

Musculature of male genitalia of flies of the family Syrphidae (Diptera)

OG Ovchinnikova (2000)

Doklad na Pyatdesyat vtorom yezhyegodnom chtyenii pamyati NA Cholodkovski

1 April 1999

[Reports from the 52nd annual reading in memory of NA Cholodkovsky: 1-69]

St Petersburg, Russia

Introduction

The creation of a natural classification of Dipteran insects based on a comparative-morphological analysis, to which the features of the skeleton of the genitalia of males are widely involved. In each family traditionally uses its own terminology of genital sclerites, and without special comparative studies it is difficult to establish homology between structures. In recent years homologization of sclerites is given special attention, while opinions of different authors about the origin of many sclerites often do not match. The signs of the musculature of the genitalia of males, due to greater stability than the attributes of the genital sclerites, have appeared more reliable in solving these issues. It was shown (Ulrich, 1972, 1974, 1975, 1977, 1983, 1988; Rennig, 1976a, b; Ovchinnikova, 1989; Griffiths, 1991, 1994, 1996; Wood, 1991; Ovtshinnikova, 1994a,b, 1998, Sinclair et al., 1994; Yeates, 1994; Cumming et al., 1995; Zawarnitcki 1996; Ovtshinnikova & Yeates, 1998), that these signs are also an important criterion of the degree of kinship. Homologization of the sclerites in the genitalia of males Diptera, the detection of apomorphies, and clarification of the relationships between taxa, are presented in these works based on comparing the places of attachment of muscles and their function. The most complete musculature of the male genitalia has been studied by the author in representatives of Diptera from the suborder Brachycera Orthorrhapha (Ovchinnikova, 1989, 1997; Ovtshinnikova, 1994a, b, 1996; Ovtshinnikova & Yeates, 1998).

The musculature of the genitalia of male Brachycera Cyclorrhapha is still known only from study of individual representatives of a few families. At the same time, the difficulties of homologizing the genitalia and the construction of natural classification are no less in the Cyclorrhapha than in the Orthorrhapha. For successful use of genitalia muscles as signs for the purpose of homologizing sclerites and clarification of relationships within the Cyclorrhapha, it is necessary not only to study the musculature of the genitalia of more representatives of different families of this suborder, but, and first of all, to estimate the range of variability of these characteristics within certain families. The family Syrphidae, diverse and numerous, is a very interesting and convenient object for such research.

The Syrphidae can be considered a family with an unsettled classification system. There are different points of view, even on the number of subfamilies. Among the different classifications can be noted several works (Hackman, 1980; Vockeroth, Thompson, 1987; Peck, 1988; Thompson, Rotheray, 1998), in which the Syrphidae are subdivided into three subfamilies: Syrphinae, Eristalinae (=Milesiinae) and Microdontinae. This classification is the most commonly used, despite the fact that other authors isolated [only] two (Goffe, 1952; Hartley, 1961; Wirth et al., 1965; Vockeroth, 1969; Thompson, 1972), four (Kuznetsov, 1987, 1998; Kuznetsov, 1993, 1994), 8 (Violovich, 1983), 9 (Shatalkin, 1975), 12 (Hull, 1949) and even 21 (Shiraki, 1949) subfamilies. Division into tribes usually causes even more disputes and is different in the cited works; different genera are often transferred from one tribe to another. The subject of constant discussion is the position of Microdontinae in the system. Most authors believe that the emergence of and the isolation of *Microdon* is related to the early stages of the genesis of the syrphids, and consider the subfamily Microdontinae as

the most primitive among the Syrphidae. At the same time, an opinion was expressed (Thompson, 1969, 1972; Speight, 1987) that the microdons even deserve removal into a separate family.

Many authors noted that the problems that arise when clarifying phylogenetic relationships in syrphids in the main are the result of different interpretations of convergences and parallel changes in the external morphology of adults, as well as difficulties in the establishment of homologies between the sclerites of the genitalia. Therefore study of the features of the musculature of the male genitalia is especially interesting.

The musculature of the male genitalia was studied by the author in 19 species of syrphid completely, and in five more only for the ejaculatory complex. These species represent 12 tribes and 3 subfamilies (see Table).

For anatomy insects were used fixed in nature and stored in 70% C₂H₃OH. Dissection was performed in water under the binocular MBS-9. The material for the study was mainly collected by the author in Leningrad and the Belorodny regions. Some species were provided for studying and defined S.Yu. Kuznetsov (St. Petersburg) and G.V. Popov (Donetsk), for which the author expresses them deep appreciation. The work was carried out with financial support of the RFBR (grants 95-15-97910 and 99-04-49809).

Musculoskeletal system of male genitalia

Structure of the male genitalia*

(terminology of the sclerites follows Thompson & Rotheray 1998)

The genitalia of the male Syrphidae are formed by the epandrium (9th tergite) with articulated appendages and cerci, as well as the hypandrium (9th sternite) - the tubular formation, surrounding the aedeagus and structures associated with it. Often there are parameres. The surstyles are connected to each other with the help of the so-called surstylar apodeme. On the sides, the aedeagus joins with the parameres (if any), and behind it is connected with the dorsal stalk of the hypandrium. The ejaculatory duct is connected with one more sclerite - the ejaculatory apodeme, which is free, surrounded by muscles and not associated with the aedeagus (an apomorphism of the Cyclorrhapha). In different representatives of the Syrphidae, the ejaculatory apodeme can differ in size. The attachment function when copulating is performed mainly by the epandrial complex, i.e. the epandrium and the surstyles.

The syrphid aedeagus can be referred to two morphological types: an aedeagus without apodemes, non-segmented, tubular, without lateral and dorsal processes, larger than the hypandrium (Microdontinae); and an aedeagus with a pronounced apodeme (all the remaining Syrphidae). The first is usually called an asilid type, the second, a cyclorrhaphan. The asilid type is considered more primitive and is characteristic of families considered more archaic than Syrphidae.

The groups of male genitalic muscles*

(*numbering of the muscles follows Ovchinnikova 1989, with additions)

1. Muscles of the hypandrial complex:

- a) ejaculator (compressor ejaculatoris M23)
- b) aedeagal apodeme (retractor aedeagi M1 & protractor aedeagi M2, binding the aedeagal apodeme to the hypandrium);
- c) parameral (retractor parameris M43, binding the parameres to the hypandrium)

2. Muscles of the epandrial complex

- a) surstyler (adductors of the surstyles M3 & M4, binding the surstyles or the surstyler apodeme to the epandrium, and the M7 muscles that bind the surstyler apodeme to the cerci (retractor cerci) or with the epandrium (protractors of the surstyler apodeme));
- b) anal integument (retractors of the anus M25, connecting the anal integument with the epandrium)

3. Tergosternal muscles (hyandrial abductors M5, connecting the hyandrium with the epandrium)

4. Pregenital muscles:

- a) the hyandrial C6, connecting the hyandrium to the 8th sternite
- b) the epandrial M36, connecting the epandrium to the 8th sternite.

Subfamily Microdontinae

Microdon mutabilis (L) (Figs 1-6)

Surstyler apodeme very wide. Ejaculatory apodeme in the form of a large plate.

Hyandrial complex: M1, M2 and M23(1-3). The muscle synergists M1 and M2 are the protractors of the aedeagus, enabling its function; they insert next to one another on the aedeagus and the hyandrium. The M1 muscle comes from the lateral surface of the basal part of the aedeagus to the lateral part of the hyandrium. The slightly longer M2 muscle is also attached to the lateral surface of the basal part of the aedeagus, but more basally than M1, and to the lateral hyandrium. Sperm injection is carried out with the help of the three pairs of muscles of the ejaculatory apodeme (M23¹, M23² and M23³), associated with it and working as compressors. M23¹ and M23² connect from one side of the ejaculatory apodeme by small sheafs to M23³ - a powerful muscle that occupies its entire opposite surface.

Tergosternal muscles: M5. The not very powerful hyandrial abductors are reduced as they go to the epandrium, and run from the lateral part of the basal margin of the hyandrium to the lateral part of the basal edge of the epandrium.

Epandrial complex: M3, M4, M7 and M25. The powerful short adductors of the surstyles M3 go from the surstyler apodemes to medio-basal parts of the epandrium. The powerful long adductors M4 run from the surstyle to the lateral part of the epandrium. The very powerful protractors of the surstyler apodemes M7 go from the distal part of the apodeme to the medial part of the distal margin of the epandrium and attach near the base of the cerci.

The small retractors of the anus M25 connect the medial part of the distal margin of the epandrium with the medial part of the basal edge of the epandrium, seizing the membrane connecting the epandrium with the cerci.

Pregenital muscles: M6, M36. The M6 muscles are paired, but asymmetric. One of them acts as a hyandrial adductor and is attached to the lateral tip of the basal margin of the

hypandrium and to the 8th sternite; the other is a hypandrial abductor, and stretches from the medial part of the basal margin of the hypandrium (where it is displaced from the middle in the opposite direction from the pre-existing muscle) to the 8th sternite. The unpaired abductor of the epithelium M36 comes from the medial part of the basal edge of the epandrium (slightly off-center) to the 8th sternite. The muscle is twisted, as it were, and this may indicate that it is the result of displacement and fusion of the paired muscle.

Subfamily Syrphinae

Tribe Paragini

Paragus tibialis (Fallen (Figs 7-11))

Aedeagal apodemes in the form of a plate enlarged in the basal part. Parameres well developed. The apex of the ejaculatory umbrella consists of a rod-shaped sclerite and a jointed "linzovid" plate.

Hypandrial complex: M1, M2, M43 & M23. Three pairs of muscles come up to the aedeagal apodeme, M1, M2 and M43. The retractors of the aedeagus M1 connect the basal part of the apodeme to the lateral regions of the hypandrium. The aedeagal protractors M2 connect the distal half of the aedeagal apodeme to the distal part of the hypandrium. The retractors of the parameres M43 are attached to the basal margin of the parameres and to the lateral regions of the hypandrium distal and close to the attachment sites of M1. The ejaculatory compressors M23 are retracted by the bundle from the basal end of the ejaculatory apodeme at its duct and join the linzovid plate of the ejaculatory apodeme.

Tergosternal muscles: M5. The hypandrial abductors M5 connect bind the lateral parts of the basal margin of the hypandrium with the lateral parts of the basal edge of the epandrium.

Epandrial complex: M3, M4, M7. The surstylar adductors M3 attach to the entire surface of the surstylar apodeme and to the basal parts of the epandrium. The surstylar adductors M4 are attached to the surstyles and to the distal-lateral part of the epandrium. The small cercal retractors M7 connect the medial part of the cerci to the medial part of the surstylar apodemes.

Pregenital muscles: M6. Paired hypandrial abductors M6 connect the middle of the basal margin of the hypandrium with the 8th sternite.

Tribe Syrphini

Syrphus ribesii (L) (Figs 12-17)

Surstylar apodeme very wide. Aedeagal apodeme in the form of a plate, wide in the basal part and narrow distally. Aedeagal apodeme well developed but parameres lacking muscles. Ejaculatory apodeme in the form of a small plate.

Hypandrial complex: M1, M2 and M23. Two muscles, M1 and M2, are associated with the aedeagal apodeme. The powerful aedeagal retractors M1 run from the wide basal part of the aedeagal apodeme to the medio-basal part of the hypandrium. The powerful aedeagal

protractor M2 is attached to the distal two-thirds of the aedeagal apodeme and to the latero-distal half of the hypandrium. The ejaculatory compressor M23 is very small.

Tergosternal muscle: M5. The hypandrial abductor M5 is not very powerful, running from the lateral part of the basal edge of the hypandrium to the lateral part of the basal edge of the epandrium.

Epandrial complex: M3, M4, M7 & M25. The surstylar adductors M3 run from the surstylar apodeme to the medial half of the epandrium. The powerful surstylar adductors M4 is attached to the lateral part of the basal margin of the surstyles and the lateral half of the epandrium. The weak cercal retractors M7 go from the medial part of the cerci to the medial part of the surstylar apodeme. The retractors of the anal integument M25 connect the medial part of the distal edge to the basal part of the epandrium, capturing the membrane connecting the epandrium with the cerci.

Pregenital muscles: M6. The unpaired hypandrial abductor M6 stretches from the middle of the basal margin of the hypandrium to the 8th sternite.

Metasyrphus corollae (Fabr) (Figs 18-22)

Surstylar apodemes narrow and small. Surstyles powerful. Aedeagal apodeme in the form of a plate, dilated distally and having basal wings. Ejaculatory apodeme small.

Hypandrial complex: M1, M2 and M23. Two pairs of muscles, M1 and M2, are connected with the aedeagal apodeme. Powerful retractors of the aedeagus M1 connect two-thirds of the basal part of the lateral surface of the aedeagal apodeme with the basal part of the hypandrium. The powerful protractor of the aedeagus M2 is attached to the distal part of the aedeagal apodeme and to the distal-lateral parts of the hypandrium. The functioning of the ejaculatory complex is provided by the compressors M23 surrounding the ejaculatory apodeme.

Tergosternal muscles: M5. The powerful abductors of the hypandrium M5 connect the basal margin of the hypandrium with the basal edge of the epandrium.

Epandrial complex: M3, M4 and M7. The adductors of the surstyles M3 and M4 are closely approximated, almost like one pair of muscles. The small M3 muscles run from the surstylar apodeme to the medial part of the epandrium. The powerful M4 muscles are attached to the surstyles and to the greater part of the epandrium. The cercal retractors M7 go from the medial part of the cerci to the distal part of the surstylar apodeme.

Pregenital muscles: M6 and M36. The unpaired abductor of the hypandrium M6 goes from the medial part of the basal margin of the hypandrium to the 8th sternite. The Unpaired abductor of the epandrium M36 connects the medial part of the basal edge of the epandrium and the 8th sternite.

Episyrphus balteatus (De Geer) (Figs 23-27)

Surstyler apodeme quite wide. Aedeagal apodeme in the form of a curved narrow layer with which the the well developed but muscle-less parameres are connected.

Hyandrial complex: M1, M2 and M23. The long retractors of the aedeagus M1 proceed from the extended basal part of the apodeme to the medio-basal part of the hypandrium. The more powerful aedeagal protractor M2 is attached to the distal two-thirds of the apodeme and to the latero-distal half of the hypandrium. The compressors of the ejaculator M23 are very small.

Tergosternal muscles: M5. The abductors of the hypandrium M5 are not very powerful, connecting the basal edges of the hypandrium with the lateral parts of the basal edge of the epandrium.

Epandrial complex: M3, M4, M7 and M25. The powerful adductors of the surstyles M3 run from the surstyler apodemes to the medial half of the epandrium. The equally powerful adductors M4 of the surstyles are attached to the lateral half of the basal margin of the surstyles and to the lateral half of the epandrium. Small cercal retractors M7 stretch from the medial part of the cerci to the medial part of the surstyler apodeme. The retractors of the anal integument M25 connect the medial part of the distal edge with the basal edge of the epandrium, grasping the membrane connecting the epandrium with the cerci.

Pregenital muscles: M6. The unpaired abductor of the hypandrium M6 extends from the middle of the basal margin of the hypandrium to the 8th sternite.

Sphaerophoria scripta (L) (Figs 28-33)

The aedeagal apodeme has small lateral outgrowths in the basal part, and in the distal half it is greatly expanded in the form of a rounded plate. The ejaculatory apodeme is small and T-shaped.

Hyandrial complex: M1, M2 and M23. There are two pairs of muscles associated with the aedeagal apodeme, M1 and M2. The aedeagal retractors M1 are attached to the small basal outgrowths of the apodeme, connecting its basal part to the hypandrium. The aedeagal protractor M2 runs from the longitudinal surface of the distal half of the aedeagal apodeme to the hypandrium. Sperm injection is provided by small compressors M23 surrounding the ejaculatory apodeme.

Tergosternal muscles: M5. The powerful hyandrial retractors M5 connect the basal edge of the hypandrium with the epandrium.

Epandrial complex: M3, M4 and M7. The adductors of the surstyles M3 are attached on the one hand to the surstyler apodeme and to the surstyles, and on the other hand to the medial part of the epandrium. The surstyler adductors M4 are attached to the surstyler apodeme and to the latero-basal part of the epandrium. The pair of protractors of the surstyler apodeme M7 connect the distal-medial part of the surstyler apodeme with the distal part of the epandrium.

Tribe Melanostomini

Melanostoma mellinum (L) (Figs 34-38)

The surstylar apodeme is wide, connected with the surstyles by a narrow bridge. The aedeagal apodeme is in the form of a plate, enlarged and bifurcate in its basal half and narrow in the distal part. The aedeagal apodeme is associated with well-developed parameres that are devoid of muscle. The ejaculatory apodeme is a small rod-like sclerite.

Hyandrial complex: M1, M2 and M23. The powerful aedeagal retractors M1 run from the extended basal part of its apodeme to the medio-basal part of the hypandrium. The powerful aedeagal protractors M2 are fixed in a narrow strip along the entire apodeme except the basal part and connected to the latero-distal half of the hypandrium. The compressors of the ejaculator M23 are very small.

Tergosternal muscles: M5. The hypandrial abductors M5 are not very powerful, running from the basal margin of the hypandrium to the lateral part of the basal edge of the epandrium.

Epandrial complex: M3¹, M3², M4 and M7. Small adductors of the surstyles M3¹ come from the disto-lateral part of the surstylar apodeme to the disto-medial edge of the epandrium. The powerful surstylar adductors M3² connect the distal part of the surstylar apodeme and the medio-basal part of the epandrium. The powerful surstylar adductors M4 run from the surstyles to the lateral part of the epandrium. Small paired protractors of the surstylar apodemes M7 are attached to the distal part of the apodeme and run to the epandrium near the site of its articulation with the surstyles and with the medial part of the cerci.

Pregenital muscles: M6. The unpaired hypandrial abductor M6 extends from the middle of the basal margin of the hypandrium to the 8th sternum.

Tribe Chrysotoxini

Chrysotoxum sp. (Figs 39-43)

The surstylar apodeme is not very broad. The aedeagal apodeme is in the form of an elongated plate. The parameres are well developed, and devoid of muscles. The ejaculatory apodeme is small and rod-shaped.

Hyandrial complex: M1, M2, M23. Two pairs of muscles are associated with the apodeme of the aedeagus two pairs of muscles - M1 and M2. The aedeagal retractors M1 connect the basal part of the apodeme to the basal part of the hypandrium. The aedeagal protractors M2 are attached to the greater part of the apodeme (except for the narrow basal part) and run to the lateral parts of the hypandrium. The ejaculatory compressors M23 surround the ejaculatory apodeme.

Tergosternal muscles: M5. The paired hypandrial abductors M5 connect the basal region of the hypandrium with the lateral parts of the basal edge of the epandrium.

Epandrial complex: M3, M4 and M7. The surstylar adductors M3 connect the surstylar apodeme with the basal part of the epandrium. The surstylar adductors M4 are attached to the basal margin of the surstyles and to the lateral parts of the epandrium. Short powerful retractors of the surstylar apodemes M7 connect the distal part of the apodeme with the basal

part of the epandrium near the attachment site of the cerci.

Pregenital muscles: M6. The unpaired hypandrial abductor M6 extends from the middle of the basal margin of the hypandrium to the 8th sternite.

Subfamily Eristalinae (Milesiinae)

Tribe Pipizini

Pipiza noctiluca (L) (Figs 44-49)

Surstylar apodeme quite wide. Aedeagal apodeme is rod-shaped, in the basal third in the form of a plate with small wings at the base. Ejaculatory apodeme in the form of a small rod-shaped sclerite.

Hypandrial complex: M1, M2 & M23. Two pairs of muscles, M1 and M2, are attached to the aedeagal apodeme. The aedeagal retractors M1 are attached to both surfaces of the basal plate of the aedeagal apodeme, running to the wings and the basal part of the hypandrium. The aedeagal protractors M2 are attached to the distal rod-shaped part of the aedeagal apodeme and to the distal part of the hypandrium. The ejaculatory compressors M23 surround the ejaculatory apodeme.

Tergosternal muscles: M5. The hypandrial abductors M5 connect the lateral parts of the basal margin of the hypandrium to the basal margin of the epandrium.

Epandrial complex: M3, M4 and M7. The powerful surstylar adductors M3 attach to the lateral margins of the basal half of the surstylar apodeme and to the basal part of the epandrium. Weaker surstylar adductors M4 run from the surstyle to the lateral parts of the epandrium. Long cercal retractors M7 bind the basal margin of the cerci to the distal margin of the surstylar apodeme.

Pregenital muscles: M6. The unpaired powerful hypandrial abductor M6 connects the basal margin of the hypandrium with the 8th sternite.

Neocnemodon vitripennis (Meigen) (Figs 50-53)

Surstylar apodeme long and narrow. Aedeagal apodeme in the form of a long and narrow plate. Ejaculatory apodeme is a small bacillar sclerite.

Hypandrial complex: M1, M2 and M23. The long aedeagal retractors M1 connect the basal part of the apodeme with the basal part of the hypandrium. The aedeagal protractors M2 are attached to the distal half of the aedeagal apodeme and to the distal half of the hypandrium. Very small compressors M23 surround the ejaculatory apodeme.

Tergosternal muscles: M5. The paired hypandrial abductors M5 bind the lateral parts of its basal margin to the lateral parts of the basal edge of the epandrium.

Epandrial complex: M3, M4 and M7. Pretty powerful surstylar adductors M3 connect the

distal half of the surstylar apodeme with the epandrium. The surstylar adductors M4 are attached to the surstyles and to the epandrium. The very weak cercal retractors M7 come from the cerci to the surstylar apodeme.

Pregenital muscles: M6. The unpaired hypandrial abductor M6 extends from the hypandrium to the 8th sternite.

Tribe Rhingiini (Cheilosini)

Cheilasia sp. (Figs 54-58)

The surstylar apodeme is broad. The aedeagal apodeme is in the form of a plate enlarged in the distal part, with which the well-developed parameres are connected. The ejaculatory apodeme is a very small rod-shaped sclerite.

Hypandrial complex: M1, M2, M43 and M23. The long aedeagal retractors M1 come from the narrow basal part of the apodeme (at the junction with the aedeagus) to the medio-basal part of the hypandrium. The more powerful aedeagal protractor M2 is attached to the distal two-thirds of the aedeagal apodeme and to the lateral walls of the hypandrium. The retractors of the parameres M43 are attached to the basal margin of the parameres and to the lateral regions of the hypandrium distal and close to the attachment sites of M1. The compressors of the ejaculator M23 are very small.

Tergosternal muscles: M5. The not very powerful hypandrial abductors M5 run from the basal edge of the hypandrium to the lateral part of the basal edge of the epandrium.

