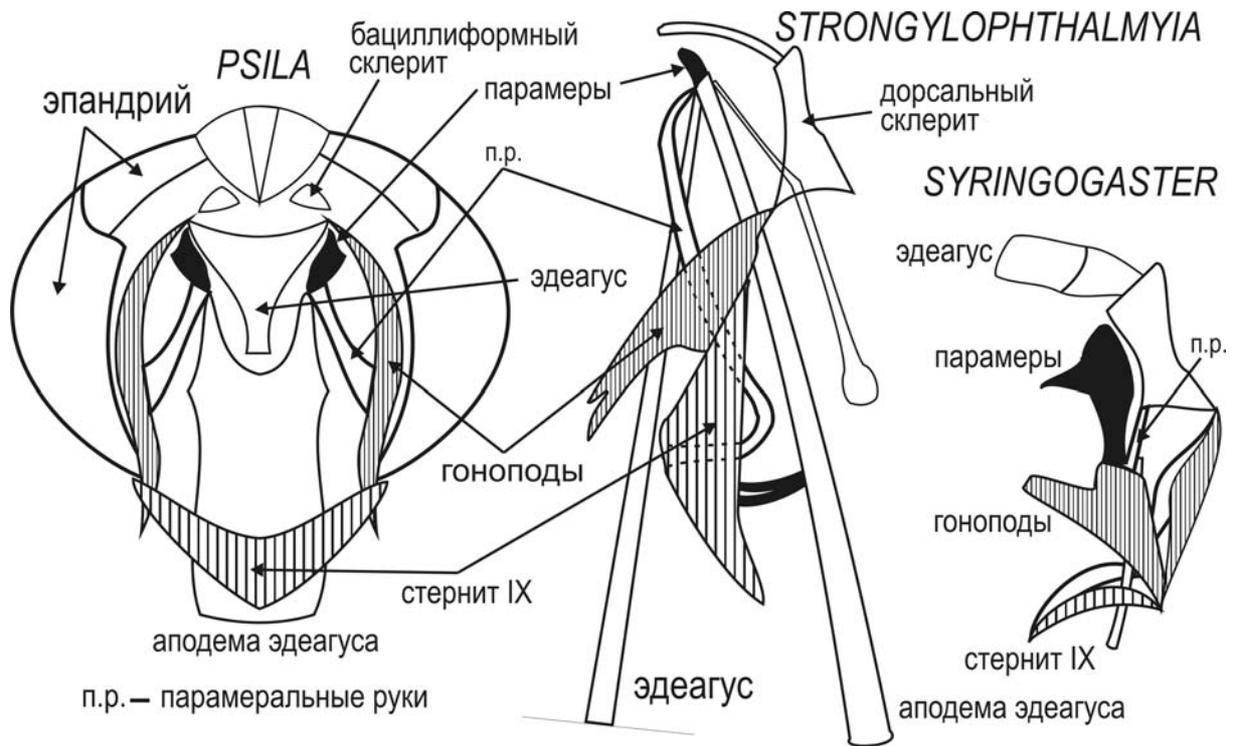


Рис. 3. Строение гениталий (*Psila*) и гипандрия (*Strongylophthalmyia*, *Syringogaster*).
Fig. 3. Structure of genitalia in *Psila* and of hypandrium in *Strongylophthalmyia* and *Syringogaster*.

гипандрия здесь мы видим три склерита. Непарный вентральный склерит представляет стернит 9. Два дорсолатеральных склерита можно гомологизировать лишь с производными гонопод. Их нельзя соотносить с бациллиформным склеритом. У данных родов нет сурстилей. Поэтому рассматриваемый склерит подвергся редукции, его остатки различимы в виде пары небольших склеритов, лежащих между эпандрием и гипандрием (рис. 3).

Аналогичный пример мы видим в строении гениталий стронгилофталмиид (*Strongylophthalmyia* Heller, 1902) и синрингогастрид. В недавней ревизии видов рода *Syringogaster* Cresson, 1912 авторы [Marshall et al., 2009] обозначили как переднюю часть гипандриальных рук то, что мы назвали гоноподами (рис. 3); наши парамеры они обозначили термином «задняя часть гипандриальных рук»; связанные с последними лопасти – прегонитами. Название «гипандриальные руки», надо сказать, неудачно, поскольку другими авторами использовалось применительно к характеристике склеритов гипандриального моста, связанных с бациллиформным склеритом (например, в «Руководстве по центральноамериканским двукрылым» [Cumming, Wood, 2009]).

Лопasti гипандрия

Теоретически эти лопасти могут иметь три источника – происходить от самого стернита 9, от гонопод и парамер. Поэтому вопрос об их гомологии не может иметь однозначного решения [Ovchinnikova, 1994].

Пре- и постгониты обычно соотносят с

гоноподами и парамерами соответственно. Такое соотношение гипандриальных лопастей характерно для части грибных мух (подсемейство Platypozinae). У мух-журчалок (Syrphidae) единственную пару лопастей (superior lobes – Metcalf [1921]) соотносили с парамерами [Vockeroth, Thompson, 1987], гоностиями [Cumming et al., 1995], постгонитами [Zatwarnicki, 1996]. Мы считаем, что парамеры у мух-журчалок не дифференцированы в виде латеральных склеритов и образуют хитиновую капсулу (chitinous box – Berlese [1909], Metcalf [1921]) или парамеральную оболочку (parameral sheath – Cumming et al. [1995]) эдеагуса (рис. 2, *Epistrophe*). В этом случае «parameres» (sensu Vockeroth, Thompson [1987]) и «postgonites» (sensu Zatwarnicki [1996]) будут соответствовать производным гонопод (рис. 2, *Epistrophe*, лопасть гонопод).

Две пары лопастей гипандрия во многих группах щеленозных мух (Schizophora) представляют парамеры (рис. 3, выделены черным) и так называемые парамеральные руки (parameral arms – Shatalkin [1995]). Вторые соответствуют передним парамерам или прегонитам в терминологии разных авторов. Передние и задние парамеры рассматриваются как результат расщепления единой парамеры на две [Zumpt, Heinz, 1950: 212].

Мы предлагаем еще один сценарий происхождения парамеральных рук. В структуре гениталий *Psila* и *Chamaepsila* парамеры соединены с гоноподами посредством узких несклеротизованных тяжей (парамеральных рук). В случае коленчатого эдеагуса последний может увеличиваться также за счет удлинения базального отдела. Парамеры расположены на границе базального и апикального отделов. Поэтому

при удлинении эдегуса они потеряли бы связь с гипандрием. Развитие парамеральных рук эту связь обеспечивает. В продвинутых группах парамеры и парамеральные руки могут смотреться как две пары гипандриальных лопастей, которые в виду их онтогенетического единства и получили название передних и задних парамер (табл. 1: Zumpt, Heinz [1950]).

Наконец, в некоторых случаях лопасти гипандрия являются производными стернита 9, как, например, непарная лингула у представителей семейства Syrphidae (рис. 2, *Epistrophe*) и парные лопасти гипандрия у самцов *Polypathomyia stackelbergi* Krivosheina, 1979 (Pseudopomyzidae) [McAlpine, Shatalkin, 1998: 160, fig. 13–14].

Можно заключить, что у бесчелюстных мух, в частности в семействах Platypezidae и Syrphidae, центральная роль в фиксации эдегуса в половых путях самки принадлежала лопастевидным производным гонопод. В производных группах, в первую очередь в семействах щеленосных мух, гоноподы были функционально замещены парамерами и их дериватами.

Благодарности

Автор выражает искреннюю признательность за помощь в работе Э.П. Нарчук (ЗИН РАН), О.Г. Овчинниковой (ЗИН РАН), И.В. Шамшеву (ВИЗР РАСХН), J.M. Cumming (Biological Resources Division, Agriculture Canada, Ottawa) и T. Zatwarnicki (University of Agriculture, Wrocław, Poland).