Epandrial complex: M3, M4, M7 and M25. The powerful surstylar adductors M3 are attached almost to the entire surface of the surstylar apodeme with the exception of its medial part, and run to the basal part of the epandrium. The surstylar adductors M4 are somewhat weaker than M3, and run from the lateral half of the basal margin of the surstyles to the lateral part of the epandrium. The powerful paired protractors of the surstylar apodeme M7 proceed from the disto-medial part of the surstylar apodeme to the medial edge of the epandrium and the membrane near the place of attachment of the cerci. Thin anal retractors M25 integrate the basal edge of the cerci and the membrane that connects the epandrium with the cerci, with the medial part of the basal edge of the epandrium.

Pregenital muscles: M6. The unpaired hypandrial abductor M6 extends from the middle of the basal margin of the hypandrium to the 8th sternite.

Tribe Volucellini

Volucella bombylans (L) (Figs 59-61)

The surstylar apodeme is narrow. The aedeagal apodeme is in the form of a long plate. The ejaculatory apodeme is not very large.

Hypandrial complex: M1, M2 and M23. The aedeagal retractors M1 are attached to the basal half of the aedeagal apodeme and to the basal part of the hypandrium. The aedeagal

protractors M2 go from the distal half of the aedeagal apodeme to the distal part of the hypandrium. The compressors M23 surround the apex of the ejaculator.

Tergosternal muscles: M5. The hypandrial abductors M5 connect the basal margin of the hypandrium with the basal margin of the epandrium.

Epandrial complex: M3, M4 and M7. The small surstylar adductors M3 run from the basal part of the surstylar apodeme to the medial part of the epandrium. The powerful surstylar adductors M4 bind the surstyles to the lateral part of the epandrium. The cercal retractors M7 originate from the sclerotized part of the membrane wall of the cerci near the site of their connection with the epandrium to the medio-distal part of the surstylar apodeme.

Pregenital muscles: M6. The hypandrial abductors M6 consist of three bundles running from the basal margin of the hypandrium to the 8th sternite.

Tribe Eristalini

Eristalis nemorum (L) (Figs 62-63)

The surstylar apodeme is wide. The aedeagal apodeme is in the form of a long narrow plate. The ejaculatory apodeme is small and rod-shaped.

Hypandrial complex: M1, M2 and M23. The aedeagal retractors M1 are attached to longitudinal grooves in the basal part of the aedeagal apodeme and to the wall of the basal part of the hypandrium. The aedeagal protractors M2 have one end attached to the grooves in the distal part of the aedeagal apodeme, and the other to the lateral parts of the hypandrium. The small compressors M23 surround the ejaculatory apodeme.

Tergosternal muscles: M5. The M5 muscles serve as hypandrial abductors and connect the basal part of the hypandrium to the basal edge of the epandrium. When these muscles contract, the hypandrium flexes, moving away from the surstyle.

Epandrial complex: M3, M4 and M7. The surstylar adductors M3 run from minor thickenings of the surstylar apodeme to the medial part of the epandrium. The surstylar adductors M4 are attached at one end to the surstyles and surstylar apodeme, and the other to the basal part of the epandrium. The cercal retractors M7 stretch from the cerci to the surstylar apodeme.

Pregenital muscles: M6. The unpaired hypandrial abductor M6 connects the medial part of the basal margin of the hypandrium with the medial part of the 8th sternite.

Helophilus sp. (Figs 64-67)

The surstylar apodeme is wide. The aedeagal apodeme is in the form of a long plate. The apex of the ejaculatory apodeme is large, in the form of a plate tapered at one end with the opposite expansive end finishing with a crest.

Hypandrial complex: M1, M2 and M23. The aedeagal retractors M1 attach to the basal part

of the apodeme and to the basal part of the hypandrium. The aedeagal protractors M2 run from the distal half of the aedeagal apodeme to the lateral walls of the hypandrium. Fan-shaped compressors of the ejaculator M23 are attached to the ejaculatory apodeme.

Tergosternal muscles M5: Hypandrial abductors M5 connect the lateral parts of the basal margin of the hypandrium with the lateral parts of the basal edge of the epandrium.

Epandrial complex M3, M4, M7 and M25. Surstylar adductors M3 connect the basal margin of the surstylar apodeme with the mediobasal part of the epandrium. The large powerful surstylar adductors M4 connect lateral parts of the surstyles and surstylar apodeme with the lateral parts of the basal margin of the epandrium. The cercal retractors M7 extend from the basal margin of the cerci to the surstylar apodeme. Small retractors of the anal integument M25 come from the membrane that connects the epandrium with the cerci, to the basal edge of the epandrium.

Pregenital muscles: M6. A powerful unpaired muscle M6 connects the medial part of the basal margin of the hypandrium with the 8th sternite. This muscle serves as a hypandrial abductor, bending it when contracting.

Tribe Sericomyiini

Sericomyia silentis (Harris) (Figs 68-72)

Surstyles asymmetrical. Surstylar apodeme rather narrow. Aedeagal apodeme in the form of a plate, basally wide and distally narrow and long. The ejaculatory apodeme is flat (in the form of a plate), long and narrow distally, expanding basally. Ejaculatory sclerites articulate with the basal part of the ejaculatory apodeme.

Hypandrial complex: M1, M2 and M23. The aedeagal retractors M1 bind both surfaces of the basal plate of the apodeme with the basal part of the ventral wall of the hypandrium. Aedeagal protractors M2 attach to the narrow distal part of the aedeagal apodeme and to the dorsal wall of the hypandrium distal to the attachment site of M1. The ejaculatory compressors M23 connect the ejaculatory sclerites to both surfaces of the ejaculatory apodeme.

Tergosternal muscles: M5. The hypandrial abductors M5 connect the basal region of the hypandrium to the middle of the basal edge of the epandrium.

Epandrial complex: M3, M4, M7 and M25. Despite the asymmetry of the surstyles, the muscles of the epandrial complex are symmetrical. The surstylar adductors M3 attach to the basal part of the surstylar apodeme and the mediobasal part of the epandrium. Their more powerful synergists M4 run from the lateral parts of the surstyles to the lateral parts of the epandrium in [an inwardly broadening sheaf?]. Long, well-developed cercal retractors M7 stretch from the basal margin of the cerci to the distal part of the surstylar apodeme. The retractors of the anal integument M25 go from the medial part of the distal edge of the epandrium, grasping the membrane connecting the epandrium with the cerci, to the medial part of the basal edge of the epandrium.

Pregenital muscles: M6. Paired hypandrial abductors M6 attach to the lateral part of the basal margin of the hypandrium and to the 8th sternite.

Tribe Brachyopini

Brachyopa bicolor (Fallen) (Figs 73-78)

The hypandrium is curved. The surstylar apodeme is long and narrow. The aedeagal apodeme is crescent-shaped. The ejaculatory apodeme is formed by two small sclerites.

Hypandrial complex: M1, M2 and M23. The aedeagal retractors M1 are bound by a broad sheaf to the basal two-thirds of the ventral surface of the aedeagal apodeme and to almost the entire surface of the ventral wall of the hypandrium except for its distal part. The aedeagal protractors M2 tend to adhere to the dorsal surface of the aedeagal apodeme and the medio-distal part of the dorsal hypandrial wall. The ejaculatory compressors M23 connect the sclerites to the ejaculatory apodeme.

Tergosternal muscles: M5. Paired hypandrial abductors M5 connect the lateral parts of the basal margin of the hypandrium with lateral parts of the basal edge of the epandrium.

Epandrial complex: M3, M4, M7 and M25. The sites of the muscle insertions of M3 and M4 are closely approximated. The surstylar adductors M3 go in a small bundle from the basal margin of the surstyles near the site of separation of the surstylar apodeme to the medial part of the epandrium. Significantly more powerful surstylar adductors M4 connect the basal margins of the surstyles and the basal part of the surstylar apodeme with the lateral parts of the epandrium. Long cercal retractors M7 are attached to the basal margin of the cerci and to the distal part of the surstylar apodeme. Small paired retractors of the anal integument M25 proceed from the medial part of the distal edge of the epandrium, grasping the membrane connecting the epandrium with the cerci, to the basal edge of the epandrium.

Pregenital muscles: M6. The powerful unpaired hypandrial abductor M6 connects the middle of the basal edge of the hypandrium with the 8th sternite.

Neoascia tenur (Harris)

The genitalia muscles are as in *Brachyopa bicolor*, but there was insufficient study material to establish reliably the presence of the muscle of the anal integument M25.

Tribe Eumerini

Merodon sp. (Figs 79-83)

The surstylar apodeme is wide. The aedeagal apodeme with central plate-like outgrowths located perpendicular to the main axis. Ejaculatory apodeme in the form of a plate, widening distally and tapering to the basal end.

Hyandrial complex: M1, M2¹, M2² and M23. Three pairs of muscles M1, M2¹, M2² are associated with the aedeagal apodeme. The aedeagal retractors M1 attach to the distal surface of the plate-like apodemal outgrowths, partially passing to the apodeme closer to the distal end, and to the basal part of the hypandrium. The aedeagal protractors M2¹ connect the distal half of the aedeagal apodeme (up to the outgrowths) to the lateral walls of the enlarged basal part of the hypandrium. Their synergists M2² are attached to the basal half of the aedeagal apodeme, running to the basal surface of its outgrowths and to the lateral walls of the narrow distal part of the hypandrium. The compressors of the ejaculator M23 are attached to both surfaces of the ejaculatory apodeme.

Tergosternal muscles: M5¹ and M5². The powerful hypandrial abductors M5¹ connect the lateral parts of the expanded base of the hypandrium with the medial part of the basal edge of the epandrium. The significantly weaker M5² are attached to the edges of the narrowed basal part of the ridge above the attachment site of M5¹ and to the lateral parts of the basal margin of the epandrium.

Epandrial complex: M3¹, M3², M4 and M7. The powerful surstylar adductors M3¹ are attached to the surstylar apodeme and to the medial part of the epandrium. The significantly less powerful, but longer surstylar adductors M3² are located obliquely along the axis of the M3¹ muscles and attach to the lateral parts of the basal margin of the surstylar apodeme and to the medio-basal part of the epandrium. In this case, the places of attachment of both pairs of muscles, both on the surstylar apodeme and on the epandrium, closely adjoin each other. The surstylar adductors M4 are located almost perpendicularly to the M3¹ and M3² muscles and run from the surstyles to the latero-basal part of the epandrium. The powerful paired protractors of the surstylar apodeme M7 runs from the distomedial part of the surstylar apodeme to the basal edge of the epandrium near the cercal attachment site.

Pregenital muscles were not found.

Tribe Milesiini

Syritta pipiens (L) (Figs 84-90)

The surstylar apodeme is rather narrow. The aedeagal apodeme is in the form of a long narrow plate, expanded in the distal part. The ejaculatory apodeme is in the form of a plate, narrow in the basal part and widening in the distal part. Ejaculatory sclerites of complex curved shape.

Hyandrial complex: M1, M2, M23¹ and M23². Two pairs of muscles - M1 and M2 - are attached to the aedeagal apodeme. The aedeagal retractors M1 are attached to the lateral surfaces of the basal half of the apodeme and to the basal surface of the hypandrium. The aedeagal protractors M2 attach to the lateral surfaces of the distal half of the aedeagal apodeme and to the lateral regions of the hypandrium. The ejaculatory compressors, which connect the ejaculatory sclerites with the ejaculatory apodeme, are split, and the paired muscles of M23² are located on each side of the unpaired M23¹.

Tergosternal muscles: M5. The not very powerful hypandrial abductors M5 connect the lateral parts of the basal edge of the hypandrium with the basal edge of the epandrium.

Epandrial complex: M3, M4 and M7. The surstylar adductors M3 are attached to the medio-basal margin of the surstyles, slightly entering them, and to the medial part of the epandrium. The surstylar adductors M4 are attached to the lateral edge of the surstyle and surstylar apodeme, and to the lateral parts of the epandrium. The powerful cercal retractors M7 run from the membranous basal margin of the dorsal wall of the cerci to the surstylar apodeme.

Pregenital muscles: M6. Paired hypandrial abductors M6 connect the middle of the external part of the basal margin of the hypandrium and the 8th sternite.

The muscles of the ejaculatory complex were also studied in *Syrphus vitripennis* (Mg), *Scaeva pyrastris* (L), *Platycheirus* sp., *Eristalis* sp. and *Xylota* sp. (Ovchinnikova 1996). The first four species have a small ejaculatory apodeme surrounded by a muscle, similar to that in *Episyrphus balteatus* and *Cheilisia* sp. In *Xylota* the ejaculatory apodeme is larger and more complex, with fan-shaped muscles similar to that of *Helophilus* sp.

Transformations in the muscle complexes of the genital apparatus

Hypandrial complex

The muscles of the aedeagal apodeme and the parameres, which ensure the function of the apodeme, are quite stable in the studied syrphids. In most cases, they are represented by two pairs of muscles connecting the aedeagal apodeme with the hypandrium. In the primitive representatives of the family (*Microdon*), the places of their attachment to both the aedeagus and the hypandrium are located close to each other, so that at first glance these two pairs of muscles are manifested as one. They function as synergists. In more advanced syrphids the muscles of the aedeagal apodeme are antagonists: M1 retractors and M2 protractors. The aedeagal retractors M1 are usually attached to the basal part of the aedeagal apodeme, sometimes to outgrowths or plates formed at the basal part of the aedeagal apodeme, and to the basal part of the hypandrium; while the aedeagal protractor M2 are attached to the distal part of the aedeagal apodeme and to the latero-distal portions of the hypandrium. The places of attachment of both pairs of muscles on the aedeagal apodeme can be both broad and narrow.

In the two studied species of the genera *Paragus* (Syrphinae) and *Cheilisia* (Eristalinae), in addition to the main two pairs of muscles, there was a third pair of paramere retractors M43, binding the parameres to the hypandrium. In all other studied syrphids, including the most primitive representatives, the muscles attached to the hypandrium with one end have the other end attached either to the epandrium (the tergosternal muscles M5) or to the aedeagal apodeme (M1 and M2). Muscles that connect the hypandrium to other hypandrial structures have not been found. Thus, it is possible to conclude that the paramere retractors M43 can only evolve by cleavage of the muscles of the aedeagal apodeme M1 or M2. The parameres are connected with the basal part of the aedeagal apodeme and the aedeagus [itself]. For most syrphids, the parameres do not have their own muscles, preventing them from performing the attachment function effectively. The aedeagal retractors M1 usually attach to the basal part of the aedeagal apodeme next to the paramere, on the one hand, and to

the basal part of the hypandrium, on the other. The places of attachment of both vertices and bases of the paramere retractors M43 and the aedeagal retractors M1 are located side by side. In this case, it is obvious that the paramere retractors M43 are the result of cleavage of the aedeagal retractors M1. Cleavage of the aedeagal muscles and their partial transition to the aedeagal outgrowths are found in the representatives of two subfamilies, which confirms the aedeagal rather than hypandrial origin of the parameres. It should be added that the parameres of *Paragus* have most often (Metcalf 1921; Shatalkin, 1975; Speight, 1987) been considered to be aedeagal appendages, while the appendages of *Cheilosia* and most other Syrphidae have been erroneously regarded as hypandrial lobes.

Three pairs of aedeagal muscles have also been found in *Merodon* (tribe Eumerini), but in this case, the aedeagal protractors M2 are split into two pairs of muscles, associated with a complicated shape of the aedeagal apodeme. As a result, both the muscles M2¹ and M2² are attached at one end to the aedeagal apodeme, and the other to the hypandrium, but to different parts of these structures. In this case, both muscles retain the function of extending the aedeagus. The cleavage of the aedeagal protractor should undoubtedly be considered a specialized condition.

The muscles of the ejaculator in Syrphidae work as a complex, injecting sperm by their contraction. The groundplan for the Syrphidae can be considered a large ejaculatory apodeme with powerful muscles, confirmed by the presence of a similar state in the Orthorrhapha, the more primitive dipteran group. In the most archaic representatives of Syrphidae (for example, *Microdon*) the ejaculatory apodeme is a large oval plate with which the synergist muscles M23¹, M23² and M23³ are connected. In the subfamilies Syrphinae and Eristalinae, most of the studied representatives were not found to have three pairs of ejaculatory muscles, but only one - M23. In both subfamilies there are representatives with both a large ejaculatory apodeme and well-developed M23 muscles, and also some with a very small apodeme and barely noticeable M23 muscles, as well as various transitional forms between these states. In only one studied species, *Syrpitta* (Eristalinae), are the muscles of the ejaculatory apodeme in the split state - M23¹ and M23². Thus, in the subfamilies Syrphinae and Eristalinae there is a general tendency to decrease the [size of] the ejaculatory apodeme and weaken its muscles.

Tergosternal muscles

Tergosternal muscles in syrphids are stable. In all studied members of the family, with the exception of *Merodon* (Eristalinae), they are represented by one pair, the hypandrial abductors M5, which connect the lateral part of the basal edge of the hypandrium to the lateral part of the basal edge of the epandrium. The sites of their attachment and functioning in different members of the family are similar. Only in *Merodon*, these muscles are split into two pairs (M5¹ and M5²), which attach to different parts of the basal margin of hypandrium and the basal edge of the epandrium. The M5¹ muscles are more powerful.

Epandrial complex

The muscles of the epandrial complex include the muscles of the surstyle (including the surstylar apodeme), the cerci and the anal integument. In the most archaic of the studied syrphids (*Microdon*), there is a pair of surstylar muscles M4, two pairs of muscles of the surstylar apodeme M3 and M7, and the muscles of the anal integument M25. The surstylar

adductors M4 connect the surstyles with the epandrium, and their synergists M3 and the protractors of the surstyler apodemes M7 connect the apodeme with the epandrium.

In most other representatives of the various subfamilies and tribes, the surstyler adductors M3, which are attached to the surstyler apodeme and to the epandrium, are also not split, but differ in their degree of development in the different species. Thus in *Syrphus*, *Episyrphus*, *Paragus* (Syrphinae), *Pipiza*, *Neocnemodon*, *Eristalis*, *Helophilus* and *Sericomyia* (Eristalinae), these muscles are well separated and powerful enough. In *Syritta* (Eristalinae), the M3 muscles are attached to the medio-basal margin of the surstyles, slightly entering the latter. In *Metasyrphus* (Syrphinae), *Volucella*, *Brachyopa* and *Neoascia* (Eristalinae), the M3 muscles are weak and very close to the M4 muscles, as a result of which they often look almost as one muscle. This rapprochement is due to the fact that the surstyler apodeme is strongly narrowed.

In *Melanostoma* (Syrphinae) and *Merodon* (Eristalinae), the surstyler adductors M3 are split into two pairs - M3¹ and M3², and M3¹ have the same attachment sites as in the above representative species. In *Melanostoma*, both pairs attach to the surstyler apodeme and to the epandrium, but are sufficiently separated from each other, and M3² are much more powerful than M3¹. In *Merodon*, less powerful but longer surstyler adductors M3² are located obliquely with respect to M3¹, but the attachment sites of these two muscle pairs are next to each other both on the surstyler apodeme and on the epandrium side by side.

The surstyler adductors M4 are found in all the studied representatives of Syrphidae. In most of them, these muscles enter the surstyle and do not penetrate the surface of the surstyler apodeme (*Microdon*, *Metasyrphus*, *Chrysotoxum*, *Melanostoma*, *Paragus*, *Pipiza*, *Neocnemodon*, *Volucella*, *Merodon*, *Sericomyia*). In *Episyrphus* and *Cheilosia*, they attach to the lateral part of the basal margin of the surstyle, while in *Syrphus*, *Eristalis*, *Helophilus*, *Brachyopa*, *Neoascia* and *Syritta*, they also attach to part of the surface of the surstyler apodeme. M4 is attached to practically the whole of the surstyler apodeme in *Sphaerophoria*.

Thus in most of the studied syrphids the surstyles are served by two pairs of muscle-synergists, the surstyler adductors M3 and M4, but in different subfamilies there are cases of both cleavage of M3 muscles and reversion.

The M7 muscles are found in all the studied representatives of Syrphidae, although significant differences were found in their attachment sites and functions. In *Microdon* (Microdontinae), as well as in *Sphaerophoria*, *Chrysotoxum* (Syrphinae) and *Cheilosia* (Eristalinae), they run from the surstyler apodeme to the epandrium and function as protractors of the surstyler apodeme. The places where they are attached are the mediobasal part of the surstyler apodeme and the epandrium next to the cercal bases, and sometimes the membrane that connects the cerci with the epandrium.

In the other syrphids (i.e. most of the species studied), the M7 muscles connect the surstyler apodeme not to the epandrium but to the cerci, and perform the function of cercal retractors. This was noted in *Syrphus*, *Metasyrphus*, *Episyrphus*, *Paragus* (Syrphinae), *Pipiza*, *Neocnemodon*, *Volucella*, *Eristalis*, *Helophilus*, *Brachyopa*, *Neoascia*, *Syritta* and *Sericomyia* (Eristalinae). The degree of development of the M7 muscles varies significantly. In *Syrphus*, *Metasyrphus*, *Episyrphus* and *Paragus* (Syrphinae) they are represented by weak bundles connecting the medial part of the cerci with a disto-medial or medial part of the surstyler apodeme. In *Pipiza*, *Neocnemodon*, *Volucella*, *Eristalis*, *Helophilus*, *Brachyopa*, *Neoascia*, *Syritta* and *Sericomyia* (Eristalinae) these muscles are reasonably and even powerfully developed, and go from the basal edge of the cerci to the medio-distal part of the surstyler apodeme.

It should be especially noted that in *Volucella*, the M7 muscles attach not so much to the cerci themselves, as to the sclerotized part of the membrane located near the cerci (that connects them to the epandrium), while in *Syritta* (they attach) to the membranous part of the

cerci. Apparently, we are dealing here with a displacement of the M7 attachment site from the epandrium to the membrane that connects the epandrium to the cerci, and further to the basal margin of the cerci. It is almost equally probable that the opposite is true, namely that there has been a displacement of the attachment site from the cerci to the membrane and then to the epandrium. In any case, the M7 muscles are homologous in all Syrphidae.

The muscles of the anal integument M25, usually associated with the epandrium, are found in *Microdon*, as well as in some Syrphinae and Eristalinae. In the Syrphinae they are found in *Syrphus* and *Episyrphus* (Syrphini), while in the Eristalinae, in *Cheilosia* (Rhingiini), *Helophilus* (Eristalini), *Brachyopa* (Brachyopini) and *Sericomyia* (Sericomyiini). In some species, there is a shift in the attachment sites of M25. Thus in *Helophilus* these muscles adhere to the membrane that connects the cerci with the epandrium, and in *Cheilosia* practically to the cerci themselves. However, in some species the M25 muscles have not been found. Apparently, we are dealing here with parallel reduction processes, indirectly confirmed by the fact that the M25 muscles are found in representatives of some other Cyclorrhaphan families, for example, the Scathophagidae, Muscidae and Calliphoridae.

M25 muscles were not found in studied representatives of Brachycera Orthorhapha, and therefore it is rather difficult to trace their origin in Cyclorrhapha at this stage of the study.

Pregenital muscles

In *Microdon* (Microdontinae) there are paired M6 muscles that connect the hypandrium to the 8th sternite, and also the unpaired muscle M36 that connects the epandrium to the 8th sternite. The M6 muscles are asymmetrical, associated with rotation of the genital segment, and the right and the left muscles performing different functions: one is the hypandrial adductor, the other is its abductor. Here, the unpaired muscle M36 is attached not to the middle of the basal edge of the epandrium, but is shifted to the side, also associated with the rotation of the genital segment. The unpaired M36 muscle, attached to the middle of the basal edge of the epandrium, is found in *Metasyrphus*. In addition, *Metasyrphus* has an unpaired M6 muscle. Most of the remaining syrphids only have the M6 muscle; paired and symmetrical only in *Paragus* (Syrphinae) and in *Syritta* and *Sericomyia* (Eristalinae). The remaining syrphids have an unpaired M6 muscle. In *Sphaerophoria* (Syrphinae) and *Merodon* (Eristalinae), pregenital muscles are generally absent, evidently the result of loss.

The similarities and differences between subfamilies and tribes in the Syrphidae

This review is based mainly on the latest classification of the Syrphidae (Thompson, Rothery, 1998), with the inclusion of a number of more separated tribes (Peck, 1988), the isolation of which is confirmed by signs of the muscle structure of the male genitalia (see tables). When analyzing the signs of the structure of the musculature of male genitalia, attention is drawn, first of all, to the following differences between *Microdon* and most other Syrphidae. *Microdon* has a very large ejaculatory apodeme with three powerful pairs of muscles, M23¹, M23² and M23³, and the pregenital muscles are well developed and are little affected by reductions associated with rotation of the genital segment. In particular, the M36 muscle is preserved here, connecting the epandrium with the 8th sternite, which is absent in the rest of the studied Syrphidae with the exception of *Metasyrphus*. The M6 muscles that connect the hypandrium to the 8th sternite are paired and asymmetric, in contrast to the unpaired M6 muscles of the rest of the Syrphidae, with the exception of *Paragus*, *Syritta* and *Sericomyia*.

The most significant differences were found in the musculature of the aedeagal complex. The aedeagus in *Microdon* moves with the help of two synergistic pairs of muscles M1 and M2, which connect it with the hypandrium. The places for attaching them to both the aedeagus and the hypandrium are located side by side. In all other syrphids, two pairs of antagonistic muscles, M1 and M2, attach to different parts of both a fairly long aedeagal apodeme and hypandrium. It should be noted that the structure of the musculature of the *Microdon* aedeagal complex differs from the basic outline of the structure of not only Syrphidae and other studied Cyclorrhapha, but also from the basic layout of the more archaic Brachycera Orthorrhapha. The latter also have two pairs of muscle-antagonists attached to different parts of the aedeagal apodeme and hypandrium or gonocoxites. This may well mean that the presence of muscle synergists in *Microdon* is not the original and most primitive for Syrphidae, but is a specialized condition. This assumption is fully consistent with the opinion of Shatalkin (1975), according to which the emergence and isolation of the Microdontinae occurred at the earliest stages of the genesis of syrphids, and they may represent relicts of an extensive group which gave all the variety of modern syrphids. On the other hand, Zatwarnicki (1996), as a schematic of the main plan for the structure of the sclerites of the genitalia of Cyclorrhapha, gives an image corresponding to the appearance of the *Syrphus ribesii*, and believes that this type of structure is the most primitive not only for Syrphidae, but for all Cyclorrhapha. From this it follows that the type of genitalia of *Microdon*, which was not considered by Zatwarnicki, can be considered specialized. However, in any case, the signs of the structure of the muscles of the male genitalia confirm the isolation of the Microdontinae in the classification, and do not contradict the proposal to separate them as a separate family (Thompson 1969, 1972, Speight, 1987).

If the Microdontinae is sufficiently easily distinguished on the basis of the musculature of the genitalia, then the other two subfamilies, Syrphinae and Eristalinae, are very difficult to define for this set of traits. At least, their typical-enough representatives differ only in the development of the muscles of the ejaculator. But if the Syrphinae turned out to be more or less monomorphic according to this complex of features, the studied Eristalinae showed a significant variety. The Syrphinae is generally characterized by the presence of a small ejaculatory apodeme surrounded by the M23 muscles (*Syrphus*, *Metasyrphus*, *Episyrphus*, *Scaeva*, *Platycheirus*, *Chrysotoxum*). The genus *Sphaeraphoria*, whose ejaculatory apodeme is slightly larger and has a T-shape, is separate from the rest of the Syrphinae and others studied. In *Paragus*, which is quite specialized as to the musculature of the genitalia (in the presence of the paramere muscle M43 and the pairing of the pregenital muscles M6) and in features of the structure of the genital sclerites (Shatalkin, 1975), the ejaculatory apodeme is also larger, but quite different, with a complex umbrella shape. All this confirms the expediency of isolating the tribe Paragini. Apparently, a partial reduction of the ejaculatory apodeme occurred at the early stages of the formation of the subfamily, and large ejaculatory apodeme with well developed muscles appeared secondarily in the two cases considered.

In most of the species of Eristalinae studied, a fairly large ejaculatory apodeme with a well developed musculature was found. But in some tribes, and sometimes in some of the representatives of the same tribe, there is a tendency to reduce the apodeme and weaken the musculature up to the state characteristic of most Syrphinae. Thus, in *Helophilus* and *Syrpitta*, the apex of the ejaculator has powerful muscles, and in the second genus they are also split. In *Xylota* the plate ejaculatory apodeme and the muscles are well developed, in *Merodon*, *Sericomyia* and *Volucella* the plate is much narrower and the muscles are not divided, *Brachyopa* has a small plate, but divided into individual sclerites, and the muscles are also not split, while in *Eristalis*, *Cheilosia*, *Neocnemodon* and *Pipiza* the ejaculatory apodeme is represented by a very small sclerite, surrounded by weak muscles.

It should be emphasized that the presence of a reduced ejaculatory complex in *Brachyopa* is an obvious specialization. This does not allow us to consider *Brachyopa* as a group that retains the largest number of primitive characters among Eristalinae, as some authors do (Shatalkin, 1975).

Thus, we can state the existence of parallel processes of weakening the ejaculatory complex in different subfamilies. Only in Syrphinae had such attenuation already occurred at the early stages of the formation of the group, whereas in Eristalinae this process occurs within [ie during the evolution of] the subfamily.

Similar parallel processes in Syrphinae and Eristalinae also affect the muscles that adhere to the cerci, the surstylar apodeme and the surstyle. In some species of both subfamilies, as well as in the subfamily Microdontinae, the M7 muscles connect the surstylar apodeme with the epandrium and function as protractors of the surstylar apodemes, whereas in other species of Syrphinae and Eristalinae they connect the surstylar apodeme with the cerci and function as cercal retractors. The possible process of displacement of the site of the M7 muscle attachment was discussed in detail earlier. In addition, in representatives of Syrphinae and Eristalinae that have M7 cercal retractors, these muscles differ in their degree of development and attachment sites. Thus in Syrphinae the M7 cercal retractors are weak and connect the medial part of the cerci with the surstylar apodeme. In the Eristalinae, the cercal retractors are well developed and connect the basal margin of the cerci to the surstylar apodeme. Thus, the process of displacement of the attachment sites of these muscles goes further in the Syrphinae.

In the subfamilies Syrphinae (*Metasyrphus*) and Eristalinae (*Volucella*, *Brachyopa*, *Neoascia*), representatives have been found which have a parallel weakening of the surstyles, both due to the partial reduction of the apodeme, and by a weakening of the muscles and convergence of the attachment sites of the muscles M3 and M4 to function as one whole.

In the Microdontinae and some of the studied species of Syrphinae and Eristalinae, the surstyles performing the main clasping function during copulation are serviced by three pairs of muscles: M3 and M7 connect the surstylar apodeme to the epandrium, and M4 run from the surstyle to the epandrium. However, in the majority of Syrphinae and Eristalinae, only two pairs of muscles are found, coming from the surstyles and the surstylar apodeme to the epandrium, namely M3 and M4. The M7 muscles of the surstylar apodeme in these types, as shown above, go to service the cerci. At the same time in both subfamilies representatives were found where there is an increase in the strengths due to the more powerful development and cleavage of these muscles. Thus, in *Melanostoma* (Syrphinae) and *Merodon* (Eristalinae), the M3 muscles are split into two pairs, M3¹ and M3². The splitting of the surstylar apodeme muscle and the absence of the anal integument muscle M25 in these genera indicate the specialized structure of the musculature of the male genitalia. In *Melanostoma*, the M7 muscles function as protractors of the surstylar apodeme, attaching to the epandrium, and not to the cerci, which also distinguishes them from typical representatives of the Syrphini. Thus, signs of the structure of the musculature of the male genitalia confirm the expediency of isolating the tribe Melanostomini (Peck, 1988). In *Merodon*, the muscles of the aedeagal apodeme and the tergosternal muscles are also split, and the pregenital muscles are absent, which confirms the validity of the recognition by the majority of the authors of the tribe Eumerini.

On the issue of the allocation of tribes within subfamilies, in the Syrphinae we need to add the following comments. In addition to the typical representatives of *Syrphus*, *Metasyrphus* and *Episyrphus*, in which the M7 muscles attach to the cerci and function as cercal protractors, the Syrphini also includes *Sphaerophoria*, *Chrysotoxum* and *Melanostoma* [sic], in which the M7 muscles attach to the epandrium and function as protractors of the surstylar apodeme, and resemble the M25 anal integument muscles. Such a broad

understanding of the scope of the tribe Syrphini is characteristic of the newest fundamental research, where only four tribes are recognised in the Syrphinae (Thompson & Rotheray, 1998). Features of the genital musculature speak rather in favour of the point of view of Peck (1988), which distinguishes the Melanostomini and Chrysotoxini from the Syrphini. Shatalkin (1975) did not determine the exact position of *Sphaerophoria* in the classification according to the structure of the genitalia; perhaps, this does not belong to Syrphini either. The study of the structural features of the genitalic muscles did not bring definitive clarity to this question.

In the hypandrial complex, Syrphinae and Eristalinae also have similar parallel processes of transformation. Thus in both subfamilies there is a significant number of species with parameres and those that do not. At the same time, most cases with parameres are deprived of muscles. However, in *Paragus* (Syrphinae) and *Cheilosia* (Eristalinae), the parameres have their own muscles that bind them to the hypandrium, which makes it possible for the hypandrial complex to play a much larger role in copulation. Shatalkin (1975) considered the type of the genital apparatus of these two genera as an evolutionarily advanced one. The features of the genital musculature confirm both this situation and the need to separate the tribes Paragini and Rhingiini (Cheilosiini).

Reduction of the muscles of the anal integument M25 also occurs independently in different subfamilies. These muscles are present in the groundplan of the genital structure of male syrphids and persist both in the representatives of the Microdontinae and in a significant part of the Eristalinae and Syrphinae; their loss was noted in *Metasyrphus*, *Melanostoma*, *Paragus* (Syrphinae), and in *Pipiza*, *Volucella*, *Eristalis*, *Merodon* and *Syritta* (Eristalinae).

Within the Syrphinae and Eristalinae, parallel transformations of the pregenital muscles are observed. The archaic *Microdon* is characterized by an asymmetric pair of M6 muscles that connect the hypandrium to the 8th sternite, and one unpaired muscle M36, most likely the result of a merger of the former pair that connect the epandrium with the 8th sternite. In the majority of Syrphinae and Eristalinae, the non-genital muscles are represented only by an unpaired M6 muscle connecting the hypandrium with the 8th sternite, and M36 is reduced in connection with the rotation of the genital segment. A paired M6 muscle is found in *Paragus* (Syrphinae) and *Syritta* and *Sericomyia* (Eristalinae). The complete loss of the pregenital muscle is observed in *Sphaerophoria* (Syrphinae) and in *Merodon* (Eristalinae).

Separate mention deserves to be made of the features of the male genitalic musculature of the genera *Pipiza* and *Neocnemodon*. On the basis of larval features and those of egg structure, both genera are sometimes isolated from Eristalinae into a separate subfamily, Pipizinae (Kuznetsov 1987, 1998, Kuznetsov, 1993, 1994). However, the set of muscles of the male genitalia of *Pipiza* and *Neocnemodon* does not differ from that of *Eristalis*, so that the features of the genitalic musculature do not give an additional basis for isolating the Pipizini tribe into a separate subfamily. On the other hand, the names of the subfamilies Syrphinae and Eristalinae recognized by all authors are also not clearly delimited by these features. The noted reduction of the muscle of the ejaculatory complex and that of the anal integument in the genera *Pipiza* and *Neocnemodon* does not allow us to consider the Pipizini as the most primitive tribe in the subfamily Eristalinae; rather, on the contrary, the features of the genitalic musculature point to its advanced nature.

A different complex of morphological features of male syrphids has also been studied before, namely, features of the internal reproductive system (Keuchenius, 1913; Ovchinnikova, 1996). This has been done for a total of 13 species, seven species (two tribes) of Syrphinae and six species (four tribes) of Eristalinae. Attention is drawn to the great diversity in the structure of the reproductive system of syrphids, concerning the size and shape of the testes, the length and also the paired or unpaired nature of the seminal ducts, the

presence and length of the accessory glands, the presence and shape of the seminal bladder, and the length of the ejaculatory canal.

According to the features of the male reproductive tract, as in the case of the genitalia, the subfamily Syrphinae turns out to be better delineated, and the Eristalinae to represent a much less homogeneous group. Thus, the possibility of dividing the Eristalinae into several subfamilies, proposed by some authors, is confirmed.

A similar conclusion can be drawn also on the basis of the structure of the female genitalia. To clarify the family classification, Borisova (1984) studied the morphology of the syrphid ovipositor, which, like the number of ovarioles, proved to be very diverse in Eristalinae and significantly less variable in Syrphinae.

Thus, the analysis of the structural features of the male genital sclerites and musculature and their reproductive system, as well as the female ovipositor, leads to similar conclusions. First, the Syrphinae by all these attributes is a group more defined than the Eristalinae. It is quite possible that classifications with more than three subfamilies of syrphids are more natural, and that the Eristalinae should be split up. The subfamily Eristalinae is often recognized as a polyphyletic group, but there is no consensus on the way it should be divided. It must be recognized that the study of the genitalic musculature and the male reproductive system does not give an answer to this question, since none of the groups of genera thus obtained can be characterized by apomorphic traits. Very similar transformations occur in parallel in different subfamilies and tribes of syrphids, which prevents ordering the classificatory system of the family.

Unfortunately, the high degree of radiation of features and the presence of multiple parallels not only affects the features of the genitalia studied, but also all other morphological characteristics of syrphids traditionally used in systematics. A consequence of this is the fact that there are so many different classifications of the family.

Comparison of the basic structure of the musculature of the male genitalia of Orthorrhapha and Cyclorrhapha

The muscles of the male genitalia from different families of Brachycera Orthorrhapha and some Cyclorrhapha, in particular Dryomyzidae, Chloropidae, Muscidae and Scathophagidae, have been described by the author earlier (Ovtshinnikova, 1989, 1993, 1997; 1994a, b, 1996; Ovtshinnikova & Yeates, 1998). Other authors have also studied individual representatives of Cyclorrhapha: *Lonchoptera*, Lonchopteridae (Rennig, 1976b), *Sphaerophoria*, Syrphidae (Zaka-ur-Rab, 1979c), *Ceratitis*, Tephritidae (Valdez-Carrasco & Prado-Beltran, 1990), *Calliphora*, Calliphoridae (Salzer, 1968), *Glossina*, Muscidae (Schlein & Theodor 1971), *Delia* and *Fucellia*, Anthomyiidae (Hennig, 1976a), *Hippobosca* and *Pseudolynchia*, Hippoboscidae (Schlein & Theodor, 1971; Zaka-ur-Rab, 1979b), *Basilina* (*Paracyclopodia*) and *Penicillidia*, Nycteribiidae (Schlein & Theodor, 1971; Zaka-ur-Rab, 1979a), *Nycterophilia* and *Brachytarsina*, Streblidae (Schlein & Theodor, 1971).

The groundplan for the structure of the male genitalia of Brachycera Orthorrhapha is characterized by the presence of the following sclerites. A dorsally located epandrium (9th tergite), which carries the proctiger and cerci. The proctiger is represented by ventral (10th sternite) and dorsal (10th tergite) plates. The ventrally located hypandrium is fused with the gonocoxites, and is movably articulated to the gonocoxite gonostyles. The lateral margins of the gonocoxites are elaborated and form dorsal processes. The aedeagal complex includes the dorsal and ventral plates of the aedeagal sheath, (and) the actual aedeagus is associated with

the ejaculatory apodeme (and) ejaculatory sclerites. The clasping function for copulation is performed by the gonostyles belonging to the hypandrial complex, whereas the epandrial complex does not participate in holding the female during copulation.

The genital muscles of the groundplan of the Brachycera Orthorrhapha can be subdivided into several groups:

1. Muscles of the **hypandrial complex** consist of:
 - a) those of the ejaculatory complex, connecting the ejaculatory apodeme with the ejaculatory sclerites (M32), with a ventral plate of the aedeagal sheath (M31), with dorsal processes of the gonocoxites (M30);
 - b) those of the aedeagal sheath, connecting its ventral plate with the dorsal processes of the gonocoxites (M1) and gonocoxites (M2);
 - c) those of the gonocoxites, connecting them with the hypandrium (M33);
 - d) those of the gonostyles, connecting them with the gonocoxites (M27, M28);
2. Muscles of the **epandrial complex** consist of:
 - a) those of the proctiger, connecting its ventral plate with the epandrium (M21);
 - b) those of the cerci, connecting them with the ventral plate of the proctiger (M29);
3. **Tergosternal muscles** connecting the gonocoxites with the epandrium (M5¹, M5²);
4. **Pregenital muscles**:
 - a) those of the hypandrium, connecting it with the 8th sternite (M18) and the 8th tergite (M20);
 - b) those of the epandrium, connecting it with the 8th tergite (M19).

In different families and superfamilies of Brachycera Orthorrhapha, various transformations occur of the groundplan of the skeletal structure (Nagatomi, 1996) and the male genitalic musculature (Ovchinnikova, 1989; Ovtshinnikova, 1994a, 1996, 1998), with processes of both muscle reduction and cleavage as well as the displacement of attachment sites.

In most of the Brachycera Orthorrhapha, the ejaculatory complex is well developed. It articulates with the aedeagus, and includes the ejaculatory apodeme, ejaculatory sclerites, and sometimes even additional components. The ejaculatory complex functions with several pairs (three to six) of developed muscles that connect the ejaculatory apodeme with the aedeagal sheath, hypandrium and gonocoxites.

A Cyclorrhaphan autapomorphy is the presence of a free ejaculatory apodeme, not articulated with the aedeagus. The M23 muscles of the ejaculatory complex in Syrphidae and other Cyclorrhapha are homologous with the Orthorrhaphan M32 muscles of the ejaculatory complex. The muscles that connect the ejaculatory apodeme with the hypandrium or aedeagus are absent in Cyclorrhapha, which is also an autapomorphy of the group.

Thus, the above parallel reduction of the ejaculatory complex in various subfamilies of Syrphidae, as well as in other more advanced families, is a further manifestation of a tendency that already occurs in the early stages of the development of the Cyclorrhapha. But such a process is also possible in Orthorrhapha, especially in Stratiomyidae and Xylomyidae. In these families, as in Cyclorrhapha, there is only one ejaculatory muscle surrounding the ejaculatory apodeme, and sometimes it is reduced or absent. The tendency to reduction of some muscles of the ejaculatory complex is also evident in some representatives of other Orthorrhaphan families, for example, among Vermilionidae, Therevidae, Mydidae and Asilidae.

The aedeagal apodeme of the Cyclorrhapha is homologous to the ventral plate of the

aedeagal sheath of Orthorrhapha (Ovchinnikova 1993), although there are other points of view (Zatwarnicki, 1996). In some Orthorrhapha (Pantophthalmidae and Stratiomyidae), the ventral plate of the aedeagus, as in Cyclorrhapha, extends into the apodeme, and the dorsal plate undergoes reduction. Accordingly, in most Cyclorrhapha, the aedeagal apodeme muscles M1 and M2 are the aedeagal retractors and protractors connecting the aedeagal apodeme with the hypandrium, and are homologous to the Orthorrhaphan retractors and protractors of the aedeagal sheath. In Cyclorrhapha, these muscles tend to be developed much more strongly than is characteristic of the groundplan of the Orthorrhapha, and in addition, in some Syrphidae, but especially in Calliphoridae and Scathophagidae, they are also split. The process of cleavage in the aedeagal apodeme muscle is also noted in some Orthorrhapha, such as Vermilionidae, Pantophthalmidae and Stratiomyidae.

The hypandrial muscles M33, characteristic of Orthorrhapha, were not found in the studied Syrphidae. As for other Cyclorrhapha, for example, the M42 muscles in Scathophagidae (Ovchinnikova, 1993; Ovtshnikova, 1994b), which connect the pregonites to the hypandrium, can be homologized with the Orthorrhaphan M33 with a certain degree of probability. In this case, we note the reduction of the hypandrial M33, also in many Orthorrhapha, for example, in Athericidae, Stratiomyidae, Nemestrinidae, Bombyliidae, Acroceridae, Rhagionidae and Therevidae.

We should emphasize the male genital structures that perform the function of clasping the female for copulation. As is well known, in Orthorrhapha, this function is discharged by the gonostyles equipped with two pairs of powerful leading and withdrawing muscle antagonists M27 and M28, and the epandrial complex practically does not participate at all. Among the Cyclorrhapha, including the Syrphidae, the clasping function is usually performed by the surstyles, ie exactly the sclerites of the epandrial complex whose presence is considered a synapomorphy of the Cyclorrhapha. The cyclorrhaphan hypandrial complex can carry various appendages; many authors have tried to homologize some of these appendages (for example, the postgonites) with the gonostyles of Orthorrhapha (Hennig, 1976b; Michelsen, 1988; Cumming et al., 1995). As mentioned above, the gonostyles of Orthorrhapha consistently have two pairs of antagonist muscles (M27 and M28) connecting them to the gonocoxites. In some Cyclorrhapha (eg in the rather archaic Lonchopteridae and the overwhelming majority of the studied Syrphidae) which have appendages of the hypandrial complex, these appendages, like the postgonites of Scathophagidae (Ovtshinnikova, 1994b), are devoid of their own musculature. In cases where muscles are present in hypandrial appendages, the places of their attachment do not give grounds for proposing homologies between them and the muscles of the Orthorrhapha. As was shown above, the paramere muscles of *Paragus* and *Cheilosia* (Syrphidae) are obviously the result of cleavage of the muscles of the aedeagal apodeme.