Литература

- Баркалов А.В. 1992. Морфофункциональное строение гениталий в роде *Temnostoma* Lep. et Serv. (Diptera, Syrphidae) // Систематика, зоогеография и кариология двукрылых насекомых (Insecta: Diptera) (Э.П. Нарчук ред.). СПб.: Зоол. ин-т РАН: 9–15.
- Зимин А.С. 1951. Сем. Muscidae. Настоящие мухи (трибы Muscini, Stomoxydini) // Фауна СССР. Насекомые двукрылые. Т. 18. Вып. 4. М.–Л.: изд-во АН СССР. 286 с. (Новая серия №45).
- Нарчук Э.П. 1987. Злаковые мухи (Diptera: Chloropoidea), их система, эволюция и связи с растениями // Труды ЗИН. Т. 136. Л.: Наука. 278 с.
- Нарчук Э.П. 2003. Определитель семейств двукрылых насекомых (Insecta, Diptera) фауны России и сопредельных стран (с кратким обзором семейств мировой фауны) // Труды ЗИН. Т. 294. СПб.: ЗИН. 251 с.
- Овчинникова О.Г. 1989. Мускулатура гениталий самцов двукрылых *Brachycera-Orthorrhapha* (Diptera) // Труды ЗИН. Т. 190. Л.: ЗИН. 166 с.
- Овчинникова О.Г. 2000. Мускулатура гениталий самцов двукрылых семейства Syrphidae (Diptera) // Чтения памяти Н.А. Холодковского. 52(2): 1–69.
- Родендорф Б.В. 1937. Семейство Sarcophagidae. Ч. 1 // Фауна СССР. Насекомые двукрылые. Т. 19. Вып. 1. М.–Л.: изд-во АН СССР. 261 с. (Новая серия №12).
- Шаталкин А.И. 1981. К морфофункциональной характеристике терминалий мух-журчалок (Diptera, Syrphidae) // Сборник трудов Зоологического музея МГУ. Т. 19: 98–116.
- Шаталкин А.И. 1985. Обзор грибных мух (Diptera, Platypezidae) фауны СССР // Сборник трудов Зоологического музея МГУ. Т. 23: 69–136.
- Awati P.R. 1915. Studies in flies. II. Contribution to the study of specific differences in the genus *Musca*. 1. Genitalia // The Indian Journal of Medical Research. 3: 510–529.
- Berlese A. 1909. Tipulid, syrphid, and muscid genitalia // Gli Insetti. Milano: Societa Editrice Libraria: 326–328.
- Böttcher G. 1912. Die männlichen Begattungswerkzeuge bei dem Genus

- Sarcophaga* Meig. und ihre Bedeutung für die Abgrenzung der Arten // Deutsche Entomologische Zeitschrift. 6: 525–544; 705–776.
- Brüel L. 1897. Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Geschlechtsausführlwege samt Annexen von *Calliphora erythrocephala* // Zoologische Jahrbücher, Abteilung für Anatomie. 10: 511–618.
- Chandler P.J. 2001. The flat-footed flies (Diptera: Opetiidae, Platypezidae) of Europe // Fauna Entomologica Scandinavica. Vol. 36. Leiden – Boston – Köln: E.J. Brill. 276 p.
- Cole F.R. 1927. A study of the terminal abdominal structures of male Diptera (two-winged flies) // Proceedings of the California Academy of Sciences. Ser. 4. 16(14): 397–499.
- Crampton G.C. 1936. Suggestions for a new interpretation of the postabdomen in male Cyclorrhaphous Diptera // Bulletin of the Brooklyn Entomological Society. 31: 141–148.
- Crampton G.C. 1941. The terminal abdominal structures of male Diptera // Psyche. 48: 79–94.
- Crampton G.C. 1942. The external morphology of the Diptera // Guide to the Insects of Connecticut. Part VI. The Diptera or true flies of Connecticut. 1st fascicle. Connecticut State Geological and Natural History Survey. Bulletin. 64: 10–165.
- Cumming J.M., Sinclair B.J., Wood D.M. 1995. Homology and phylogenetic implications of male genitalia in Diptera-Eremoneura // Entomologica Scandinavica. 26: 120–151.