The scathophagid pregonites have two pairs of muscles: M42, which connect them with the hypandrium; and M2² that links them to the aedeagal apodeme. Representatives of Orthorrhapha never have muscles going from the aedeagal apodeme to the gonostyles, so the presence of M2² in Scatophagidae precludes the possibility of a homology between pregonites and gonostyles. The same applies to the hypandrial appendages of the Calliphoridae. The hypandrial appendages with two pairs of muscle antagonists that connect them with the hypandrium, and which would be possible to recognize as homologous to the muscles of the gonostyles of Orthorrhapha, have not yet been found within the Cyclorrhapha. Accordingly, the homology between any hypandrial appendages of Cyclorrhapha and the gonostyles of Orthorrhapha is hardly correct. It is difficult to imagine a situation where well-developed gonostyles such as those of the Lonchopteridae would survive, but both pairs of muscles serving them were completely re-formed. Among Orthorrhapha, in particular, among the studied representatives of Solvidae, Acroceridae and Scenopinidae, there are cases of

reduction of the gonostylar muscles, but only together with the gonostyles themselves. The reduction of the gonostylar muscles with the preservation of well-developed and unreduced gonostyles has not yet been observed. It should also be noted that the attachment sites of the gonostylar muscles in Orthorrhapha are very stable.

Thus, the features of the musculature of the male genitalia indicate the absence of real gonostyles in the studied representatives of the Cyclophrecha. The various appendages of the hypandrium that they have different origins: the parameres of Syrphidae are aedeagal, and the pregonites of Scathophagidae are hypandrial. Apparently, in the process of evolution gonostyles were lost in Cyclorrhapha, and then in disparate groups there was a parallel search for compensatory structures to supplement the functions of the surstyles. The presence of such additional processes can also be observed in some Orthorrhapha. For example, there are the lateral processes of the gonocoxites of representatives of Asiloidea (Asilidae, Therevidae, Apioceridae, Mydidae and Scenopinidae), which are connected by one pair of muscles to the hypandrium.

In the Syrphidae, muscles of the surstyles M4 and of the surstylar apodemes M3, as in other Cyclorrhapha, can be homologized with the muscles of the ventral plate of the proctiger (10th sternite) M21 in Orthorrhapha; in both groups they run to the epandrium. The surstyles themselves, respectively[?], should be homologized with the ventral plate of the proctiger (Ovchinnikova, 1993; Ovtshinnikova, 1994b). The Cyclorrhaphan M3 and M4 muscles are more powerful than the M21 Orthorrhaphan muscles and, apparently, are the result of the splitting of the latter. The surstyles of Cyclorrhapha also represent much more powerful formations than the Orthorrhapha proctiger. Together these allow the surstyles, that is, the epandrial complex, to perform the clasp function during copulation to a much greater extent than the hypandrial complex. On the contrary, in Orthorrhapha, the spectacular mechanism is represented mainly by the gonostyles, that is, sclerites of hypandrial origin, although examples of strong development and even cleavage of the M21 muscles have been noted in them. Thus in *Trypanoides testaceipes* Mcq. (Asilidae) these muscles are split into three pairs. At the same time, not all of the Cyclorrhapha studied have two pairs of surstylar muscles. For example, only one pair of surstylar muscles (M4) was found in *Lonchoptera* (Lonchopteridae) (M31 + 42 + 43 according to Hennig, 1976b), *Musca* (Muscidae) and *Scathophaga* (Scathophagidae). The pair in *Scathophaga* is highly developed, and in *Musca* it is much weaker. Three pairs of surstylar muscles occur not only in some Syrphidae, but also in *Neuroctena anilis* Fallen (Dryomyzidae), and in this case the sclerites are also split.

In the Orthorrhapha, the cercal muscles are very stable and are represented by one pair M29, with the exception of Pantophthalmidae and Bombyliidae, in which this pair of muscles is split into two. At the same time they always connect the cerci with the proctiger and although differing in their degree of development, are similar in attachment sites. In the Cyclorrhapha, on the contrary, instability of the cercal muscle attachment sites is characteristic first of all. Along with the typical cercal muscles which connect them with the surstylar apodeme, designated M7 (MC for Lonchopteridae, according to Hennig, 1976b), the perfectly obviously corresponding Orthorrhaphan M29, [other] muscles are found which are extremely difficult to homologize. In the Syrphidae, the M7 muscles are attached to the cerci by some representatives, to the membrane connecting the cerci with the epandrium in others, and to the epandrium in a third group. In some other families, the muscles connecting the cerci with the surstylar apodeme are not found, but there are muscles going from the cerci to the epandrium: M26 (according to Ovchinnikova, 1989, 1993) in Muscidae, M44 (according to Salzer, 1968; Hennig, 1976a) in the Anthomyiidae and Calliphoridae. Some of the studied Cyclorrhapha have muscles connecting between the cerci themselves: M24 (according to

Ovchinnikova, 1989, 1993) in Muscidae and Scathophagidae, and M45 (according to Salzer, 1968; Hennig, 1976a) in Anthomyiidae and Calliphoridae.

The origin of the anal integument muscles is difficult to establish. They are found in many Cyclorrhapha: Syrphidae, Muscidae, and Scathophagidae (M25, according to Ovchinnikova, 1989, 1993), Tephritidae (183, from Valdez-Carrasco & Prado-Belan, 1990), Anthomyiidae and Calliphoridae (M30, according to Salzer, 1968; Hennig, 1976a) and Nycteribiidae (8, from Zaka-ur-Rab, 1979a). The attachment sites, degree of development and function of these muscles are similar in all species of both Syrphidae and other Cyclorrhapha. The Orthorrhapha studied, as well as the most primitive of the studied Cyclorrhapha (for example, Lonchopteridae) and some Syrphidae, Dryomyzidae and Chloropidae do not have such muscles.

The M5 tergoanal muscles of the Cyclorrhapha and Orthorrhapha, that link the hypandrium or gonocoxites with the epandrium, are undoubtedly homologous. Unlike the Orthorrhaphan groundplan for the structure of the male genital musculature with two pairs of tergoanals, M5¹ and M5², many of the studied Cyclorrhapha, including the Syrphidae (with the exception of *Merodon*), have only one pair. The reduction in the number of tergoanal muscles is understandable, since in the majority of Cyclorrhapha the hypandrial complex is much more compact than in Orthorrhapha, which often have separate hypandrium and gonocoxites, as well as dorsal processes of the gonocoxites. The second pair of Orthorrhaphan tergoanal muscles does not go to the actual hypandrium or gonocoxites, but to the dorsal processes of the gonocoxites. Two pairs of M5 muscles are found in Scathophagidae, Dryomyzidae and Chloropidae. On the other hand, reduction of the tergoanal muscles to a single pair is noted in disparate families of Orthorrhapha, such as Tabanidae, Athericidae, Stratiomyidae, Pantophthalmidae and Mydidae.

Pregenital muscles are very unstable in both Orthorrhapha and Cyclorrhapha. In the groundplan of the Orthorrhapha there are M18 muscles connecting the hypandrium or gonocoxites with the 8th sternite; M19 muscles connecting the epandrium with the 8th tergite; and M20 muscles linking the hypandrium with the 8th tergite. In various families there is a splitting of these muscles, the disappearance of the M20 muscles, and also the appearance in the Bombyliidae and Acroceridae of an M36 muscle connecting the epandrium with the 8th sternite.

Pregenital muscles in Cyclorrhapha are often asymmetric as a result of rotation of the genital segment. The M6 muscles linking the hypandrium with the 8th sternite in Cyclorrhapha, in particular in the Syrphidae, are homologous to the M18 Orthorrhaphan muscles. The M36 Orthorrhaphan and Cyclorrhaphan muscles are also homologous. Muscles M19 and M20 are absent in Syrphidae, which is due to the reduction of the 8th tergite, but in some species of other families of Cyclorrhapha they are absent.

Thus, for all the transformations in the structure of the musculature of the genitalia in the family Syrphidae, analogues can be found in other Brachyceran groups, including the among the Cyclorrhapha.

Conclusion

On the basis of comparative studies of the male genital musculature in 19 species of Syrphidae, the homologies and male genital sclerites are established and it permits the improvement of the classification of the Syrphidae. Homologies are made according to the

regions of origin and insertion of muscles and their functions. The aedeagal origin of parameres in *Paragus* and *Cheilosia*, and probably other Syrphidae, is confirmed.

The aedeagal, ejaculatory, cercal, surstylar and pregenital muscles have undergone parallel morphogenetic processes in both Syrphinae and Eristalinae. The large ejaculatory apodeme with split ejaculatory muscles belong to the groundplan of the Syrphidae. The process of parallel reduction in the ejaculatory complex of Syrphinae and Eristalinae is postulated. An analysis of the male genital musculature supports the isolated position of Microdontinae in the classification of syrphids, and the expediency of treating Melanostomini, Chrysotoxini, Pargini, Rhingiini (Cheilosini) and Eumerini as separate tribes.

No genital muscle characters specific for Pipizini were found, but the advanced position of this tribe in the Eristalinae is obvious.

The Syrphinae as compared with the Eristalinae is evidently a much more defined group according to the characters of the genital muscles. The division of the Eristalinae into seven subfamilies seems to be preferable, but there are no single apomorphic states of the male genital muscle characters for any of these taxa.

The study of the male genital muscle characters in the Syrphidae also allows a comparison of the groundplans of the Orthorrhapha and Cyclorrhapha.

Literature

[ones in Russian]

Borisova VG (1984) [Morphology of the ovipositor and potential fertility of flies of the family Syrphidae in connection with their ecology.] Author's abstract Cand Diss M. [Moscow] 22pp

Violovich NA (1983) [Syrphids of Siberia (Diptera, Syrphidae)]. Novosibirsk: Science. 241pp

Kuznetsov SYu (1987) [Syrphid flies (Diptera, Syrphidae) of the Latvian SSR: species composition, biotone distribution, preimaginal stages]. Author's abstract Cand Diss L. [Leningrad] 22pp.

Kuznetsov SYu (1998) [Classification, evolution and phylogenetic relationships of the subfamilies of Syrphoidea (Diptera) of the World fauna] Problems of entomology in Russia 1. SPB [St Petersburg]: 221-222.

Ovchinnikova OG (1989) [The musculature of the male genitalia of the Brachycera-Orthorrhapha (Diptera)] L. 166pp (Trudy Zool In-Ta AN SSSR 190)

Ovchinnikova OG (1993) [Homologies of the male genital sclerites (Diptera, Brachycera) based on study of the musculature]. Ent. Obozr [Ent Review] 72(4): 737-746

Ovchinnikova OG (1996) [Features of the structure of the male reproductive system in some hoverflies (Diptera)]. Ent. Obozr [Ent Review] 75(3): 542-552

Ovchinnikova OG (1997) [On the position of the Vermilionidae in the classification of Diptera: a comparative analysis of the male genital musculature]. in *The place and role of fly populations in ecosystems*. SPB [St Petersburg]: 88-89

Shatalkin AI (1975) [Taxonomic analysis of the hoverflies (Diptera, Syrphidae)] I, II. Ent. Obozr [Ent Review] 54(1): 164-175; (4): 899-909

[see paper for english ones]

translated by Francis Gilbert & Google Translate Sept 2018
with a little help from Valeri Mutin

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
РУССКОЕ ЭНТОМОЛОГИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

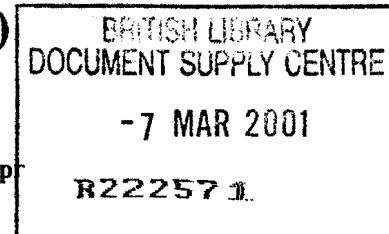


Доклад
на пятьдесят втором
ежегодном чтении
памяти
Н. А. Холодковского
1 апреля 1999 г.

О. Г. Овчинникова

Мускулатура гениталий самцов
двукрылых семейства Syrphidae
(Diptera)

Санкт-Петербург
2000



LONG LOAN

This book is on loan to you for 3 weeks.

The loan period is automatically extended by 12 weeks UNLESS the book is requested by another customer.

If that happens, you will receive a recall notification and the book must then be returned to the British Library Document Supply Centre without delay.

THE BRITISH LIBRARY
DOCUMENT SUPPLY CENTRE

Boston Spa, Wetherby, West Yorkshire



45118212

Return Date:

1 FEB 02 9

2 S

Request Ref. No.

000698918 S LOAN

If no other library indicated please return loan to:-

The British Library Document Supply Centre, Boston Spa,
Wetherby, West Yorkshire, LS23 7BQ

for RMS
use only

071

Введение

Создание естественной классификации двукрылых насекомых основывается на сравнительно-морфологическом анализе, к которому широко привлекаются признаки скелета гениталий самцов. В каждом семействе традиционно используется своя терминология генитальных склеритов, и без специальных сравнительных исследований сложно установить гомологии между структурами. В последние годы гомологизации склеритов уделяется особое внимание, при этом мнения разных авторов о происхождении многих склеритов часто не совпадают. Признаки мускулатуры гениталий самцов, за счет большей, чем у признаков скелета гениталий, стабильности, оказались более надежными при решении этих вопросов. Было показано (Ulrich, 1972, 1974, 1975, 1977, 1983, 1988; Hännig, 1976a,b; Овчинникова, 1989; Griffiths, 1991, 1994, 1996; Wood, 1991; Ovtshinnikova, 1994a,b, 1998; Sinclair et al., 1994; Yeates, 1994; Cumming et al., 1995; Zatwarnicki, 1996; Ovtshinnikova, Yeates, 1998), что эти признаки являются также важным критерием степени родства. Гомологизация склеритов гениталий самцов двукрылых, выявление апоморфий и уточнение родственных отношений между таксонами, проводятся в этих работах на основе сопоставления мест прикрепления мышц и их функционирования. Наиболее полно мускулатура гениталий самцов исследована автором у представителей двукрылых из подотряда *Brachycera Orthogtharpha* (Овчинникова, 1989, 1997; Ovtshinnikova, 1994a,b, 1996; Ovtshinnikova, Yeates, 1998).

Мускулатура гениталий самцов *Brachycera Cyclorhapha* до сих пор была изучена только у отдельных представителей немногих семейств. При этом отмеченные выше сложности гомологизации склеритов гениталий и построения естественной классификации касаются *Cyclorhapha* не в меньшей степени, чем *Orthogtharpha*. Для успешного

использования признаков мускулатуры гениталий в целях гомологизации склеритов и уточнения родственных отношений внутри *Cyclorhapha* необходимо не только изучить мускулатуру гениталий большего числа представителей разных семейств этого подотряда, но и, в первую очередь, оценить размах изменчивости этих признаков в пределах отдельных семейств. Семейство *Syrphidae*, разнообразное и многочисленное, представляет собой очень интересный и удобный объект для такого исследования.

Syrphidae можно считать семейством с неустоявшейся системой. Существуют разные точки зрения даже на число выделяемых подсемейств. Среди различных классификаций можно отметить несколько работ (Hackman, 1980; Vockeroth, Thompson, 1987; Peck, 1988; Thompson, Rotheray, 1998), в которых *Syrphidae* подразделяются на 3 подсемейства: *Syrphinae*, *Eristalinae* (*Milesiinae*) и *Microdentinae*. Эта классификация является наиболее употребляемой, несмотря на то, что другими авторами выделялось 2 (Goffe, 1952; Hartley, 1961; Wirth et al., 1965; Vockeroth, 1969; Thompson, 1972), 4 (Кузнецов, 1987, 1998; Kuznetsov, 1993, 1994), 8 (Виолович, 1983), 9 (Шаталкин, 1975), 12 (Hull, 1949) и даже 21 (Shiraki, 1949) подсемейство. Деление на трибы вызывает обычно еще больше споров и различается в процитированных работах; отдельные роды часто переносятся из одной трибы в другую. Предметом постоянных дискуссий служит положение *Microdentinae* в системе. Большинство авторов считают, что появление и обособление *Microdon* относится к ранним этапам генезиса сирфид и рассматривают подсемейство *Microdentinae* как наиболее примитивное среди *Syrphidae*. При этом высказывалось мнение (Thompson, 1969, 1972; Speight, 1987), что микродонтины заслуживают даже выделения в отдельное семейство.

Многими авторами отмечалось, что проблемы, возникающие при выяснении филогенетических отношений у сирфид, в основном являются результатом разных трактовок конвергенций и параллельных изменений признаков внешней морфологии имаго, а также трудностей в установлении гомологий между склеритами гениталий. Поэтому изучение признаков мускулатуры гениталий самцов особенно интересно.

Мускулатура гениталий самцов была изучена автором у 19 видов сирфид полностью, и у 5 - только для эякуляторного комплекса. Эти виды представляют 12 триб и 3 подсемейства (таблица).

Для анатомирования использовались насекомые, зафиксированные в природе и хранившиеся в 70% C_2H_5OH . Вскрытие произво-

дилось в воде под бинокляром МБС-9.

Материал для исследования в основном был собран автором в Ленинградской и Белгородской областях. Некоторые виды были представлены для изучения и определены С.Ю. Кузнецовым (Санкт-Петербург) и Г.В. Поповым (Донецк), за что автор выражает им глубокую признательность. Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (гранты 95-15-97910 и 99-04-49809).

Скелетно-мышечная система гениталий самцов

Строение скелета гениталий самцов*

Гениталии самцов Syrphidae образованы эпандрием (9-ый тергит) с приращенными сурстилиями и церками, а также гипандрием (9-ый стернит) - трубчатым образованием, окружающим эдеагус и связанные с ним структуры. Часто имеются парамеры. Сурстилии соединены между собой с помощью так называемой аподемы сурстилей. По бокам эдеагус сочленяется с парамерами (если они есть), сзади он соединен с дорсальной стенкой гипандрия. Проток эякулятора связан с еще одним склеритом - аподемой эякулятора. Аподема эякулятора свободная, окружена мышцами и не связана с эдеагусом (апоморфия *Cyclogtharpha*). У разных представителей Syrphidae аподема эякулятора может существенно отличаться по размерам. Фиксирующую функцию при копуляции выполняет в основном эпандриальный комплекс, а именно эпандрий с сурстилиями.

Эдеагус сирфид может быть отнесен к двум морфологическим типам: эдеагус без аподемы, несегментированный, трубчатый, без латеральных и дорсальных отростков, по размерам превышающий гипандрий (*Microdontinae*) и эдеагус с хорошо выраженной аподемой (все остальные Syrphidae). Первый тип обычно называется азилидным, второй - циклографным. Азилидный тип строения считается более примитивным и характерен для семейств, считающихся более архаичными, чем Syrphidae.

*Терминология склеритов дана по Томпсону и Ротерею (Thompson, Rothery, 1998).

Группы мышц гениталий самцов*

muscles of hypandrial complex

1. Мышцы гипандриального комплекса:

- а) эякулятора (компрессоры эякулятора *M23*); ejaculatory
- б) аподемы эдеагуса (ретракторы эдеагуса *M1* и протракторы эдеагуса *M2*, связывающие аподему эдеагуса с гипандрием);
- в) парамеров (ретракторы парамеров *M43*, связывающие парамеры с гипандрием).

aegeal retractor m1
protractor m2

retractor of postgonite m43
from postgonites → hypandrium

2. Мышцы эпандриального комплекса: epandrial complex

- а) сурстилей (аддукторы сурстилей *M3* и *M4*, связывающие сурстилии или аподему сурстилей с эпандрием, и мышцы *M7*, связывающие аподему сурстилей с церками (ретракторы церок) или с эпандрием (протракторы аподемы сурстилей);
 - б) интегумента ануса (ретракторы интегумента ануса *M25*, связывающие интегумент ануса с эпандрием).
- ### 3. Тергостернальные мышцы (абдукторы гипандрия *M5*, связывающие гипандрий с эпандрием).
- ### 4. Прегенитальные мышцы:
- а) гипандрия *M6*, связывающие гипандрий с 8-ым стернитом;
 - б) эпандрия *M36*, связывающие эпандрий с 8-ым стернитом.

gonostyles adductors m3 & m4
gonostyles/medandrium → epandrium
m7 median → cerci
(retractor cerci) of
epandrium (protractor
of the gonostyle apodemes)

integumental
"anysa" m25
anysa → epandrium

tergosternal abductor of hypandrium m5
hypandrium → epandrium

pregenital muscles
hypandrial m6 hyp → 8th sternite
epandrial m36 ep → 8th sternite

Подсемейство *Microdontinae*

Microdon mutabilis (Linnaeus) (рис. 1-6)

Аподема сурстилей очень широкая. Аподема эякулятора в виде крупной пластинки.

Гипандриальный комплекс: *M1*, *M2* и *M23¹*, *M23²*, *M23³*. Мышцы-синергисты *M1* и *M2* являются протракторами эдеагуса, осуществляющими его выдвигание; места их прикрепления как к эдеагусу, так и к гипандрию находятся рядом. Мышцы *M1* идут от латеральной поверхности базальной части эдеагуса к латеральной части гипандрия. Немного более длинные мышцы *M2* прикреплены к латеральной поверхности базальной части эдеагуса базальнее места прикрепления *M1* и к латеральной части гипандрия. Нагнетание спермы осуществляется с помощью трех пар мышц аподемы эякулятора: *M23¹*, *M23²*

* Номера мышц приводятся по Овчинниковой (1989) с дополнениями.

и $M23^1$, связанных с аподемой эякулятора и работающих как компрессоры. Мышцы $M23^1$ и $M23^2$ прикрепляются к одной стороне аподемы эякулятора небольшими пучками, а $M23^3$ - мощная мышца, занимающая всю ее противоположную поверхность.

Тергостеральные мышцы: $M5$. Не очень мощные абдукторы гипандрия $M5$, при сокращении отводящие его от эпандрия, идут от латеральной части базального края гипандрия к латеральной части базального края эпандрия.

Эпандриальный комплекс: $M3$, $M4$, $M7$ и $M25$. Мощные короткие абдукторы сурстилей $M3$ идут от аподемы сурстилей к медио-базальной части эпандрия. Мощные длинные абдукторы сурстилей $M4$ идут от сурстилей к латеральной части эпандрия. Очень мощные протракторы аподемы сурстилей $M7$ идут от дистальной части аподемы сурстилей к медиальной части дистального края эпандрия и крепятся около основания церок. Небольшие ретракторы интегумента ануса $M25$ связывают медиальную часть дистального края эпандрия, захватывая соединяющую эпандрий с церками мембрану, с медиальной частью базального края эпандрия.