- Cumming J.M., Wood D.M. 2009. Adult morphology and terminology. P. 9–50 // Manual of Central American Diptera (B.V. Brown, A. Borkent, J.M. Cumming, D.M. Wood, N.E. Woodley, and M. Zumbado eds.). Vol. 1. Ottawa: NRC Research Press. 714 p.
- Eberhard W.G. 2001. Species-specific genitalic copulatory courtship in sepsid flies (Diptera, Sepsidae, *Microsepsis*) // Evolution. 55: 93–102.
- Eberhard W.G. 2002. Female resistance or screening? Male force vs. selective female cooperation in intromission in sepsid flies and other insects // Revista de Biología Tropical. 50: 485–505.
- Emden F. van, Hennig W. 1956. Diptera // Taxonomist's glossary of genitalia in Insects (S.L. Tuxen ed.). Copenhagen: Munksgaard: 111–122.
- Graham-Smith G.S. 1938. The generative organs of the blow-fly *Calliphora erythrocephala* L., with special reference to their musculature and movements // Parasitology. 30: 441–476.
- Griffiths G.C.D. 1972. The phylogenetic classification of Diptera Cyclorrhapha, with special reference to the structure of the male postabdomen // Series Entomologica. Vol. 8. The Hague: Dr. W. Junk N.V. Publishers. 340 p.
- Griffiths G.C.D. 1994. Relationships among the major subgroups of Brachycera (Diptera): a critical review // The Canadian Entomologist. 126: 861–880.
- Griffiths G.C.D. 1996. Review of the papers on the male genitalia of Diptera by D.M. Wood and associates // Studia Dipterologica. 3(1): 107–123.
- Hendel F. 1928. Zweiflügler oder Diptera. II: Allgemeiner Teil. Die Tierwelt Deutschlands. 11. Teil. Jena: Verlag von Gustav Fischer. 135 S.
- Hennig W. 1936. Beiträge zur Kenntnis des Kopulationsapparates der cyclorrhaphen Dipteren // Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere. 31(2): 328–370.
- Hennig W. 1948. Beiträge zur Kenntnis des Kopulationsapparates und der Systematik der Acalypteren. IV. Lonchaeidae und Lauxaniidae // Acta Zoologica Lilloana. 6: 333–429.
- Hennig W. 1976a. Anthomyiidae // Die Fliegen der Palaearktischen Region (E. Lindner ed.). Stuttgart: E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung. Lfg. 306. Bd. VII/1 (1): A1–A131.
- Hennig W. 1976b. Das Hypopygium von *Lonchoptera lutea* Panzer und die phylogenetischen Verwandtschaftsbeziehungen der Cyclorrhapha (Diptera) // Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde. 283: 1–63.
- Hippa H. 1986. Morphology and taxonomic value of the female external genitalia of Syrphidae and some other Diptera by new methodology // Acta Zoologica Fennica. 23: 307–320.
- Kessel E.L. 1987. Platypezidae // Manual of the Nearctic Diptera (J.F. McAlpine et al. eds.). Ottawa: Research Branch Agriculture. Vol. 2. Monograph 28: 681–688.
- Lindner E. 1925. Handbuch. Geschichte der Dipterologie und Literatur, Morphologie und Terminologie, Anatomie, Sinnesorgane, Metamorphose (Ei, Larve, Puppe, Parthenogenese), Biologie (Parasitismus, Pflanzenschädlinge, Blutsauger, Krankheitsüberträger), Stammbaum, systematische Einteilung. Die Fliegen der Palaearktischen Region. Band I. XII. Stuttgart: E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung. 422 S.
- Lowne B.T. 1895. The anatomy, physiology, morphology and development of the blow fly (*Calliphora erythrocephala*). Vol. 2. London: R.H. Porter: 351–778.
- Marshall S.A., Buck M., Skevington J.H., Grimaldi D. 2009. A revision of the family Syringogastridae (Diptera: Diopsidae) // Zootaxa. 1996: 1–80.
- McAlpine J.F. 1981. Morphology and terminology – Adults // Manual of