Прегенитальные мышцы: $M6$, $M36$. Мышцы $M6$ парные, но асимметричные. Одна из них действует как аддуктор гипандрия и прикрепляется к латеральному выступу базального края гипандрия и к 8-му стерниту, а другая является абдуктором гипандрия и тянется от медиальной части базального края гипандрия (где смещена от середины в противоположную сторону от предыдущей мышцы) к 8-му стерниту. Непарный абдуктор эпандрия $M36$ идет от медиальной части базального края эпандрия (немного смещен от середины) к 8-му стерниту. Мышца как бы перекручена, и это может говорить о том, что она является результатом смещения и слияния парной мышцы.

Подсемейство Syrphinae

Триба Paragini

Paragus tibialis (Fallén) (рис. 7-11)

Аподема эдеагуса в виде пластинки, расширенной в базальной части. Парамеры хорошо развиты. Аподема эякулятора зонтообразная, состоит из палочковидного склерита и прирощенной линзовидной пластинки.

Гипандриальный комплекс: $M1$, $M2$, $M43$, $M23$. К аподеме эдеагуса подходят три пары мышц - $M1$, $M2$ и $M43$. Ретракторы эдеагуса $M1$

прикрепляются к базальной части аподемы эдеагуса и к латеральным областям гипандрия. Протракторы эдеагуса $M2$ связывают дистальную половину аподемы эдеагуса с дистальной частью гипандрия. Ретракторы парамеров $M43$ прикрепляются к базальному краю парамеров и к латеральным областям гипандрия дистальнее мест прикрепления $M1$ и вплотную к ним. Компрессоры эякулятора $M23$ отходят пучком от базального конца аподемы эякулятора у его протока и присоединяются к линзовидной пластинке аподемы эякулятора.

Тергостеральные мышцы: $M5$. Абдукторы гипандрия $M5$ связывают латеральные части базального края гипандрия с латеральными частями базального края эпандрия.

Эпандриальный комплекс: $M3$, $M4$, $M7$. Абдукторы сурстилей $M3$ прикрепляются ко всей поверхности аподемы сурстилей и к базальной части эпандрия. Абдукторы сурстилей $M4$ прикрепляются к сурстилям и к дисто-латеральной части эпандрия. Небольшие ретракторы церок $M7$ связывают медиальную часть церок с медиальной частью аподемы сурстилей.

Прегенитальные мышцы: $M6$. Парные абдукторы гипандрия $M6$ связывают середину базального края гипандрия с 8-ым стернитом.

Триба Syrphini

Syrphus ribesii (Linnaeus) (рис. 12-17)

Аподема сурстилей очень широкая. Аподема эдеагуса в виде пластинки, широкой в базальной части и узкой в дистальной. С аподемой эдеагуса связаны хорошо развитые, но лишённые мускулатуры парамеры. Аподема эякулятора в виде маленькой пластинки.

Гипандриальный комплекс: $M1$, $M2$ и $M23$. С аподемой эдеагуса связано две пары мышц - $M1$ и $M2$. Мощные ретракторы эдеагуса $M1$ идут от широкой базальной части аподемы эдеагуса к медио-базальной части гипандрия. Мощные протракторы эдеагуса $M2$ прикреплены к дистальным двум третям аподемы эдеагуса и к латеро-дистальной половине гипандрия. Компрессоры эякулятора $M23$ очень небольшие.

Тергостеральные мышцы: $M5$. Не очень мощные абдукторы гипандрия $M5$ идут от латеральной части базального края гипандрия к латеральной части базального края эпандрия.

Эпандриальный комплекс: $M3$, $M4$, $M7$ и $M25$. Абдукторы сурстилей $M3$ идут от аподемы сурстилей к медиальной половине эпандрия. Мощные абдукторы сурстилей $M4$ прикрепляются к латеральной части базального края сурстилей и к латеральной половине эпандрия.

Слабые ретракторы церок *M7* идут от медиальной части церок к медиальной части аподемы сурстилей. Ретракторы интегумента ануса *M25* связывают медиальную часть дистального края эпандрия, захватывая соединяющую эпандрий с церками мембрану, с базальным краем эпандрия.

Прегенитальные мышцы: *M6*. Непарный абдуктор гипандрия *M6* тянется от середины базального края гипандрия к 8-му стерниту.

Metasyrphus corollae (Fabricius) (рис. 18-22)

Аподема сурстилей узкая и небольшая. Сурстили мощные. Аподема эдеагуса в форме пластинки, расширенной дистально и имеющей базальные крылья. Аподема эякулятора небольшая.

Гипандриальный комплекс: *M1*, *M2* и *M23*. С аподемой эдеагуса связано две пары мышц *M1* и *M2*. Мощные ретракторы эдеагуса *M1* связывают две трети базальной части боковой поверхности аподемы эдеагуса с базальной частью гипандрия. Мощные протракторы эдеагуса *M2* прикрепляются к расширяющейся дистальной части аподемы эдеагуса и к дисто-латеральным частям гипандрия. Функционирование эякуляторного комплекса обеспечивается компрессорами *M23*, окружающими аподему эякулятора.

Тергостернальные мышцы: *M5*. Мощные абдукторы гипандрия *M5* связывают базальный край гипандрия с базальным краем эпандрия.

Эпандриальный комплекс: *M3*, *M4* и *M7*. Аддукторы сурстилей *M3* и *M4* сильно сближены, выглядят почти как одна пара мышц. Небольшие мышцы *M3* идут от аподемы сурстилей к медиальной части эпандрия. Мощные мышцы *M4* прикрепляются к сурстилям и к большей части эпандрия. Ретракторы церок *M7* идут от медиальной части церок к дистальной части аподемы сурстилей.

Прегенитальные мышцы: *M6* и *M36*. Непарный абдуктор гипандрия *M6* идет от медиальной части базального края гипандрия к 8-му стерниту. Непарный абдуктор эпандрия *M36* соединяет медиальную часть базального края эпандрия и 8-ой стернит.

Episyrphus balteatus (De Geer) (рис. 23-27)

Аподема сурстилей довольно широкая. Аподема эдеагуса в виде изогнутой узкой пластинки, с которой связаны хорошо развитые, лишённые мышц парамеры. Аподема эякулятора - небольшой склерит в виде треугольной пластинки.

Гипандриальный комплекс: *M1*, *M2* и *M23*. Длинные ретракторы эдеагуса *M1* идут от расширенной базальной части аподемы эдеагуса к медио-базальной части гипандрия. Более мощные протракторы эдеагуса *M2* прикреплены к дистальным двум третям аподемы эдеагуса и к латеро-дистальной половине гипандрия. Компрессоры эякулятора *M23* очень небольшие.

Тергостернальные мышцы: *M5*. Не очень мощные абдукторы гипандрия *M5* связывают базальные края гипандрия с латеральными частями базального края эпандрия.

Эпандриальный комплекс: *M3*, *M4*, *M7* и *M25*. Мощные аддукторы сурстилей *M3* идут от аподемы сурстилей к медиальной половине эпандрия. Столь же мощные аддукторы сурстилей *M4* прикрепляются к латеральной половине базального края сурстилей и к латеральной половине эпандрия. Небольшие ретракторы церок *M7* тянутся от медиальной части церок к медиальной части аподемы сурстилей. Ретракторы интегумента ануса *M25* связывают медиальную часть дистального края эпандрия, захватывая соединяющую эпандрий с церками мембрану, с базальным краем эпандрия.

Прегенитальные мышцы: *M6*. Непарный абдуктор гипандрия *M6* тянется от середины базального края гипандрия к 8-му стерниту.

Sphaerophoria scripta (Linnaeus) (рис. 28-33)

Аподема эдеагуса в базальной части имеет небольшие латеральные выросты, а в дистальной половине сильно расширена в виде закругленной пластинки. Аподема эякулятора небольшая, Т-образная.

Гипандриальный комплекс: *M1*, *M2* и *M23*. С аподемой эдеагуса связано две пары мышц - *M1* и *M2*. Ретракторы эдеагуса *M1* прикрепляются к небольшим базальным выростам аподемы эдеагуса, захватывая ее базальную часть, и к гипандрию. Протракторы эдеагуса *M2* идут от латеральной поверхности дистальной половины аподемы эдеагуса к гипандрию. Нагнетание спермы обеспечивают небольшие компрессоры эякулятора *M23*, окружающие аподему эякулятора.

Тергостернальные мышцы: *M5*. Мощные ретракторы гипандрия *M5* связывают базальный край гипандрия с эпандрием.

Эпандриальный комплекс: *M3*, *M4* и *M7*. Аддукторы сурстилей *M3* прикрепляются с одной стороны к аподеме сурстилей и к сурстилям, с другой стороны - к медиальной части эпандрия. Аддукторы сурстилей *M4* прикрепляются к аподеме сурстилей и к латеро-базальной

части эпандрия. Парные протракторы аподемы сурстилей *M7* связывают дисто-медиальную часть аподемы сурстилей с дистальной частью эпандрия.

Триба *Melanostomini*
Melanostoma mellinum (Linnaeus) (рис. 34-38)

Аподема сурстилей широкая, соединена с сурстилями узкой перемычкой. Аподема эдеагуса в виде пластинки, расширенной и раздвоенной в базальной половине и узкой в дистальной. С аподемой эдеагуса связаны хорошо развитые парамеры, лишённые мышц. Аподема эякулятора - небольшой палочковидный склерит.

Гипандриальный комплекс: *M1*, *M2* и *M23*. Мощные ретракторы эдеагуса *M1* идут от расширенной базальной части его аподемы к медио-базальной части гипандрия. Мощные протракторы эдеагуса *M2* прикреплены узкой полосой по всей длине его аподемы (за исключением базальной части), связывая ее с латеро-дистальной половиной гипандрия. Компрессоры эякулятора *M23* очень небольшие.

Тергостернальные мышцы: *M5*. Не очень мощные абдукторы гипандрия *M5* идут от базального края гипандрия к латеральной части базального края эпандрия.

Эпандриальный комплекс: *M3¹*, *M3²*, *M4* и *M7*. Небольшие аддукторы сурстилей *M3¹* идут от дисто-латеральной части аподемы сурстилей к дисто-медиальному краю эпандрия. Мощные аддукторы сурстилей *M3²* связывают дистальную часть аподемы сурстилей и медио-базальную часть эпандрия. Мощные аддукторы сурстилей *M4* идут от сурстилей к латеральной половине эпандрия. Небольшие парные протракторы аподемы сурстилей *M7* прикрепляются к дистальной части аподемы сурстилей и к эпандрию вблизи места его сочленения с сурстилями и с медиальной частью церок.

Прегенитальные мышцы: *M6*. Непарный абдуктор гипандрия *M6* тянется от середины базального края гипандрия к 8-му стерниту.

Триба *Chrysotoxini*
Chrysotoxum sp. (рис. 39-43)

Аподема сурстилей не очень широкая. Аподема эдеагуса в виде удлиненной пластинки. Парамеры хорошо развиты, лишены мышц. Аподема эякулятора маленькая, палочковидная.

Гипандриальный комплекс: *M1*, *M2*, *M23*. К аподеме эдеагуса прикрепляются две пары мышц - *M1* и *M2*. Ретракторы эдеагуса *M1* связывают базальную часть аподемы эдеагуса с базальной частью гипандрия. Протракторы эдеагуса *M2* прикрепляются к большей части аподемы эдеагуса (за исключением узкой базальной части) и к латеральным частям гипандрия. Компрессоры эякулятора *M23* окружают аподему эякулятора.

Тергостернальные мышцы: *M5*. Парные абдукторы гипандрия *M5* соединяют базальный край гипандрия с латеральными частями базального края эпандрия.

Эпандриальный комплекс: *M3*, *M4* и *M7*. Аддукторы сурстилей *M3* связывают аподему сурстилей с базальной частью эпандрия. Аддукторы сурстилей *M4* прикрепляются к базальному краю сурстилей и к латеральным частям эпандрия. Короткие мощные ретракторы аподемы сурстилей *M7* соединяют дистальную часть аподемы сурстилей с базальной частью эпандрия рядом с местом прикрепления церок.

Прегенитальные мышцы: *M6*. Непарный абдуктор гипандрия *M6* тянется от середины базального края гипандрия к 8-му стерниту.

Подсемейство *Eristalinae* (Milesiinae)

Триба *Pipizini*
Pipiza noctiluca (Linnaeus) (рис. 44-49)

Аподема сурстилей довольно широкая. Аподема эдеагуса палочковидная, в базальной трети образует пластинку с небольшими крыльями в основании. Аподема эякулятора в виде маленького палочковидного склерита.

Гипандриальный комплекс: *M1*, *M2* и *M23*. К аподеме эдеагуса прикрепляются две пары мышц - *M1* и *M2*. Ретракторы эдеагуса *M1* прикрепляются к обеим поверхностям базальной пластинки аподемы эдеагуса, заходя на ее крылья, и к базальной части гипандрия. Протракторы эдеагуса *M2* прикрепляются к дистальной палочковидной части аподемы эдеагуса и к дистальной части гипандрия. Компрессоры эякулятора *M23* окружают аподему эякулятора.

Тергостернальные мышцы: *M5*. Абдукторы гипандрия *M5* связывают латеральные части базального края гипандрия с базальным краем эпандрия.

Эпандриальный комплекс: *M3*, *M4* и *M7*. Мощные аддукторы сурстилей *M3* прикрепляются к латеральным краям базальной половины

аподемы сурстилей и к базальной части эпандрия. Более слабые аддукторы сурстилей *M4* идут от сурстилей к латеральным частям эпандрия. Длинные ретракторы церок *M7* связывают базальный край церок с дистальным краем аподемы сурстилей.

Прегенитальные мышцы: *M6*. Непарный мощный абдуктор гипандрия *M6* соединяет базальный край гипандрия с 8-ым стернитом.

Neocnemodon vitripennis (Meigen) (рис. 50-53)

Аподема сурстилей длинная и узкая. Аподема эдеагуса в виде длинной и узкой пластинки. Аподема эякулятора - небольшой палочковидный склерит.

Гипандриальный комплекс: *M1*, *M2* и *M23*. Длинные ретракторы эдеагуса *M1* связывают базальную часть аподемы эдеагуса с базальной частью гипандрия. Протракторы эдеагуса *M2* прикрепляются к дистальной половине аподемы эдеагуса и к дистальной половине гипандрия. Очень небольшие компрессоры эякулятора *M23* окружают аподему эякулятора.

Тергостернальные мышцы: *M5*. Парные абдукторы гипандрия *M5* связывают латеральные части его базального края с латеральными частями базального края эпандрия.

Эпандриальный комплекс: *M3*, *M4* и *M7*. Довольно мощные аддукторы сурстилей *M3* соединяют дистальную половину аподемы сурстилей с эпандрием. Аддукторы сурстилей *M4* прикрепляются к сурстилям и к эпандрию. Очень слабые ретракторы церок *M7* идут от церок к аподеме сурстилей.

Прегенитальные мышцы: *M6*. Непарный абдуктор гипандрия *M6* тянется от гипандрия к 8-му стерниту.

Триба *Rhingiini* (Cheilosini) *Cheilosia* sp. (рис. 54-58)

Аподема сурстилей широкая. Аподема эдеагуса в виде пластинки, расширенной в дистальной части, с которой связаны хорошо развитые парамеры. Аподема эякулятора - очень маленький палочковидный склерит.

Гипандриальный комплекс: *M1*, *M2*, *M43* и *M23*. Длинные ретракторы эдеагуса *M1* идут от узкой базальной части его аподемы у места сочленения с эдеагусом к медио-базальной части гипандрия.

Более мощные протракторы эдеагуса *M2* прикреплены к дистальным двум третям аподемы эдеагуса и к латеральным стенкам гипандрия. Ретракторы парамеров *M43* прикрепляются к базальному краю парамеров и к латеральным областям гипандрия дистальнее мест прикрепления *M1* и вплотную к ним. Компрессоры эякулятора *M23* очень маленькие.

Тергостернальные мышцы: *M5*. Не очень мощные абдукторы гипандрия *M5* идут от базального края гипандрия к латеральной части базального края эпандрия.

Эпандриальный комплекс: *M3*, *M4*, *M7* и *M25*. Мощные аддукторы сурстилей *M3* прикрепляются почти по всей поверхности аподемы сурстилей, за исключением медиальной ее части, и к базальной части эпандрия. Аддукторы сурстилей *M4*, несколько более слабые чем *M3*, и идут от латеральной половины базального края сурстилей к латеральной части эпандрия. Мощные парные протракторы аподемы сурстилей *M7* идут от дисто-медиальной части аподемы сурстилей к медиальному краю эпандрия и мембране рядом с местом прикрепления церок. Тонкие ретракторы интегумента ануса *M25* связывают базальный край церок и мембрану, соединяющую эпандрий с церками, с медиальной частью базального края эпандрия.

Прегенитальные мышцы: *M6*. Непарный абдуктор гипандрия *M6* тянется от середины базального края гипандрия к 8-му стерниту.

Триба *Volucellini* *Volucella bombylans* (Linnaeus) (рис. 59-61)

Аподема сурстилей узкая. Аподема эдеагуса в виде длинной пластинки. Аподема эякулятора не очень большая.

Гипандриальный комплекс: *M1*, *M2* и *M23*. Ретракторы эдеагуса *M1* прикрепляются к базальной половине аподемы эдеагуса и к базальной части гипандрия. Протракторы эдеагуса *M2* идут от дистальной половины аподемы эдеагуса к дистальной части гипандрия. Компрессоры эякулятора *M23* окружают аподему эякулятора.

Тергостернальные мышцы: *M5*. Абдукторы гипандрия *M5* связывают базальный край гипандрия с базальным краем эпандрия.

Эпандриальный комплекс: *M3*, *M4* и *M7*. Небольшие аддукторы сурстилей *M3* идут от базальной части аподемы сурстилей к медио-базальной части эпандрия. Мощные аддукторы сурстилей *M4* связывают сурстили с латеральной частью эпандрия. Ретракторы церок *M7* идут от склеротизованной части мембранозной стенки церок около

места их соединения с эпандрием к медио-дистальной части аподемы сурстилей.

Прегенитальные мышцы: *M6*. Абдукторы гипандрия *M6* идут тремя пучками от базального края гипандрия к 8-му стерниту.

Триба *Eristalini*

Eristalis nemorum (Linnaeus) (рис. 62-63)

Аподема сурстилей широкая. Аподема эдеагуса в виде длинной узкой пластинки. Аподема эякулятора небольшая, палочковидная.

Гипандриальный комплекс: *M1*, *M2* и *M23*. Ретракторы эдеагуса *M1* прикрепляются к продольным бороздкам базальной части аподемы эдеагуса и к стенке базальной части гипандрия. Протракторы эдеагуса *M2* одним концом прикрепляются к бороздкам в дистальной части аподемы эдеагуса, другим - к латеральным частям гипандрия. Небольшие компрессоры эякулятора *M23* окружают аподему эякулятора.

Тергостернальные мышцы: *M5*. Мышцы *M5* служат абдукторами гипандрия и связывают базальную часть гипандрия с базальным краем эпандрия. При сокращении этих мышц гипандрий отгибается, отходя от сурстилей.

Эпандриальный комплекс: *M3*, *M4* и *M7*. Аддукторы сурстилей *M3* идут от небольших утолщений аподемы сурстилей к медиальной части эпандрия. Аддукторы сурстилей *M4* прикрепляются одним концом к сурстилям и аподеме сурстилей, а другим - к базальной части эпандрия. Ретракторы церок *M7* тянутся от церок к аподеме сурстилей.

Прегенитальные мышцы: *M6*. Непарный абдуктор гипандрия *M6* связывает медиальную часть базального края гипандрия с медиальной частью 8-го стернита.

Helophilus sp. (рис. 64-67)

Аподема сурстилей широкая. Аподема эдеагуса в виде длинной пластинки. Аподема эякулятора большая, в форме суженной к одному концу пластинки; противоположный расширенный ее конец заканчивается гребнем.

Гипандриальный комплекс: *M1*, *M2* и *M23*. Ретракторы эдеагуса *M1* прикрепляются к базальной части аподемы эдеагуса и к базальной части гипандрия. Протракторы эдеагуса *M2* идут от дистальной половины аподемы эдеагуса к латеральным стенкам гипандрия. Веерообразные компрессоры эякулятора *M23* прикрепляются к

аподеме эякулятора.

Тергостернальные мышцы: *M5*. Абдукторы гипандрия *M5* связывают латеральные части базального края гипандрия с латеральными частями базального края эпандрия.

Эпандриальный комплекс: *M3*, *M4*, *M7* и *M25*. Аддукторы сурстилей *M3* соединяют базальный край аподемы сурстилей с медио-базальной частью эпандрия. Более мощные аддукторы сурстилей *M4* связывают латеральные части сурстилей и аподему сурстилей с латеральными частями базального края эпандрия. Ретракторы церок *M7* проходят от базального края церок к аподеме сурстилей. Небольшие ретракторы интегумента ануса *M25* идут от мембраны, соединяющей эпандрий с церками, к базальному краю эпандрия.

Прегенитальные мышцы: *M6*. Мощная непарная мышца *M6* связывает медиальную часть базального края гипандрия с 8-ым стернитом. Эта мышца служит абдуктором гипандрия, отгибая его при сокращении.

Триба *Sericomyini*

Sericomyia silentis (Harris) (рис. 68-72)

Сурстили несимметричные. Аподема сурстилей довольно узкая. Аподема эдеагуса в базальной части в виде широкой, в дистальной части - узкой и длинной пластинки. Аподема эякулятора плоская (в виде пластинки), длинная и узкая в дистальной части и расширяющаяся в базальной. С базальной частью аподемы эякулятора сочленены эякуляторные склериты.

Гипандриальный комплекс: *M1*, *M2* и *M23*. Ретракторы эдеагуса *M1* связывают обе поверхности базальной пластинки аподемы эдеагуса с базальной частью вентральной стенки гипандрия. Протракторы эдеагуса *M2* прикрепляются к узкой дистальной части аподемы эдеагуса и к дорсальной стенке гипандрия дистальнее места прикрепления *M1*. Компрессоры эякулятора *M23* соединяют склериты аподемы эякулятора и обе поверхности аподемы эякулятора.

Тергостернальные мышцы: *M5*. Абдукторы гипандрия *M5* связывают базальный край гипандрия с серединой базального края эпандрия.

Эпандриальный комплекс: *M3*, *M4*, *M7* и *M25*. Несмотря на асимметрию сурстилей, мышцы эпандриального комплекса симметричны. Аддукторы сурстилей *M3* прикрепляются к базальной части аподемы сурстилей и к медио-базальной части эпандрия. Их более

мощные синергисты *M4* идут от латеральных частей сурстилей к латеральным частям эпандрия широким, заходящим внутрь сурстилей пучком. Длинные хорошо развитые ретракторы церок *M7* тянутся от базального края церок к дистальной части аподемы сурстилей. Ретракторы интегумента ануса *M25* идут от медиальной части дистального края эпандрия, захватывая соединяющую эпандрий с церками мембрану, к медиальной части базального края эпандрия.

Прегенитальные мышцы: *M6*. Парные абдукторы гипандрия *M6* прикрепляются к латеральной части базального края гипандрия и к 8-му стерниту.

Триба *Brachyopini* (*Chrysogasterini*)
Brachyopa bicolor (Fallén) (рис. 73-78)

Гипандрий изогнут. Аподаема сурстилей длинная и узкая. Аподаема эдеагуса серповидной формы. Аподаема эякулятора образована двумя небольшими склеритами.

Гипандриальный комплекс: *M1*, *M2* и *M23*. Ретракторы эдеагуса *M1* прикрепляются широким пучком к базальным двум третям вентральной поверхности аподемы эдеагуса и почти ко всей поверхности вентральной стенки гипандрия, за исключением его дистальной части. Протракторы эдеагуса *M2* прикрепляются к дорсальной поверхности аподемы эдеагуса и к медио-дистальной части дорсальной стенки гипандрия. Компрессоры эякулятора *M23* связывают склериты аподемы эякулятора.

Тергостеральные мышцы: *M5*. Парные абдукторы гипандрия *M5* соединяют латеральные части базального края гипандрия с латеральными частями базального края эпандрия.

Эпандриальный комплекс: *M3*, *M4*, *M7* и *M25*. Места прикреплений мышц *M3* и *M4* сильно сближены. Аддукторы сурстилей *M3* идут небольшим пучком от базального края сурстилей рядом с местом отхождения аподемы сурстилей к медиальной части эпандрия. Значительно более мощные аддукторы сурстилей *M4* связывают базальные края сурстилей и базальную часть аподемы сурстилей с латеральными частями эпандрия. Длинные ретракторы церок *M7* прикрепляются к базальному краю церок и к дистальной части аподемы сурстилей. Небольшие парные ретракторы интегумента ануса *M25* идут от медиальной части дистального края эпандрия, захватывая соединяющую эпандрий с церками мембрану, к базальному краю эпандрия.

Прегенитальные мышцы: *M6*. Мощный непарный абдуктор гипандрия *M6* соединяет середину базального края гипандрия с 8-ым стернитом.

Neoscia tenur (Harris)

Мускулатура гениталий, как у *Brachyopa bicolor*. Недостаточное количество изученного материала не позволило достоверно установить наличие мышц интегумента ануса *M25*.

Триба *Eumerini*
Merodon sp. (рис. 79-83)

Аподаема сурстилей широкая. Аподаема эдеагуса с центральными пластинообразными выростами, расположенными перпендикулярно к основной оси. Аподаема эякулятора в форме пластинки, расширяющейся к дистальному и суживающейся к базальному концу.

Гипандриальный комплекс: *M1*, *M2'*, *M2''* и *M23*. С аподемой эдеагуса связано три пары мышц - *M1*, *M2'* и *M2''*. Ретракторы эдеагуса *M1* прикрепляются к дистальной поверхности пластинообразных выростов аподемы, частично переходя на аподему ближе к дистальному ее концу, и к базальной части гипандрия. Протракторы эдеагуса *M2'* связывают дистальную половину аподемы эдеагуса (до выростов) с латеральными стенками расширенной базальной части гипандрия. Их синергисты *M2''* прикрепляются к базальной половине аподемы эдеагуса, заходя на базальную поверхность ее выростов, и к латеральным стенкам узкой дистальной части гипандрия. Компрессоры эякулятора *M23* прикрепляются к обеим поверхностям аподемы эякулятора.

Тергостеральные мышцы: *M5'* и *M5''*. Мощные абдукторы гипандрия *M5'* связывают латеральные части расширенного основания гипандрия с медиальной частью базального края эпандрия. Значительно более слабые *M5''* прикрепляются к краям суженной базальной части гипандрия над местом прикрепления *M5'* и к латеральным частям базального края эпандрия.

Эпандриальный комплекс: *M3'*, *M3''*, *M4* и *M7*. Мощные аддукторы сурстилей *M3'* прикрепляются к аподеме сурстилей и к медиальной части эпандрия. Значительно менее мощные, но более длинные аддукторы сурстилей *M3''* расположены наклонно по отношению к мышцам *M3'* и прикрепляются к латеральным частям базального края аподемы

сурстилей и к медио-базальной части эпандрия. При этом места прикрепления обеих пар мышц, как на аподеме сурстилей, так и на эпандрии, вплотную примыкают друг к другу. Аддукторы сурстилей *M4* расположены почти перпендикулярно по отношению к мышцам *M3'* и *M3''* и отходят от сурстилей к латеро-базальной части эпандрия. Мощные парные протракторы аподемы сурстилей *M7* идут от дистомедиальной части аподемы сурстилей к базальному краю эпандрия рядом с местом прикрепления церок.

Прегенитальные мышцы не обнаружены.

Триба Milesiini *Syritta pipiens* (Linnaeus) (рис. 84-90)

Аподема сурстилей довольно узкая. Аподема эдеагуса в виде длинной узкой пластинки, расширяющейся в дистальной части. Аподема эякулятора в виде пластинки, узкой в базальной части и расширяющейся в дистальной. Эякуляторные склериты сложной изогнутой формы.

Гипандриальный комплекс: *M1*, *M2*, *M23'* и *M23''*. К аподеме эдеагуса прикрепляются две пары мышц - *M1* и *M2*. Ретракторы эдеагуса *M1* прикрепляются к боковым поверхностям базальной половины аподемы эдеагуса и к базальной поверхности гипандрия. Протракторы эдеагуса *M2* прикрепляются к боковым поверхностям дистальной половины аподемы эдеагуса и к латеральным областям гипандрия. Компрессоры эякулятора, связывающие его склериты с аподемой эякулятора, расщеплены, причем парные мышцы *M23'* расположены по бокам от непарной *M23''*.

Тергостернальные мышцы: *M5*. Не очень мощные абдукторы гипандрия *M5* связывают латеральные части базального края гипандрия с базальным краем эпандрия.

Эпандриальный комплекс: *M3*, *M4* и *M7*. Аддукторы сурстилей *M3* прикрепляются к медио-базальному краю сурстилей, немного заходя в них, и к медиальной части эпандрия. Аддукторы сурстилей *M4* прикрепляются к латеральному краю сурстилей и аподеме сурстилей и к латеральным частям эпандрия. Мощные ретракторы церок *M7* идут от мембранозного базального края дорсальной стенки церок к аподеме сурстилей.

Прегенитальные мышцы: *M6*. Парные абдукторы гипандрия *M6* соединяют середину наружной части базального края гипандрия и 8-ой стернит.

Мышцы эякуляторного комплекса были изучены также у *Syrphus vitripennis* (Mg.), *Scaeva pyrastris* (L.), *Platycheirus* sp., *Eristalis* sp. и *Xylota* sp. (Овчинникова, 1996). Первые четыре вида имеют небольшую, окруженную мышцами аподему эякулятора, сходную с таковой *Episyrphus balteatus* и *Cheilosia* sp. У *Xylota* sp. аподема эякулятора крупнее, более сложного строения, с веерообразными мышцами, и сходна с таковой *Helophilus* sp.

Преобразования в комплексах мышц генитального аппарата

Гипандриальный комплекс

Мышцы аподемы эдеагуса и парамеров, обеспечивающие функционирование эдеагуса, у изученных сирфид достаточно стабильны. В большинстве случаев они представлены двумя парами мышц, связывающими аподему эдеагуса с гипандрием. У примитивных представителей семейства (*Microdon*), места их прикрепления как на эдеагусе, так и на гипандрии, расположены вплотную друг к другу, так что на первый взгляд эти две пары мышц выглядят как одна. Функционируют они как синергисты. У более продвинутых представителей сирфид мышцы аподемы эдеагуса являются антагонистами: ретракторы эдеагуса *M1* и протракторы эдеагуса *M2*. Ретракторы эдеагуса *M1* обычно прикрепляются к базальной части аподемы эдеагуса, иногда к выростам или пластинкам, образованным базальной частью аподемы эдеагуса, и к базальной части гипандрия, а протракторы эдеагуса *M2* - к дистальной части аподемы эдеагуса и к латеро-дистальным частям гипандрия. Места прикрепления обеих пар мышц на аподеме эдеагуса могут быть и широкими, и узкими.

У двух изученных видов из родов *Paragus* (Syrphinae) и *Cheilosia* (Eristalinae), кроме основных двух пар мышц, найдена еще третья пара - ретракторы парамеров *M43*, связывающие парамеры с гипандрием. У всех остальных изученных сирфид, в том числе у наиболее примитивных их представителей, мышцы, прикрепляющиеся к гипандрию одним концом, другим концом прикрепляются или к

эпандрию (тергостернальные мышцы *M5*), или к аподеме эдеагуса (*M1* и *M2*). Мышц, связывающих гипандрий с другими гипандриальными структурами, у них не обнаружено. Таким образом, можно утверждать, что ретракторы парамеров *M43* могли появиться только путем расщепления мышц аподемы эдеагуса *M1* или *M2*. Парамеры связаны с базальной частью аподемы эдеагуса и эдеагусом. У большей части сирфид парамеры не имеют собственной мускулатуры, что не позволяет им эффективно выполнять фиксирующую функцию. Ретракторы эдеагуса *M1* прикрепляются обычно к базальной части аподемы эдеагуса рядом с парамерами, с одной стороны, и к базальной части гипандрия, с другой. Места прикрепления как вершин, так и оснований ретракторов парамеров *M43* и ретракторов эдеагуса *M1* расположены рядом. В этом случае, очевидно, что ретракторы парамеров *M43* являются результатом расщепления ретракторов эдеагуса *M1*. Расщепление эдеагальных мышц и переход их части на выросты эдеагуса обнаружены у представителей двух подсемейств, что подтверждает эдеагальное, а не гипандриальное происхождение парамеров. Нужно добавить, что парамеры *Paragus* чаще всего (Metcalf, 1921; Шаталкин, 1975; Speight, 1987) считались именно эдеагальными придатками, в то время как придатки *Cheilosia* и большей части других *Syrphidae* ошибочно рассматривались как гипандриальные лопасти.

Три пары эдеагальных мышц найдены также у *Merodon* (триба *Eumegini*), но в этом случае расщепленными на две пары мышц оказываются протракторы эдеагуса *M2*, что связано со сложной формой аподемы эдеагуса. В результате как мышцы *M2*¹, так и *M2*² прикрепляются одним концом к аподеме эдеагуса, а другим - к гипандрию, но к различным частям этих структур. Функцию выдвижения эдеагуса сохраняют при этом обе мышцы. Расщепление протракторов эдеагуса, несомненно, следует считать специализированным состоянием.

Мышцы эякулятора *Syrphidae* работают как компрессоры, нагнетая сперму при сокращении. Исходным состоянием для *Syrphidae* можно считать крупную аподему эякулятора с мощными мышцами, что подтверждается наличием сходного состояния у представителей *Orthogharpha*, более примитивной группы двукрылых. У наиболее архаичных по этому признаку представителей *Syrphidae* (например, *Microdon*) аподема эякулятора представляет собой большую овальную пластинку, с которой связаны мышцы-синергисты *M23*¹, *M23*² и *M23*³. В подсем. *Syrphinae* и *Eristalinae* у большей части изученных представителей найдены не три пары мышц эякулятора, а только одна -

M23. Причем в обоих подсемействах имеются представители как с крупной аподемой эякулятора и хорошо развитыми мышцами *M23*, так и с очень маленькой аподемой эякулятора и еле заметными мышцами *M23*, а также различные переходные формы между этими состояниями. Только у одного изученного вида из рода *Syritta* (*Eristalinae*) найдены мышцы аподемы эякулятора в расщепленном состоянии - *M23*¹ и *M23*². Таким образом, в подсемействах *Syrphinae* и *Eristalinae* отмечена общая тенденция к уменьшению аподемы эякулятора и ослаблению ее мышц.

Тергостернальные мышцы

Тергостернальные мышцы у сирфид стабильны. У всех изученных представителей семейства, за исключением *Merodon* (*Eristalinae*), они представлены одной парой - абдукторами гипандрия *M5*, связывающими латеральную часть базального края гипандрия с латеральной частью базального края эпандрия. Места их прикрепления и функционирование у разных представителей семейства сходны. Только у *Merodon* происходит расщепление этих мышц на две пары (*M5*¹ и *M5*²), которые прикрепляются к разным частям базального края гипандрия и базального края эпандрия. Мышцы *M5*¹ при этом более мощные.

Эпандриальный комплекс

К мышцам эпандриального комплекса относятся мышцы сурстилей (в том числе аподемы сурстилей), церок и интегумента ануса. У наиболее архаичных из изученных сирфид (*Microdon*) найдена пара мышц собственно сурстилей *M4*, две пары мышц аподемы сурстилей *M3* и *M7* и мышцы интегумента ануса *M25*. Аддукторы сурстилей *M4* связывают сурстили с эпандрием, их синергисты *M3* и протракторы аподемы сурстилей *M7* связывают аподему сурстилей с эпандрием.

У большинства других представителей разных подсемейств и триб аддукторы сурстилей *M3*, прикрепляющиеся к аподеме сурстилей и к эпандрию, также не расщеплены, но отличаются по степени развития у разных видов. Так у *Syrphus*, *Episyrphus*, *Paragus* (*Syrphinae*), *Pipiza*, *Neocnemodon*, *Eristalis*, *Helophilus* и *Sericomyia* (*Eristalinae*) эти мышцы хорошо обособлены и достаточно мощные. У *Syritta* (*Eristalinae*) мышцы *M3* прикрепляются к медио-базальному краю сурстилей, немного заходя внутрь последних. У *Metasyrphus* (*Syrphinae*), *Volucella*, *Brachyopa* и *Neoascia* (*Eristalinae*) мышцы *M3* слабые и сильно сближены

с мышцами *M4*, в результате чего они часто выглядят практически как одна. Это сближение связано с тем, что аподема сурстилей сильно сужена.

У *Melanostoma* (Syrphinae) и *Merodon* (Eristalinae) аддукторы сурстилей *M3* расщеплены на две пары - *M3¹* и *M3²*, причем *M3¹* имеют те же места прикреплений, что и у предыдущих представителей. У *Melanostoma* обе пары прикрепляются к аподеме сурстилей и к эпандрию, но достаточно обособлены друг от друга, и *M3²* значительно более мощные, чем *M3¹*. У *Merodon* менее мощные, но более длинные аддукторы сурстилей *M3²* расположены наклонно по отношению к *M3¹*, однако места прикрепления этих двух пар мышц как на аподеме сурстилей, так и на эпандрии вплотную примыкают друг к другу.

Аддукторы сурстилей *M4* найдены у всех изученных представителей Syrphidae. У большинства из них эти мышцы заходят в сурстиль и не захватывают поверхность аподемы сурстилей (*Microdon*, *Metasyrphus*, *Chrysotoxum*, *Melanostoma*, *Paragus*, *Pipiza*, *Neocnemodon*, *Volucella*, *Merodon*, *Sericomyia*). У *Episyrphus* и *Cheilisia* они прикрепляются к латеральной части базального края сурстилей, а у *Syrphus*, *Eristalis*, *Helophilus*, *Brachyopa*, *Neoascia* и *Syritta* еще и к части поверхности аподемы сурстилей. Практически целиком к аподеме сурстилей *M4* крепятся у *Sphaerophoria*.

Таким образом, у большей части изученных представителей семейства сурстиль обслуживаются двумя парами мышц-синергистов, аддукторами сурстилей *M3* и *M4*, но в разных подсемействах встречаются случаи как расщепления мышц *M3*, так и их редукции.

Мышцы *M7* найдены у всех изученных представителей Syrphidae, при этом обнаружены существенные отличия по местам их прикрепления и выполняемым функциям. У *Microdon* (Microdontinae), а также у *Sphaerophoria*, *Chrysotoxum* (Syrphinae) и *Cheilisia* (Eristalinae) они идут от аподемы сурстилей к эпандрию и функционируют как протракторы аподемы сурстилей. Местами их прикрепления являются медио-дистальная часть аподемы сурстилей и эпандрий рядом с основаниями церок, а иногда и мембрана, соединяющая церки с эпандрием.

У других сирфид (большая часть изученных видов) мышцы *M7* связывают аподему сурстилей не с эпандрием, а с церками, и выполняют функцию ретракторов церок. Это отмечено у *Syrphus*, *Metasyrphus*, *Episyrphus*, *Paragus* (Syrphinae), *Pipiza*, *Neocnemodon*, *Volucella*, *Eristalis*, *Helophilus*, *Brachyopa*, *Neoascia*, *Syritta* и *Sericomyia* (Eristalinae). Степень развития мышц *M7* существенно различается. У *Syrphus*, *Metasyrphus*, *Episyrphus*, *Paragus* (Syrphinae) они

представлены слабыми пучками, связывающими медиальную часть церок с дисто-медиальной или медиальной частью аподемы сурстилей. У *Pipiza*, *Neocnemodon*, *Volucella*, *Eristalis*, *Helophilus*, *Brachyopa*, *Neoascia*, *Syritta*, *Sericomyia* (Eristalinae) эти мышцы достаточно хорошо и даже мощно развиты и идут от базального края церок к медио-дистальной части аподемы сурстилей.

Особо следует отметить, что у *Volucella* мышцы *M7* прикрепляются не столько к самим церкам, сколько к склеротизованной части мембраны, расположенной рядом с церками и связывающей их с эпандрием, а у *Syritta* - к мембранозной части церок. Видимо, здесь мы имеем дело со смещением места прикрепления мышц *M7* с эпандрия на мембрану, связывающую эпандрий с церками, и далее на базальный край церок. Практически равновероятен и противоположный путь, а именно смещение места их прикрепления с церок на мембрану и затем на эпандрий. В любом случае, мышцы *M7* у всех Syrphidae гомологичны.

Мышцы интегумента ануса *M25*, обычно связывающие его с эпандрием, найдены у *Microdon*, а также у части представителей подсемейств Syrphinae и Eristalinae. В подсемействе Syrphinae они имеются у *Syrphus* и *Episyrphus* (Syrphini), в подсемействе Eristalinae - у *Cheilisia* (Rhingiini), *Helophilus* (Eristalinae), *Brachyopa* (Brachyopini) и *Sericomyia* (Sericomyiini). При этом у некоторых видов отмечено смещение места прикрепления мышц *M25*. Так, у *Helophilus* эти мышцы прикрепляются к мембране, соединяющей церки с эпандрием, а у *Cheilisia* - практически к церкам. Однако у части представителей этих же подсемейств и триб мышцы *M25* не найдены. По-видимому, здесь мы имеем дело с параллельными процессами редукции, что косвенно подтверждается и фактом нахождения мышц *M25* у представителей некоторых других семейств Cyclorhapha, например, Scathophagidae, Muscidae и Calliphoridae.

Мышцы интегумента ануса *M25* не были найдены у представителей Brachycera Orthorhapha, поэтому проследить их происхождение у Cyclorhapha на данном этапе исследования достаточно сложно.

Прегенитальные мышцы

У *Microdon* (Microdontinae) найдены парные мышцы *M6*, связывающие гипандрий с 8-ым стернитом, и непарная мышца *M36*, связывающая эпандрий с 8-ым стернитом. Мышцы *M6* асимметричны,

что связано с поворотом генитального сегмента, причем правая и левая мышцы выполняют разные функции: одна является аддуктором гипандрия, другая - его абдуктором. Здесь непарная мышца *M36* прикрепляется не к середине базального края эпандрия, а смещена в сторону, что связано также с поворотом генитального сегмента. Непарная мышца *M36*, прикрепляющаяся к середине базального края эпандрия, найдена у *Metasyrphus*. Кроме того, у *Metasyrphus* имеется непарная мышца *M6*. У большей части остальных сирфид найдены только мышцы *M6*; при этом они парные и симметричные только у *Paragus* (Syrphinae) и у *Syrpitta* и *Sericomyia* (Eristalinae). Остальные представители сирфид имеют непарную мышцу *M6*. У *Sphaerophoria* (Syrphinae) и *Merodon* (Eristalinae) прегенитальные мышцы вообще отсутствуют, очевидно в результате редукции.

Анализ сходств и различий между подсемействами и трибами семейства Syrphidae

Данный обзор базируется в основном на последней системе Syrphidae (Thompson, Rothery, 1998), с включением ряда более мелких триб (Peck, 1988), выделение которых подтверждается признаками строения мускулатуры гениталий самцов (таблица).

При анализе признаков строения мускулатуры гениталий самцов обращают на себя внимание, прежде всего, следующие их отличия у *Microdon* и большинства остальных Syrphidae. *Microdon* имеет очень крупную аподему эякулятора с тремя мощными парами мышц *M23¹*, *M23²* и *M23³*, а прегенитальные мышцы хорошо развиты и мало подвергнуты редукции, связанной с поворотом генитального сегмента. В частности, здесь сохранилась одна мышца *M36*, связывающая эпандрий с 8-ым стернитом, которая отсутствует у остальных изученных Syrphidae, за исключением *Metasyrphus*. Мышцы же *M6*, связывающие гипандрий с 8-ым стернитом, у них парные и асимметричные, в отличие от непарных мышц *M6* у остальных Syrphidae, за исключением *Paragus*, *Syrpitta* и *Sericomyia*.

Наиболее существенные отличия найдены в мускулатуре эдеагального комплекса. Эдеагус у *Microdon* двигается с помощью двух пар мышц-синергистов *M1* и *M2*, связывающих его с гипандрием. Места прикрепления их и на эдеагусе, и на гипандрии расположены

рядом. У всех остальных сирфид две пары мышц-антагонистов *M1* и *M2* прикрепляются к разным частям как достаточно длинной аподемы эдеагуса, так и гипандрия. Нужно отметить, что строение мускулатуры эдеагального комплекса *Microdon* отличается от основного плана строения не только Syrphidae и других изученных Cyclorhapha, но и от основного плана строения более архаичных Brachycera Orthorrhapha. Последние также имеют две пары мышц-антагонистов, прикрепляющихся к разным частям аподемы эдеагуса и гипандрия или гонокситов. Это вполне может означать, что наличие мышц-синергистов эдеагуса у *Microdon* не является исходным и наиболее примитивным для Syrphidae, а представляет собой специализированное состояние. Такое допущение вполне согласуется с мнением Шаталкина (1975), по которому появление и обособление Microdontinae происходило на самых ранних этапах генезиса сирфид и они, возможно, представляют собой реликтов обширной группы, давшей все разнообразие современных сирфид. С другой стороны, Затварницкий (Zatwarnicki, 1996) в качестве схемы основного плана строения склеритов гениталий Cyclorhapha приводит изображение, соответствующее рецентному виду *Syrphus ribesii*, и считает, что такой тип строения наиболее примитивен не только для Syrphidae, но и для всех круглошовных. Из этого следует, что тип строения гениталий *Microdon*, который Затварницкий не рассматривает, можно было бы считать специализированным. Однако, в любом случае признаки строения мускулатуры гениталий самцов подтверждают обособленность Microdontinae в системе и не противоречат предложению о выделении их в качестве отдельного семейства (Thompson, 1969, 1972; Spheight, 1987).