- Nearctic Diptera (J.F. McAlpine et al. eds.). Ottawa: Research Branch Agriculture. Vol. 1. Monograph 27: 9–64.
- McAlpine D.K., Shatalkin A.I. 1998. Pseudopomyzidae // Contributions to a Manual of Palaearctic Diptera (L. Papp, B. Darvas eds.). Vol. 3. Budapest: Science Herald: 155–163.
- Metcalf C.R. 1921. The genitalia of male Syrphidae: Their morphology, with especial reference to its taxonomic significance // Annals of the Entomological Society of America. 14: 169–214.
- Newstead R. 1911. On the genital armature of the males of *Glossina medicorum*, Austen, and *Glossina tabaniformis*, Westwood // Bulletin of Entomological Research. 2: 107–110.
- Ovchinnikova O.G. 1994. On the homology of male genital sclerites of Diptera Brachycera and Cyclorhapha based on musculature // Dipterological Research. 5(4): 263–269.
- Patton W.S. 1932. Studies on the higher Diptera of medical and veterinary importance. A revision of the species of *Musca* based upon a comparative study of the male terminalia. I. The natural grouping of the species and their relationship to each other // Annals of Tropical Medicine and Parasitology. 26: 347–405.
- Patton W.S., Cushing E.C. 1934. Studies on the higher Diptera of medical and veterinary importance. A revision of the genera of the subfamily Calliphorinae based on a comparative study of the male and female terminalia. The genus *Calliphora* Robineau-Desvoidy (sens. lat.) // Annals of Tropical Medicine and Parasitology. 28: 205–216.
- Schlein Y., Theodor O. 1971. On the genitalia of the Pupipara and their homologies with those of *Calliphora* and *Glossina* // Parasitology. 63: 331–342.
- Schröder T. 1927. Das Hypopygium 'circumversum' von *Calliphora erythrocephala*. Ein Beitrag zur Kenntnis des Kopulationsapparates der Dipteren // Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere. 8: 1–44.
- Shatalkin A.I. 1995. Palaearctic species of Pseudopomyzidae (Diptera) // Russian Entomological Journal. 1994. 3: 129–145.
- Shatalkin A.I. 2001. Afrotropical Psilidae (Diptera). 1. Genera *Belobackenbardia* gen.n. and *Psila* Meigen, 1803 // Russian Entomological Journal. 10(4): 417–424.
- Sinclair B.J. 2000. 1.2. Morphology and terminology of Diptera male terminalia // Contributions to a Manual of Palaearctic Diptera. General and Applied Dipterology (L. Papp, B. Darvas eds.). Vol. 1. Budapest: Science Herald: 53–74.
- Sinclair B.J., Chandler P.J. 2007. A new species of *Microsania* Zetterstedt from Fiji (Diptera: Platypezidae) // Bishop Museum Occasional Papers. 91: 29–32.
- Sinclair B.J., Cumming J.M. 2006. The morphology, higher-level phylogeny and classification of the Empidoidea (Diptera) // Zootaxa. 1180: 1–172.
- Sinclair B.J., Cumming J.M., Wood D.M. 1994. Homology and phylogenetic implications of male genitalia in Diptera – Lower Brachycera // Entomologica Scandinavica. 1993. 24(4): 407–432.
- Snodgrass R.E. 1935. Principles of Insect Morphology. New York – London: McGraw-Hill. 667 p.
- Snodgrass R.E. 1957. A revised interpretation of the external reproductive organs of male insects // Smithsonian Miscellaneous Collections. 135: 1–60.
- Taxonomist's glossary of genitalia in Insects (S.L. Tuxen ed.). 1956. Copenhagen: Munksgaard. 284 p.
- Ulrich H. 1972. Zur Anatomie des Empididen-Hypopygiums (Diptera) // Veröffentlichungen der Zoologischen Staatssammlung. 16: 1–28.
- Ulrich H. 1975. Das Hypopygium von *Chelifera precabunda* Collin (Diptera, Empididae) // Bonner zoologische Beiträge. 26: 264–275.
- Vockeroth J.R. 1969. A revision of the genera of the Syrphini (Diptera: Syrphidae) // Memoirs of the Entomological Society of Canada. 62: 1–176.
- Vockeroth J.R., Thompson F.C. 1987. Syrphidae // Manual of the Nearctic Diptera (J.F. McAlpine et al. eds.). Ottawa: Research Branch Agriculture. Vol. 2. Monograph 28: 713–743.
- Wesché W. 1906. The genitalia of both sexes of the Diptera and their relation to the armature of the mouth // Transactions of the Linnean Society of London. 9: 339–386.
- Woodley N.E. 1989. Phylogeny and classification of the "Orthorrhaphous" Brachycera // Manual of the Nearctic Diptera (J.F. McAlpine et al. eds.). Ottawa: Research Branch Agriculture. Vol. 3. Monograph 32: 1371–1395.
- Zatwarnicki T. 1996. A new reconstruction of the origin of the eremoneuran hypopygium and its implications for classification (Insecta: Diptera) // Genus. 3: 103–175.
- Zumt F., Heinz H.J. 1950. Studies in the sexual armature of Diptera. II. A contribution to the study of the morphology and homology of the male terminalia of *Calliphora* and *Sarcophaga* (Dipt., Calliphoridae) // Entomologist's Monthly Magazine. 86: 207–216.