Если подсемейство Microdontinae достаточно легко выделяется на основе признаков мускулатуры гениталий, то два других подсемейства, Syrphinae и Eristalinae, очертить по этому комплексу признаков оказалось очень сложной задачей. По крайней мере, достаточно типичные их представители отличаются лишь по развитию мышц эякулятора. Но если подсемейство Syrphinae оказалось по этому комплексу признаков более или менее мономорфным, то представители Eristalinae показали значительное разнообразие.

Syrphinae в общем характеризуются наличием маленькой аподемы эякулятора, окруженной мышцами *M23* (*Syrphus*, *Metasyrphus*, *Episyrphus*, *Scaeva*, *Platychirus*, *Chrysotoxum*). Под *Sphaerophoria*, аподема эякулятора которого немного крупнее и имеет Т-образную форму, обособляется от остальных Syrphinae и по другим признакам.

У представителей рода *Paragus*, достаточно специализированных как по признакам мускулатуры гениталий (наличие мышц параметров *M43* и парность прегенитальных мышц *M6*), так и по признакам строения скелета гениталий (Шаталкин, 1975), аподема эякулятора также крупнее, но совсем другой, сложной зонтообразной формы. Все это подтверждает целесообразность выделения трибы *Paragini*. По-видимому, частичная редукция аподемы эякулятора произошла на ранних этапах становления подсемейства, а крупные аподемы эякулятора с хорошо развитыми мышцами в обоих рассмотренных случаях появились вторично.

У большинства изученных видов подсемейства *Eristalinae* найдена достаточно крупная аподема эякулятора с хорошо развитой мускулатурой. Но в некоторых трибах, а иногда и у части представителей одной трибы, замечена тенденция к уменьшению аподемы и ослаблению мускулатуры вплоть до состояния, характерного для большинства *Syrphinae*. Так, у *Helophilus* и *Syritta* аподема эякулятора имеет мощные мышцы, причем у второго рода они еще и расщепленные. У *Xylota* пластинка аподемы эякулятора и мышцы хорошо развиты, у *Merodon*, *Sericomyia* и *Volucella* пластинка значительно более узкая, а мышцы нерасщепленные, у *Brachyopa* пластинка маленькая, но разделенная на отдельные склериты, а мышцы при этом не расщеплены, у *Eristalis*, *Cheilosia*, *Neocnemodon* и *Pipiza* аподема эякулятора представлена совсем маленьким склеритом, окруженным слабыми мышцами.

Нужно подчеркнуть, что наличие редуцированного эякуляторного комплекса у *Brachyopa* является очевидной специализацией. Это не позволяет рассматривать *Brachyopa* в качестве группы, сохранившей наибольшее число примитивных признаков среди *Eristalinae*, как это делает часть авторов (Шаталкин, 1975).

Таким образом, можно констатировать наличие параллельных процессов ослабления эякуляторного комплекса в разных подсемействах. Только у *Syrphinae* такое ослабление произошло уже на ранних стадиях становления группы, тогда как у *Eristalinae* этот процесс происходит внутри подсемейства.

Сходные параллельные процессы у *Syrphinae* и *Eristalinae* затрагивают также мышцы, прикрепляющиеся к церкам, аподеме сурстилей и сурстилям. У части видов обоих подсемейств, а также в подсемействе *Microdentinae*, мышцы *M7* связывают аподему сурстилей с эпандрием и выполняют функцию протракторов аподемы сурстилей, тогда как у других изученных видов *Syrphinae* и *Eristalinae* они связывают аподему

сурстилей с церками и выполняют функцию ретракторов церок. Возможный процесс смещения места прикрепления мышц *M7* подробно рассматривался ранее. Кроме того, у представителей *Syrphinae* и *Eristalinae*, имеющих ретракторы церок *M7*, эти мышцы отличаются по степени развития и местам прикреплений. Так, у *Syrphinae* ретракторы церок *M7* слабые и связывают медиальную часть церок с аподемой сурстилей. У представителей *Eristalinae* ретракторы церок хорошо развиты и связывают базальный край церок с аподемой сурстилей. Таким образом, процесс смещения мест прикреплений этих мышц у *Syrphinae* заходит дальше.

В подсемействах *Syrphinae* (*Metasyrphus*) и *Eristalinae* (*Volucella*, *Brachyopa*, *Neoascia*) найдены представители, у которых наблюдается параллельное ослабление сурстилей, как за счет частичной редукции их аподемы, так и за счет ослабления мускулатуры и сближения мест прикрепления мышц *M3* и *M4*, функционирующих как единое целое.

У *Microdentinae* и части изученных видов *Syrphinae* и *Eristalinae* сурстиль, выполняющие основную захватывающую функцию при копуляции, обслуживаются тремя парами мышц: *M3* и *M7* связывают аподему сурстилей с эпандрием, а *M4* идут от сурстилей к эпандрию. Однако у большинства *Syrphinae* и *Eristalinae* найдено только две пары мышц, идущих от сурстилей и аподемы сурстилей к эпандрию, а именно *M3* и *M4*. Мышцы аподемы сурстилей *M7* у этих видов, как было показано выше, переходят к обслуживанию церок. При этом в обоих подсемействах были обнаружены представители, у которых наблюдается усиление сурстилей за счет более мощного развития и расщепления их мышц. Так, у *Melanostoma* (*Syrphinae*) и *Merodon* (*Eristalinae*) мышцы *M3* расщепляются на две пары - *M3¹* и *M3²*. Расщепление мышц аподемы сурстилей и отсутствие мышц интегумента ануса *M25* у этих родов указывают на специализированность строения мускулатуры гениталий самцов. У *Melanostoma* мышцы *M7* выполняют функцию протракторов аподемы сурстилей, прикрепляясь к эпандрию, а не к церкам, что также отличает их от типичных представителей трибы *Syrphini*. Таким образом, признаки строения мускулатуры гениталий самцов подтверждают целесообразность выделения трибы *Melanostomini* (Peck, 1988). У *Merodon* расщеплены еще и мышцы аподемы эдеагуса и тергостернальные мышцы, а прегенитальные мышцы отсутствуют, что подтверждает справедливость выделения большинством авторов трибы *Eumerini*.

К вопросу о выделении триб в подсем. *Syrphinae* нужно добавить следующее. В трибу *Syrphini*, кроме типичных представителей

Syrphus, *Metasyrphus* и *Episyrphus*, у которых мышцы *M7* прикрепляются к церкам и выполняют функцию ретракторов церок, относят также *Sphaerophoria*, *Chrysotoxum* и *Melanostoma*, у которых мышцы *M7* прикрепляются к эпандрию и выполняют функцию протракторов аподемы сурстилей, а мышцы интегумента ануса *M25* отсутствуют. Такое широкое понимание объема трибы *Syrphini* характерно для новейших фундаментальных исследований, где в составе подсемейства *Syrphinae* выделяется всего 4 трибы (Thompson, Rothery, 1998). Признаки же мускулатуры гениталий говорят скорее в пользу точки зрения Пэк (Peck, 1988), выделяющей из состава *Syrphini* трибы *Melanostomini* и *Chrysotoxini*. Шаталкин (1975) по признакам строения скелета гениталий не определил точного положения в системе рода *Sphaerophoria*; возможно, к *Syrphini* он также не принадлежит. Изучение признаков строения мускулатуры гениталий не внесло окончательной ясности в этот вопрос.

В гипандриальном комплексе у *Syrphinae* и *Eristalinae* также отмечены сходные параллельные процессы преобразования. Так, в обоих подсемействах есть как значительное число видов, имеющих параметры, так и виды, их не имеющие. При этом в большинстве случаев присутствия параметров последние лишены мышц. Однако у *Paragus* (*Syrphinae*) и *Cheilosia* (*Eristalinae*) параметры имеют собственные мышцы, связывающие их с гипандрием, что дает возможность гипандриальному комплексу играть значительно большую роль при копуляции. Шаталкин (1975) рассматривал тип генитального аппарата этих двух родов в качестве эволюционно продвинутого. Признаки мускулатуры гениталий подтверждают как это положение, так и необходимость выделения триб *Paragini* и *Rhingiini* (*Cheilosini*).

Редукция мышц интегумента ануса *M25* также происходит независимо в разных подсемействах. Эти мышцы имеются в основном плане строения гениталий самцов сирфид и сохраняются как у представителей *Microdentinae*, так и у значительной части *Eristalinae* и *Syrphinae*; их утрата отмечена у *Metasyrphus*, *Melanostoma*, *Paragus* (*Syrphinae*), и у *Pipiza*, *Volucella*, *Eristalis*, *Merodon*, *Syrpitta* (*Eristalinae*).

В пределах *Syrphinae* и *Eristalinae* наблюдаются параллельные преобразования прегенитальных мышц. Архаичному *Microdon* свойственны асимметричная пара мышц *M6*, связывающая гипандрий с 8-ым стернитом, и одна непарная мышца *M36*, скорее всего являющаяся результатом слияния бывшей парной, которая связывает эпандрий с 8-ым стернитом. У большинства же представителей *Syrphinae* и *Eristalinae* прегенитальные мышцы представлены только непарной

мышцей *M6*, связывающей гипандрий с 8-ым стернитом, а *M36* редуцируется в связи с поворотом генитального сегмента. Парные мышцы *M6* найдены у *Paragus* (*Syrphinae*) и *Syrpitta* и *Sericomyia* (*Eristalinae*). Полная утрата прегенитальных мышц наблюдается у *Sphaerophoria* (*Syrphinae*) и у *Merodon* (*Eristalinae*).

Отдельного упоминания заслуживают признаки мускулатуры гениталий самцов родов *Pipiza* и *Neocnemodon*. На основе личиночных признаков и признаков строения яиц оба рода иногда выделяют из *Eristalinae* в отдельное подсемейство *Pipizinae* (Кузнецов, 1987, 1998; Kuznetsov, 1993, 1994). Однако набор мышц гениталий самцов *Pipiza* и *Neocnemodon* ничем не отличается от такового у *Eristalis*, так что признаки мускулатуры гениталий не дают дополнительного основания для выделения трибы *Pipizini* в отдельное подсемейство. С другой стороны, признаваемые всеми авторами подсемейства *Syrphinae* и *Eristalinae* по этим признакам тоже оказались не четко очерченными. Отмеченная редукция мышц эякуляторного комплекса и мышц интегумента ануса *M25* в родах *Pipiza* и *Neocnemodon* не позволяет рассматривать *Pipizini* как наиболее примитивную трибу в подсемействе *Eristalinae*; скорее наоборот, признаки мускулатуры гениталий указывают на ее продвинутость.

Ранее изучался и другой комплекс морфологических признаков самцов *Syrphidae*, а именно признаки внутренней половой системы (Keuchenius, 1913; Овчинникова, 1996). Это было сделано для 13 видов: 7 видов (2 трибы) *Syrphinae* и 6 видов (4 трибы) *Eristalinae*. Обращает на себя внимание большое разнообразие в строении половой системы сирфид. Это касается размера и формы семенников, длины, а также парности или непарности семяпроводов, наличия и длины придаточных желез, наличия и формы семенного пузыря, длины семяизвергательного канала.

По признакам половой системы самцов, как и по признакам мускулатуры гениталий, подсемейство *Syrphinae* оказалось лучше очерченным, а *Eristalinae* представляют из себя значительно менее однородную группу. Таким образом, подтверждается возможность разделения *Eristalinae* на несколько подсемейств, предлагаемая некоторыми авторами.

Аналогичное заключение можно сделать и по признакам строения гениталий самок. Для уточнения системы семейства Борисовой (1984) была изучена морфология яйцекладов сирфид, которая, как и число семяприемников, оказалась очень разнообразной у *Eristalinae* и значительно менее изменчивой у *Syrphinae*.

Таким образом, анализ признаков строения скелета и мускулатуры гениталий и половой системы самцов, а также яйцеклада самок приводит к сходным выводам. Во-первых, Syrphinae по всем этим признакам группа более очерченная, чем Eristalinae. Вполне возможно, что более естественны системы, в которых выделяют более трех подсемейств сирфид, причем дробления заслуживают именно Eristalinae. Подсемейство Eristalinae часто признается полифилетической группой, но единого мнения о способе ее разделения нет. Нужно признать, что изучение мускулатуры гениталий и половой системы самцов ответа на этот вопрос не дает, так как ни одна из полученных при этом групп родов не может быть охарактеризована апоморфными признаками. Большинство сходных преобразований возникают в разных подсемействах и трибах сирфид параллельно, что мешает навести порядок в системе семейства.

К сожалению, высокая степень радиации признаков и наличие множественных параллелизмов касается не только изученных признаков строения гениталий, но и всех остальных традиционно используемых в систематике сирфид морфологических признаков. Следствием этого является факт существования столь различных систем семейства.

Сравнение основного плана строения мускулатуры гениталий самцов Orthorrhapha и Cyclorrhapha

Мускулатура гениталий самцов представителей различных семейств Brachycera Orthorrhapha и некоторых Cyclorrhapha, в частности, Drosophilidae, Chloropidae, Muscidae и Scathophagidae, была описана автором ранее (Овчинникова, 1989, 1993, 1997; Ovtshinnikova, 1994a,b, 1996; Ovtshinnikova, Yeates, 1998). Другими авторами также изучались отдельные представители Cyclorrhapha: Lonchoptera, Lonchopteridae (Hennig, 1976b), Sphaerophoria, Syrphidae (Zaka-ur-Rab, 1979c), Ceratitidae, Tephritidae (Valdez-Carrasco, Prado-Beltran, 1990), Calliphora, Calliphoridae (Salzer, 1968), Glossina, Muscidae (Schlein, Theodor, 1971), Delia и Fucellia, Anthomyiidae (Hennig, 1976a), Hippobosca и Pseudolynchia, Hippoboscidae (Schlein, Theodor, 1971; Zaka-ur-Rab, 1979b), Basilia (Paracyclopodia) и Penicillidia, Nycteribiidae (Schlein, Theodor, 1971; Zaka-ur-Rab, 1979a), Nycterophilia и

Brachytarsina, Streblidae (Schlein, Theodor, 1971).

Основной план строения гениталий самцов Brachycera Orthorrhapha характеризуется наличием следующих склеритов. Дорсально расположен эпандрий (9-ый тергит), который несет проктигер и церки. Проктигер представлен вентральной (10-ый стернит) и дорсальной (10-ый тергит) пластинками. Вентрально расположены гипандрий, слитый с гонококситами, и подвижно причлененные к гонококситам гоностили. Латеральные края гонококситов вытянуты и образуют дорсальные отростки. Эдегальный комплекс включает дорсальную и вентральную пластинки чехла эдегуса, собственно эдегус, связанный с аподемой эякулятора, эякуляторные склериты. Фиксирующую функцию при копуляции выполняют гоностили, относящиеся к гипандриальному комплексу, тогда как эпандриальный комплекс в фиксации самки при копуляции практически не участвует.

Мышцы гениталий основного плана строения Brachycera Orthorrhapha могут быть подразделены на несколько групп:

1. Мышцы гипандриального комплекса:
 - а) эякуляторного комплекса, связывающие аподему эякулятора с эякуляторными склеритами (M32), с вентральной пластинкой чехла эдегуса (M31), с дорсальными отростками гонококситов (M30);
 - б) чехла эдегуса, связывающие его вентральную пластинку с дорсальными отростками гонококситов (M1) и гонококситами (M2);
 - в) гонококситов, связывающие их с гипандрием (M33);
 - г) гоностилей, связывающие их с гонококситами (M27, M28);
2. Мышцы эпандриального комплекса:
 - а) проктигера, связывающие его вентральную пластинку с эпандрием (M21);
 - б) церок, связывающие их с вентральной пластинкой проктигера (M29);
3. Тергостернальные мышцы, связывающие гонококситы с эпандрием (M5', M5'');
4. Прегенитальные мышцы:
 - а) гипандрия, связывающие его с 8-ым стернитом (M18) и 8-ым тергитом (M20);
 - б) эпандрия, связывающие его с 8-ым тергитом (M19).

В разных семействах и надсемействах Brachycera Orthorrhapha происходят различные преобразования основного плана строения ске-

лета (Nagatomi, 1996) и мускулатуры гениталий самцов (Овчинникова, 1989; Ovtshinnikova, 1994a, 1996, 1998), причем наблюдаются процессы как редукции, так и расщепления мышц, а также смещение мест их прикрепления.

У большей части *Brachycera Orthorrhapha* эякуляторный комплекс хорошо развит, сочленен с эдеагусом и включает аподему эякулятора, эякуляторные склериты, а иногда еще и дополнительные образования. Функционирует эякуляторный комплекс с помощью нескольких пар (от трех до шести) хорошо развитых мышц, связывающих аподему эякулятора с чехлом эдеагуса, гипандрием и гонокситами.

Аутапоморфией *Cyclorrhapha* считается наличие свободной аподемы эякулятора, не сочлененной с эдеагусом. Мышцы эякуляторного комплекса *M23* *Syrphidae* и других *Cyclorrhapha* гомологичны мышцам эякуляторного комплекса *Orthorrhapha*, а именно мышцам *M32*. Мышцы, связывающие аподему эякулятора с гипандрием или эдеагусом, у *Cyclorrhapha* отсутствуют, что также является аутапоморфией группы.

Таким образом, показанная выше параллельная редукция эякуляторного комплекса в различных подсемействах *Syrphidae*, а также и в других более продвинутых семействах, - это дальнейшее проявление тенденции, возникшей уже на ранних этапах становления *Cyclorrhapha*. Однако такой редукционный процесс наблюдается и в отдельных группах *Orthorrhapha*, особенно у *Stratiomyidae* и *Xylomyidae*. В этих семействах, как и у *Cyclorrhapha*, присутствует только одна мышца эякулятора, окружающая аподему эякулятора, а иногда и она редуцирована или отсутствует. Тенденция к редукции некоторых мышц эякуляторного комплекса проявляется и у отдельных представителей других семейств *Orthorrhapha*, например, среди *Vermileonidae*, *Therevidae*, *Mydidae* и *Asilidae*.

Аподема эдеагуса *Cyclorrhapha* гомологична вентральной пластинке чехла эдеагуса *Orthorrhapha* (Овчинникова, 1993), хотя существует и другая точка зрения (Zatwarnicki, 1996). У некоторых представителей *Orthorrhapha* (*Pantophthalmidae* и *Stratiomyidae*) вентральная пластинка чехла эдеагуса, как и у *Cyclorrhapha*, вытягивается в аподему, а дорсальная пластинка подвергается редукции. Соответственно, мышцы аподемы эдеагуса *M1* и *M2*, у большей части *Cyclorrhapha* являющимися ретракторами и протракторами эдеагуса, связывающими аподему эдеагуса с гипандрием, гомологичны ретракторам и протракторам чехла эдеагуса *Orthorrhapha*. У *Cyclorrhapha* эти мышцы, как правило, развиты значительно сильнее, чем это характерно для

основного плана строения мускулатуры гениталий *Orthorrhapha*. К тому же у некоторых *Syrphidae*, но особенно у *Calliphoridae* и *Scathophagidae*, они еще и расщеплены. Процесс расщепления мышц аподемы эдеагуса отмечен также у представителей некоторых *Orthorrhapha*, а именно у *Vermileonidae*, *Pantophthalmidae* и *Stratiomyidae*.

Гипандриальные мышцы *M33*, собственные *Orthorrhapha*, у изученных *Syrphidae* не обнаружены. Что же касается других *Cyclorrhapha*, то, например, мышцы *M42* *Scathophagidae* (Овчинникова, 1993; Ovtshinnikova, 1994b), связывающие прегониты с гипандрием, с определенной долей вероятности можно гомологизировать с *M33* *Orthorrhapha*. При этом нужно отметить редукцию гипандриальных мышц *M33* и у многих *Orthorrhapha*, например, у *Athericidae*, *Stratiomyidae*, *Nemestrinidae*, *Bombyliidae*, *Acroceridae*, части *Rhagionidae* и *Therevidae*.

Особо следует остановиться на структурах гениталий самцов, выполняющих функцию захвата самки при копуляции. Как известно, у *Orthorrhapha* эту функцию выполняют гоностили, снабженные двумя парами мощных приводящих и отводящих мышц-антагонистов *M27* и *M28*, а гипандриальный комплекс в ней практически не участвует. У *Cyclorrhapha*, в том числе и у *Syrphidae*, функцию захвата обычно выполняют сурстили, то есть склериты как раз гипандриального комплекса, наличие которых считается синапоморфией круглошовных короткоусых двукрылых. Гипандриальный комплекс *Cyclorrhapha* может нести различные придатки; некоторые из этих придатков, например, постгониты, многие авторы пытаются гомологизировать с гоностилиями *Orthorrhapha* (Hennig, 1976b; Michelsen, 1988; Cumming et al., 1995). Как указывалось выше, гоностили *Orthorrhapha* стабильно имеют две пары мышц-антагонистов *M27* и *M28*, связывающих их с гонокситами. У части *Cyclorrhapha*, например, у достаточно архаичных *Lonchopteridae* и подавляющего большинства изученных *Syrphidae*, имеющих придатки гипандриального комплекса, эти придатки, как и постгониты *Scathophagidae* (Ovtshinnikova, 1994b), лишены собственной мускулатуры. В тех случаях, когда мышцы каких-либо придатков гипандрия присутствуют, места их прикреплений не дают основания для проведения гомологий между ними и мышцами гоностий *Orthorrhapha*. Как было показано выше, мышцы параметров *Paragus* и *Cheilosia* (*Syrphidae*) являются, очевидно, результатом расщепления мышц аподемы эдеагуса.

Прегониты *Scathophagidae* имеют две пары мышц: *M42*, связывающие их с гипандрием, и *M2'*, связывающие их с аподемой эдеагуса.