References

- Awati P.R. 1915. Studies in flies. II. Contribution to the study of specific differences in the genus *Musca*. 1. Genitalia. *The Indian Journal of Medical Research*. 3: 510–529.
- Barkalov A.V. 1992. Morphological and functional structure of genitalia in the genus *Tomostoma* Lep. et Serv. (Diptera, Syrphidae). In: *Sistematika, zoogeografiya i kariologiya dvukrylykh nasekomykh* (Insecta: Diptera). [Systematics, zoogeography and karyology of Diptera (Insecta)] (E.P. Nartshuk ed.). St. Petersburg: Zool. Institute of Russian Academy of Sciences: 9–15 (in Russian).
- Berlese A. 1909. Tipulid, syrphid, and muscid genitalia. In: *Gli Insetti*. Milano: Societa Editrice Libraria: 326–328.
- Bottcher G. 1912. Die männlichen Begattungswerkzeuge bei dem Genus *Sarcophaga* Meig. und ihre Bedeutung für die Abgrenzung der Arten. *Deutsche Entomologische Zeitschrift*. 6: 525–544; 705–776.
- Bruel L. 1897. Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Geschlechtsausführewege samt Annexen von *Calliphora erythrocephala*. *Zoologische Jahrbucher, Abteilung für Anatomie*. 10: 511–618.
- Chandler P.J. 2001. The flat-footed flies (Diptera: Opetiidae, Platypezidae) of Europe. In: *Fauna Entomologica Scandinavica*. Vol. 36. Leiden – Boston – Köln: E.J. Brill. 276 p.
- Cole F.R. 1927. A study of the terminal abdominal structures of male Diptera (two-winged flies). *Proceedings of the California Academy of Sciences*. Ser. 4. 16(14): 397–499.
- Crampton G.C. 1936. Suggestions for a new interpretation of the postabdomen in male Cyclorrhaphous Diptera. *Bulletin of the Brooklyn Entomological Society*. 31: 141–148.
- Crampton G.C. 1941. The terminal abdominal structures of male Diptera. *Psyche*. 48: 79–94.
- Crampton G.C. 1942. The external morphology of the Diptera. In: *Guide to the Insects of Connecticut*. Part VI. The Diptera or true flies of Connecticut. 1st fascicle. Connecticut State Geological and Natural History Survey. Bulletin. 64: 10–165.
- Cumming J.M., Sinclair B.J., Wood D.M. 1995. Homology and phylogenetic implications of male genitalia in Diptera-Eremoneura. *Entomologica Scandinavica*. 26: 120–151.
- Cumming J.M., Wood D.M. 2009. Adult morphology and terminology. In: *Manual of Central American Diptera* (B.V. Brown, A. Borkent, J.M. Cumming, D.M. Wood, N.E. Woodley, and M. Zumbado eds.). Vol. 1. Ottawa: NRC Research Press: 9–50.
- Eberhard W.G. 2001. Species-specific genitalic copulatory courtship in sepsid flies (Diptera, Sepsidae, *Microsepsis*). *Evolution*. 55: 93–102.
- Eberhard W.G. 2002. Female resistance or screening? Male force vs. selective female cooperation in intromission in sepsid flies and other insects. *Revista de Biología Tropical*. 50: 485–505.
- Emden F. van, Hennig W. 1956. Diptera. In: *Taxonomist's glossary of genitalia in Insects* (S.L. Tuxen ed.). Kopenhagen: Munksgaard: 111–122.
- Graham-Smith G.S. 1938. The generative organs of the blow-fly *Calliphora erythrocephala* L., with special reference to their musculature and movements. *Parasitology*. 30: 441–476.
- Griffiths G.C.D. 1972. The phylogenetic classification of Diptera Cyclorrhapha, with special reference to the structure of the male postabdomen. Series Entomologica. Vol. 8. The Hague: Dr. W. Junk N.V. Publishers. 340 p.
- Griffiths G.C.D. 1994. Relationships among the major subgroups of Brachycera (Diptera): a critical review. *The Canadian Entomologist*. 126: 861–880.
- Griffiths G.C.D. 1996. Review of the papers on the male genitalia of Diptera by D.M. Wood and associates. *Studia Dipterologica*. 3(1): 107–123.
- Hendel F. 1928. Zweiflügler oder Diptera. II: Allgemeiner Teil. Die Tierwelt Deutschlands. 11. Teil. Jena: Verlag von Gustav Fischer. 135 p.
- Hennig W. 1936. Beiträge zur Kenntnis des Kopulationsapparates der cyclorrhaphen Dipteren. *Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere*. 31(2): 328–370.
- Hennig W. 1948. Beiträge zur Kenntnis des Kopulationsapparates und der Systematik der Acalypteren. IV. Lonchaeidae und Lauxaniidae. *Acta Zoologica Lilloana*. 6: 333–429.
- Hennig W. 1976a. Anthomyiidae. In: *Die Fliegen der Palaearktischen Region* (E. Lindner ed.). Stuttgart: E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung. Lfg. 306. Bd. VIII/1 (1): A1–A131.
- Hennig W. 1976b. Das Hypopygium von *Lonchoptera lutea* Panzer und die phylogenetischen Verwandtschaftsbeziehungen der Cyclorrhapha (Diptera). *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde*. 283: 1–63.
- Hippa H. 1986. Morphology and taxonomic value of the female external genitalia of Syrphidae and some other Diptera by new methodology. *Acta Zoologica Fennica*. 23: 307–320.
- Kessel E.L. 1987. Platypezidae. In: *Manual of the Nearctic Diptera* (J.F. McAlpine et al. eds.). Ottawa: Research Branch Agriculture. Vol. 2. Monograph 28: 681–688.
- Lindner E. 1925. Handbuch. Geschichte der Dipterologie und Literatur, Morphologie und Terminologie Anatomie, Sinnesorgane, Metamorphose (Ei, Larve, Puppe, Parthenogenese), Biologie (Parasitismus, Pflanzenschadlinge, Blutsauger, Krankheitsüberträger), Stammbaum, systematische Einteilung. Die Fliegen der Palaearktischen Region. Band I. XII. Stuttgart: E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung. 422 p.
- Lowne B.T. 1895. The anatomy, physiology, morphology and development of the blow fly (*Calliphora erythrocephala*). Vol. 2. London: R.H. Porter: 351–778.
- Marshall S.A., Buck M., Skevington J.H., Grimaldi D. 2009. A revision of the family Syringogastridae (Diptera: Diopsoidea). *Zootaxa*. 1996: 1–80.
- McAlpine D.K., Shatalkin A.I. 1998. Pseudopomyzidae. In: *Contributions to a Manual of Palaearctic Diptera* (L. Papp, B. Darvas eds.). Vol. 3. Budapest: Science Herald: 155–163.
- McAlpine J.F. 1981. Morphology and terminology – Adults. In: *Manual of Nearctic Diptera* (J.F. McAlpine et al. eds.). Ottawa: Research Branch Agriculture. Vol. 1. Monograph 27: 9–64.
- Metcalf C.R. 1921. The genitalia of male Syrphidae: Their morphology, with especial reference to its taxonomic significance. *Annals of the Entomological Society of America*. 14: 169–214.
- Nartshuk E.P. 1987. Zlakovye mukhi (Diptera: Chloropoidea), ikh sistema, evolyutsiya i svyazi s rasteniyami [Grass flies (Diptera: Chloropoidea), their system, evolution and association with plants]. In: *Trudy Zoologicheskogo instituta, Akademiya Nauk SSSR* [Proceedings of Zoological Institute, Academy of Sciences of the USSR]. Vol. 136. Leningrad: Nauka. 280 p. (in Russian).
- Nartshuk E.P. 2003. Opredelitel' semeystv dvukrylykh nasekomykh (Insecta, Diptera) fauny Rossii i sopredel'nykh stran (s kratkim obzorom semeystv mirovoy fauny) [Key to families of Diptera (Insecta) of Russia and adjacent countries (with a brief review of families of the world fauna)]. In: *Trudy Zoologicheskogo instituta Rossiyskoy Akademii Nauk* [Proceedings of Zoological Institute of Russian Academy of Sciences]. Vol. 294. St. Petersburg: Zool. Institute of Russian Academy of Sciences. 251 p. (in Russian).
- Newstead R. 1911. On the genital armature of the males of *Glossina medicorum*, Austen, and *Glossina tabaniformis*, Westwood. *Bulletin of Entomological Research*. 2: 107–110.
- Ovchinnikova O.G. 1994. On the homology of male genital sclerites of Diptera Brachycera and Cyclorrhapha based on musculature. *Dipterological Research*. 5(4): 263–269.
- Ovtshinnikova O.G. 1989. Muskulatura genitaliy samtsov dvukrylykh Brachycera – Orthorrhapha (Diptera) [Musculature of male genitalia of Brachycera – Orthorrhapha (Diptera)]. In: *Trudy Zoologicheskogo instituta, Akademiya Nauk SSSR* [Proceedings of Zoological Institute, Academy of Sciences of the USSR]. Vol. 190. St. Petersburg: Zool. Institute of Academy of Sciences of the USSR. 166 p. (in Russian).
- Ovtshinnikova O.G. 2000. Musculature of the male genitalia in Syrphidae (Diptera). *Chteniya pamyati N.A. Kholodkovskogo*. 52(2): 1–69 (in Russian).
- Patton W.S. 1932. Studies on the higher Diptera of medical and veterinary importance. A revision of the species of *Musca* based upon a comparative study of the male terminalia. I. The natural grouping of the species and their relationship to each other. *Annals of Tropical Medicine and Parasitology*. 26: 347–405.
- Patton W.S., Cushing E.C. 1934. Studies on the higher Diptera of medical and veterinary importance. A revision of the genera of the subfamily Calliphorinae based on a comparative study of the male and female terminalia. The genus *Calliphora* Robineau-Desvoidy (sens. lat.). *Annals of Tropical Medicine and Parasitology*. 28: 205–216.
- Rodendorf B.B. 1937. Semeystvo Sarcophagidae. Ch. 1 [The family Sarcophagidae. Part 1]. In: *Fauna SSSR. Nasekomye dvukrylye* [Fauna of the USSR. Two-winged insects]. Vol. 19. Iss. 1. New Series 12. Moscow – Leningrad: Academy of Sciences of the USSR. 261 p. (in Russian).
- Schlein Y., Theodor O. 1971. On the genitalia of the Pupipara and their homologies with those of *Calliphora* and *Glossina*. *Parasitology*. 63: 331–342.
- Schrader T. 1927. Das Hypopygium „circumversum“ von *Calliphora erythrocephala*. Ein Beitrag zur Kenntnis des Kopulationsapparates der Dipteren. *Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere*. 8: 1–44.
- Shatalkin A.I. 1981. To morphological and functional characterization of terminals of hover-flies (Diptera, Syrphidae). In: *Trudy Zoologicheskogo muzeya MGU* [Proceedings of the Zoological Museum of Moscow State University]. Vol. 19. Moscow: Moscow State University Publ.: 98–116 (in Russian).
- Shatalkin A.I. 1985. Review of mushroom flies fauna (Diptera, Platypezidae) of the USSR. In: *Trudy Zoologicheskogo muzeya MGU* [Proceedings of the Zoological Museum of Moscow State University]. Vol. 23. Moscow: Moscow State University Publ.: 69–136 (in Russian).
- Shatalkin A.I. 1995. Palaearctic species of Pseudopomyzidae (Diptera). *Russian Entomological Journal*. 1994. 3: 129–145.
- Shatalkin A.I. 2001. Afrotropical Psilidae (Diptera). 1. Genera *Belobackenbardia* gen. n. and *Psila* Meigen, 1803. *Russian Entomological Journal*. 10(4): 417–424.
- Sinclair B.J. 2000. 1.2. Morphology and terminology of Diptera male terminalia. In: *Contributions to a Manual of Palaearctic Diptera. General and Applied Dipterology* (L. Papp, B. Darvas eds.). Vol. 1. Budapest: Science Herald: 53–74.
- Sinclair B.J., Chandler P.J. 2007. A new species of *Microsania* Zetterstedt from Fiji (Diptera: Platypezidae). *Bishop Museum Occasional Papers*. 91: 29–32.

- Sinclair B.J., Cumming J.M. 2006. The morphology, higher-level phylogeny and classification of the Empidoidea (Diptera). *Zootaxa*. 1180: 1–172.
- Sinclair B.J., Cumming J.M., Wood D.M. 1994. Homology and phylogenetic implications of male genitalia in Diptera – Lower Brachycera. *Entomologica Scandinavica*. 1993. 24(4): 407–432.
- Snodgrass R.E. 1935. Principles of Insect Morphology. New York – London: McGraw-Hill. 667 p.
- Snodgrass R.E. 1957. A revised interpretation of the external reproductive organs of male insects. *Smithsonian Miscellaneous Collections*. 135: 1–60.
- Taxonomist's glossary of genitalia in Insects (S.L. Tuxen ed.). 1956. Copenhagen: Munksgaard. 284 p.
- Ulrich H. 1972. Zur Anatomie des Empididen-Hypopygiums (Diptera). *Veröffentlichungen der Zoologischen Staatssammlung*. 16: 1–28.
- Ulrich H. 1975. Das Hypopygium von *Chelifera precabunda* Collin (Diptera, Empididae). *Bonner zoologische Beiträge*. 26: 264–275.
- Vockeroth J.R. 1969. A revision of the genera of the Syrphini (Diptera: Syrphidae). *Memoirs of the Entomological Society of Canada*. 62: 1–176.
- Vockeroth J.R., Thompson F.C. 1987. Syrphidae. In: Manual of the Nearctic Diptera (J.F. McAlpine et al. eds.). Ottawa: Research Branch Agriculture. Vol. 2. Monograph 28: 713–743.
- Wesche W. 1906. The genitalia of both sexes of the Diptera and their relation to the armature of the mouth. *Transactions of the Linnean Society of London*. 9: 339–386.
- Woodley N.E. 1989. Phylogeny and classification of the “Orthorrhaphous” Brachycera. In: Manual of the Nearctic Diptera (J.F. McAlpine et al. eds.). Ottawa: Research Branch Agriculture. Vol. 3. Monograph 32: 1371–1395.
- Zatwarnicki T. 1996. A new reconstruction of the origin of the eremoneuran hypopygium and its implications for classification (Insecta: Diptera). *Genus*. 3: 103–175.
- Zimin L.S. 1951. Sem. Muscidae. Nastoyashchie mukhi (triby Muscini, Stomoxydini) [Fam. Muscidae. Tribes Muscini, Stomoxydini]. In: Fauna SSSR. Nasekomye dvukrylye [Fauna of the USSR. Two-winged insects]. Vol. 18. Iss. 4. New Series 45. Moscow – Leningrad: Academy of Sciences of the USSR. 286 p. (in Russian).
- Zumt F., Heinz H.J. 1950. Studies in the sexual armature of Diptera. II. A contribution to the study of the morphology and homology of the male terminalia of *Calliphora* and *Sarcophaga* (Dipt., Calliphoridae). *Entomologist's Monthly Magazine*. 86: 207–216.