Представители *Orthorhapha* никогда не имеют мышц, идущих от аподемы эдеагуса к гоностилям, поэтому наличие $M2^2$ у *Scathophagidae* исключает возможность проведения гомологии между прегонитами и гоностилями. То же самое касается и гипандриальных придатков *Calliphoridae*. Гипандриальные придатки с двумя парами мышц-антагонистов, которые связывают их с гипандрием, и которые было бы возможно признать гомологичными мышцам гоностилей *Orthorhapha*, в пределах *Cyclorhapha* пока не найдены. Соответственно, вряд ли корректна и гомология между какими-либо гипандриальными придатками *Cyclorhapha* и гоностилями *Orthorhapha*. Сложно представить себе ситуацию, когда сохранились бы хорошо развитые гоностили, как у *Lonchopteridae*, но полностью редуцировались обе пары обслуживающих их мышц. Среди *Orthorhapha*, в частности, у изученных представителей *Solvidae*, *Acroceridae* и *Scenopinidae*, отмечены случаи редукции мышц гоностилей, но только вместе с самими гоностилями. Редукция же мышц гоностилей при сохранении хорошо развитых и не подвергшихся редукции гоностилей до сих пор не зафиксирована. Следует еще отметить, что места прикрепления мышц гоностилей у *Orthorhapha* очень стабильны.

Таким образом, признаки мускулатуры гениталий самцов указывают на отсутствие настоящих гоностилей у изученных представителей *Cyclorhapha*. Имеющиеся у них различные придатки гипандрия имеют другое происхождение: параметры *Syrphidae* - эдегальное, прегониты *Scathophagidae* - гипандриальное. Повидимому, в процессе эволюции гоностили у *Cyclorhapha* были утрачены, а затем в разных группах шел параллельный поиск компенсаторных структур для дополнения функций сурстилей. Наличие подобных дополнительных отростков можно наблюдать и у некоторых *Orthorhapha*. Например, это латеральные отростки гонокситов представителей *Asiloidea* (*Asilidae*, *Therevidae*, *Apioceridae*, *Mydidae* и *Scenopinidae*), которые связаны одной парой мышц с гипандрием.

Мышцы сурстилей $M4$ и аподемы сурстилей $M3$ *Syrphidae*, как и прочих *Cyclorhapha*, могут быть гомологизированы с мышцами вентральной пластинки проктигера (10-го стернита) $M21$ *Orthorhapha*; в обеих группах они идут к эпандрию. Сами же сурстили, соответственно, следует гомологизировать с вентральной пластинкой проктигера (Овчинникова, 1993; Ovtshinnikova, 1994b). Мышцы $M3$ и $M4$ *Cyclorhapha* значительно мощнее, чем мышцы $M21$ *Orthorhapha* и, видимо, представляют собой результат расщепления последних.

Сурстили *Cyclorhapha* также представляют собой гораздо более мощные образования, чем проктигер *Orthorhapha*. Все это вместе и позволяет сурстилям, то есть эпандриальному комплексу, выполнять фиксирующую функцию при копуляции в значительно большей степени, чем гипандриальному комплексу. Напротив, у *Orthorhapha* захватывающий механизм представлен в основном гоностилями, то есть склеритами гипандриального происхождения, хотя примеры сильного развития и даже расщепления мышц $M21$ были отмечены и у них. Так, у *Trypanoides testaceipes* Mcq. (*Asilidae*) эти мышцы расщеплены на три пары. В то же время не у всех изученных представителей *Cyclorhapha* имеется две пары мышц сурстилей. Например, только одна пара мышц сурстилей ($M4$) найдена у *Lonchoptera* (*Lonchopteridae*) ($M31+42+43$ по: Hennig, 1976b), *Musca* (*Muscidae*) и *Scathophaga* (*Scathophagidae*). Эта пара у *Scathophaga* сильно развита, а у *Musca* выражена значительно слабее. Три пары мышц сурстилей имеются не только у части представителей *Syrphidae*, но и у *Neuroctena anilis* Fl. (*Dryomyzidae*), причем в этом случае расщеплены и склериты.

У представителей *Orthorhapha* мышцы церок очень стабильны и представлены одной парой $M29$, за исключением *Pantophthalmidae* и *Bombyliidae*, у которых эта пара мышц расщеплена на две. При этом они всегда связывают церки с проктигером и, различаясь по степени своего развития, сходны по местам прикреплений. Для представителей *Cyclorhapha*, напротив, в первую очередь характерна нестабильность мест прикрепления мышц церок. Наряду с типичными мышцами церок, связывающими их с аподемой сурстилей, обозначенными как $M7$ (MC для *Lonchopteridae*, по: Hennig, 1976b), и, совершенно очевидно, соответствующими $M29$ *Orthorhapha*, найдены мышцы, которые крайне затруднительно гомологизировать. У *Syrphidae* мышцы $M7$ прикрепляются к церкам у одних представителей, к мембране, соединяющей церки с эпандрием, у других, и к эпандрию у третьих. У представителей некоторых других семейств мышцы, связывающие церки с аподемой сурстилей, не найдены, но зато имеются мышцы, идущие от церок к эпандрию: $M26$ (по: Овчинникова, 1989, 1993) у *Muscidae*, $M44$ (по: Salzer, 1968; Hennig, 1976a) у *Anthomyiidae* и *Calliphoridae*. У части изученных представителей *Cyclorhapha* есть мышцы, связывающие церки между собой: $M24$ (по: Овчинникова, 1989, 1993) у *Muscidae* и *Scathophagidae* и $M45$ (по: Salzer, 1968; Hennig, 1976a) у *Anthomyiidae* и *Calliphoridae*.

Происхождение мышц интегумента ануса установить достаточно сложно. Они имеются у многих *Cyclorhapha*: *Syrphidae*,

Muscidae и Scathophagidae (M25, по: Овчинникова, 1989, 1993), Tephritidae (183, по: Valdez-Carrasco, Prado-Beltran, 1990), Anthomyiidae и Calliphoridae (M30, по: Salzer, 1968; Hennig, 1976a) и Nycteribiidae (8, по: Zaka-ur-Rab, 1979a). По местам прикрепления, степени развития и функционированию эти мышцы сходны у всех видов как Syrphidae, так и других Cyclorhapha. Представители Orthorhapha, а также наиболее примитивные из изученных представителей Cyclorhapha (например, Lonchopteridae) и часть Syrphidae, Dryomyzidae и Chloropidae таких мышц не имеют.

Тергостернальные мышцы M5 Cyclorhapha и Orthorhapha, связывающие гипандрий или гонокситы с эпандрием, несомненно, гомологичны. В отличие от основного плана строения мускулатуры гениталий самцов Orthorhapha с двумя парами тергостернальных мышц M5' и M5², у многих изученных представителей Cyclorhapha, в том числе у Syrphidae (за исключением *Merodon*), имеется только одна пара. Редукция числа тергостернальных мышц вполне объяснима, так как у большинства Cyclorhapha гипандриальный комплекс значительно более компактен, чем у Orthorhapha, имеющих часто неслитые гипандрий и гонокситы, а также дорсальные отростки гонокситов. Вторая пара тергостернальных мышц у Orthorhapha как раз и идет не к собственно гипандрию или гонокситам, а к дорсальным отросткам гонокситов. Две пары мышц M5 найдены у Scathophagidae, Dryomyzidae и Chloropidae. С другой стороны, редукция тергостернальных мышц до одной пары отмечена и в отдельных семействах Orthorhapha, таких как Tabanidae, Athericidae, Stratiomyidae, Rantophthalmidae и Mydidae.

Прегенитальные мышцы очень нестабильны как у Orthorhapha, так и у Cyclorhapha. В основном плане строения Orthorhapha имеются мышцы M18, связывающие гипандрий или гонокситы с 8-ым стернитом, мышцы M19, связывающие эпандрий с 8-ым тергитом, и мышцы M20, связывающие гипандрий с 8-ым тергитом. При этом в различных семействах наблюдается расщепление этих мышц, исчезновение мышц M20, а также появление у Bombyliidae и Acroceridae мышц M36, связывающих эпандрий с 8-ым стернитом.

Прегенитальные мышцы у Cyclorhapha часто асимметричны в результате поворота генитального сегмента. Мышцы M6, связывающие гипандрий с 8-ым стернитом у Cyclorhapha, в частности у Syrphidae, гомологичны мышцам M18 Orthorhapha. Мышцы M36 Orthorhapha и Cyclorhapha также гомологичны. Мышцы M19 и M20 у Syrphidae отсутствуют, что связано с редукцией 8-го тергита, однако

у некоторых представителей других семейств Cyclorhapha они найдены.

Таким образом, для всех преобразований в строении мускулатуры гениталий в семействе Syrphidae можно найти аналоги в других группах Brachycera, в том числе среди Cyclorhapha.

Заключение

На основе сравнительно-морфологического анализа мускулатуры копулятивного аппарата самцов 19 видов сирфид, представляющих различные трибы и подсемейства, установлены гомологии склеритов гениталий, позволяющие уточнить систему семейства Syrphidae. Гомологизация склеритов гениталий самцов двукрылых, выявление апоморфий и уточнение родственных отношений между таксонами проведены на основе сопоставления мест прикрепления мышц и их функционального значения. Подтверждено эдегальное происхождение параметров самцов *Paragus* и *Cheilosia*, как, видимо, и других Syrphidae.

Параллельные морфогенетические процессы у Syrphinae и Eristalinae затрагивают мышцы аподемы эдеагуса, эякулятора, церок, аподемы сурстилей и сурстилей, а также прегенитальные мышцы. Исходным состоянием для Syrphidae признается крупная аподема эякулятора с мощными расщепленными мышцами. Констатируется параллельное ослабление эякуляторного комплекса в разных подсемействах, однако если у Syrphinae это ослабление произошло на ранних стадиях их становления, то у Eristalinae оно происходит в пределах подсемейства. Рассмотрены пути преобразования в комплексах мышц в семействе Syrphidae и оценен размах изменчивости признаков мускулатуры гениталий.

На основании изучения признаков строения мускулатуры гениталий самцов подтверждена обособленность Microdontinae в системе семейства Syrphidae и целесообразность выделения триб Melanostomini и Chrysotoxini, а также Paragini, Rhingiini (Cheilosini) и Eumerini. В то же время не удалось внести окончательную ясность в вопрос о положении рода *Sphaerophoria*, который, возможно, к Syrphini не принадлежит.

Не найдено признаков мускулатуры гениталий, способных охарактеризовать подсемейство Pipizinae, хотя продвинутость трибы

Pipizini очевидна.

Сравнительно-морфологический анализ признаков строения скелета и мускулатуры гениталий показал, что Syrphinae гораздо более очерченная группа, чем Eristalinae. Вполне возможно, что предпочтения заслуживают системы с более чем тремя подсемействами, выделенными за счет дробления Eristalinae. Однако ответа на вопрос, как именно следует разделить это подсемейство, изучение мускулатуры гениталий самцов не дает, поскольку ни один из составляющих его таксонов не может быть охарактеризован апоморфными признаками. Одинаковые преобразования протекают параллельно в разных подсемействах и трибах сирфид.

Признаки строения мускулатуры гениталий самцов Syrphidae использованы также для сравнения основного плана строения скелета и мускулатуры гениталий самцов у Orthorrhapha и Cyclorrhapha. Удалось показать, что практически все преобразования в строении мускулатуры гениталий, найденные в сем. Syrphidae, имеют аналогии в других группах Brachycera.

Summary

On the base of comparative studies of the male genital musculature of 19 species the homologies of male genital sclerites are established, and it permits the syrphid's system improvement. The homologization is made according to the regions of origin and insertion of muscles and their functions. The aedeagal origin of parameres in *Paragus* and *Cheilisia*, and, probably, other Syrphidae is confirmed.

The aedeagal, ejaculatory, cercus, surstylar and pregenital muscles are undergone the parallel morphogenetic processes both in Syrphinae and Eristalinae. The large ejaculatory apodeme with split ejaculatory muscles belongs to the ground plan of Syrphidae. The process of parallel reduction in the ejaculatory complex of Syrphinae and Eristalinae is postulated. The analysis of male genital musculature supports the isolated position of Microdontinae in the syrphid's system and the expediency to treat Melanostomini, Chrysotoxini, Paragini, Rhingiini (*Cheilosiini*), and Eumerini as the separate tribes.

No genital muscles characters being specific for Pipizini were found, but the advanced position of this tribe in Eristalinae is obvious.

Syrphinae as compared with Eristalinae is evidently much more

outlined group, according to the genital muscles characters. The division of Eristalinae into several subfamilies seems to be preferable, however, one male genital muscles do not show well-defined apomorphic characters for any of these taxa.

The study of the syrphid's male genital muscles characters also allowed to carry out the comparison of the male genitalia ground plan in Orthorrhapha and Cyclorrhapha.

Литература

- Борисова В.Г. 1984. *Морфология яйцекладов и потенциальная плодовитость мух семейства Syrphidae (Diptera) в связи с их экологией* // Автореф. канд. дисс. М. 22 с.
- Виолович Н.А. 1983. *Сирфиды Сибири (Diptera, Syrphidae)*. Новосибирск: Наука. 241 с.
- Кузнецов С.Ю. 1987. *Мухи-журчалки (Diptera, Syrphidae) Латвийской ССР (видовой состав, биотопическое распределение, преимагинальные стадии)* // Автореф. канд. дисс. Л. 22 с.
- Кузнецов С.Ю. 1998. Система, эволюция и филогенетические взаимоотношения подсемейств Syrphoidea (Diptera) мировой фауны // *Проблемы энтомологии в России*, 1. СПб.: 221-222.
- Овчинникова О.Г. 1989. *Мускулатура гениталий самцов двукрылых Brachycera-Orthorrhapha (Diptera)* Л. 166 с. (Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 190).
- Овчинникова О.Г. 1993. Гомологизация склеритов гениталий самцов двукрылых (Diptera, Brachycera) на основе изучения мускулатуры // *Энтомол. обозр.*, 72, 4: 737-746.
- Овчинникова О.Г. 1996. Особенности строения половой системы самцов некоторых видов мух-журчалок (Diptera). // *Энтомол. обозр.*, 75, 3: 542-552.
- Овчинникова О.Г. 1997. О положении семейства Vermileonidae в системе Diptera: сравнительный анализ мускулатуры гениталий самцов // *Место и роль двукрылых насекомых в экосистемах*. СПб.: 88-89.
- Шаталкин А.И. 1975. Таксономический анализ мух-журчалок (Diptera, Syrphidae). I, II // *Энтомол. обозр.*, 54, 1: 164-175; 4: 899-909.

- Cumming J.M., Sinclair B.J., Wood D.M. 1995. Homology and phylogenetic implications of male genitalia in Diptera - Eremoneura // *Entomol. scand.*, 26: 120-151.
- Goffe E.R. 1952. An outline of a revised classification of the Syrphidae on phylogenetic lines // *Trans. Soc. Brit. Ent.*, 11, 4: 97-119.
- Griffiths G.C.D. 1991. Hypopygial musculature and its implications for homologies between Eremoneura and other Brachycera // Weismann L. et al. (Eds.). *Proc. 2nd Int. Congr. Dipterology*, SPB Academic Publishing, The Hague: 71-83.
- Griffiths G.C.D. 1994. Relationships among the major subgroups of Brachycera (Diptera): a critical review // *Canad. Entomol.*, 126: 861-880.
- Griffiths G.C.D. 1996. Review of papers on the male genitalia of Diptera by D.M.Wood and associates // *Studia dipterologica*, 3, 1: 107-123
- Hackman W. 1980. A check list of the Finnish Diptera. II. Cyclorrhapha // *Notulae Entomol.*, 60: 117-162.
- Hartley J.L. 1961. A taxonomic account of the larvae of some British Syrphidae // *Proc. Zool. Soc. London*, 136, 4: 505-573.
- Hennig W. 1976a. Anthomyiidae. 1 // Lindner E. Die Fliegen der palaearktischen Region 7, 1. Stuttgart, I-LXXVIII.
- Hennig W. 1976b. Das Hypopygium von *Lonchoptera lutea* Panzer und die phylogenetischen Verwandtschaftsbeziehungen der Cyclorrhapha (Diptera) // *Stuttg. Beitr. Naturk., Ser. A*, 283: 1-63.
- Hull F.M. 1949. The morphology and inter-relationship of the genera of syrphid flies, recent and fossil // *Trans. Zool. Soc. London*, 26, 4: 257-408.
- Keuchenius P.E. 1913. The structure of the internal genitalia of some male Diptera // *Zeitschr. Wiss. Zool.*, 105: 501-536.
- Kuznetsov S.Yu. 1993. A checklist of Latvian, Lithuanian and Estonian hover flies (Diptera, Syrphidae) // *Dipterol. Res.*, 4, 1/2: 35-47.
- Kuznetsov S.Yu. 1994. On the phylogenetic relationships within the family Syrphidae (Diptera) // *Abstr. 3rd Int. Congr. Dipterology*, Guelph, Canada, 15-19 August: 122-124.
- Metcalf C.L. 1921. The genitalia of male Syrphidae: their morphology, with especial reference to its taxonomic significance // *Ann. Entomol. Soc. Amer.*, 14: 169-225.
- Michelsen V. 1988. A world revision of *Strobilomyia* gen. n.: the anthomyiid seed pests of conifers (Diptera: Anthomyiidae) // *Syst. Entomol.*, 13: 271-314.
- Michelsen V. 1996. Neodiptera: New insights into the adult morphology and higher level phylogeny of Diptera (Insecta) // *Zool. J. Linn. Soc.*, 117: 71-102.
- Nagatomi A. 1996. An essay on phylogeny of the orthorrhaphous Brachycera (Diptera) // *Entomologist's Monthl. Mag.*, 132, 1584-85: 95-148.
- Ovtshinnikova O.G. 1994a. Musculature of the male genitalia of Panto-phthalmidae and systematic position of this family among Brachycera Orthorrhapha (Diptera) // *Dipterol. Res.*, 5, 3: 213-221.
- Ovtshinnikova O.G. 1994b. On the homology of male genital sclerites of Brachycera Orthorrhapha and Cyclorrhapha (Diptera) based on musculature // *Dipterol. Res.*, 5, 4: 263-269.
- Ovtshinnikova O.G. 1996. Musculature of the male genitalia and systematic position of the family Athericidae (Diptera) // *Zoosyst. Ross.*, 5, 1: 197-201.
- Ovtshinnikova O.G. 1998. A brief review of male genital muscles in Brachycera Orthorrhapha (Insecta, Diptera) with special reference to the phylogenetic relationships of families // *Proc. Zool. Inst. RAS*, 276: 143-147.
- Ovtshinnikova O.G., Yeates D.K. 1998. Male genital musculature of The-revidae and Scenopinidae (Diptera: Asiloidea): Structure, homology and phylogenetic implications // *Austral. J. Entomol.*, 37, 1: 27-33.
- Peck L.V. 1988. Syrphidae // *Catalogue of Palaearctic Diptera*. 8. *Syrphidae - Conopidae*. Budapest: 11-230.
- Salzer R. 1968. Konstruktionsanatomische Untersuchung des männlichen Postabdomens von *Calliphora erythrocephala* Meigen (Insecta, Diptera) // *Zeitschr. Morphol. Tiere*, 3, 2: 155-238.
- Schlein Y., Theodor O. 1971. On the genitalia of the Pupipara and their homologies with those of *Calliphora* and *Glossina* // *Parasitology*, 63, 2: 331-342.
- Shiraki T. 1949. Studies on the Syrphidae. 1. The classification of the subfamilies // *Mushi*, 20, 8: 59-71.
- Sinclair B.J., Cumming J.M. & Wood D.M. 1994. Homology and phylogenetic implications of male genitalia in Diptera - Lower Brachycera // *Entomol. scand.*, 24: 407-432.
- Speight M.C.D. 1987. External morphology of adult Syrphidae (Diptera) // *Tijdschr. Entomol.*, 130: 141-175.
- Thompson F.C. 1969. A new genus of microdontine flies (Diptera: Syrphidae) with notes on the placement of the subfamily // *Psyche*, 76, 1: 74-85.
- Thompson F.C. 1972. A contribution to a generic of the Neotropical Mile-

- siinae (Diptera, Syrphidae) // *Arq. Zool.*, 23, 2: 73-215.
- Thompson F.C., Rotheray G. 1998.** Family Syrphidae // **Papp L., Darvas B. (Eds).** *Manual of Palaearctic Diptera*. 3. Science Herald, Budapest: 81-139.
- Ulrich H. 1972.** Zur Anatomie des Empididen - Hypopygiums (Diptera) // *Veröff. Zool. Staatssamml.*, 16: 1-27.
- Ulrich H. 1974.** Das Hypopygium der Dolichopodiden (Diptera): Homologie und Grundplanmerkmale // *Bonn. Zool. Monogr.*, 5: 1-60.
- Ulrich H. 1975.** Das Hypopygium von *Chelifera precabunda* Collin (Diptera, Empidoidea) // *Bonn. Zool. Beitr.*, 26, 1/3: 264-279.
- Ulrich H. 1977.** Abwandlungen im Bau des Dolichopodiden - Hypopygiums (Diptera). I: *Medetera truncorum* Meigen // *Bonn. Zool. Beitr.*, 28, 3/4: 412-420.
- Ulrich H. 1983.** Abwandlungen im Bau des Dolichopodiden - Hypopygiums (Diptera). II: *Thinophilus flavipalpis* (Zetterstedt) // *Bonn. Zool. Beitr.*, 34, 1/3: 395-404.
- Ulrich H. 1988.** Das Hypopygium von *Microphor holosericeus* (Meigen) (Diptera, Empidoidea) // *Bonn. Zool. Beitr.*, 39, 2/3: 179-219.
- Valdez-Carrasco J., Prado-Beltran E. 1990.** Esqueleto y musculatura de la Mosca del Mediterráneo *Ceratitis capitata* (Wiedemann) (Diptera: Tephritidae) // *Folia Entomol. Mex.*, 80: 59-225.
- Vockeroth J.R. 1969.** A revision of the genera of the Syrphini (Diptera: Syrphidae) // *Mem. Entomol. Soc. Canad.*, 62: 1-176.
- Vockeroth J.R., Thompson F.C. 1987.** Syrphidae // **McAlpine J.F. et al. (Eds).** *Manual of Nearctic Diptera*. 2. Research Branch, Agriculture Canada, Ottawa: 713-743. (Agric. Can. Monograph, 28).
- Wirth W.W., Sedman Y.S., Weems H.V. 1965.** Family Syrphidae // **Stone A. et al.** *A catalog of the Diptera of America north of Mexico*. U.S. Dept. Agric. Handb. 276, 1969 p.
- Wood D.M. 1991.** Homology and phylogenetic implications of male genitalia in Diptera. The Ground plan // **Weismann L. et al. (Eds.)** *Proc. 2nd Int. Congr. Dipterology*. SPB Academic Publishing, The Hague: 255-284.
- Yeates D.K. 1994.** *The cladistics and classification of the Bombyliidae (Diptera: Asiloidea)*. New York, 191 p. (Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., 219).
- Zaka-ur-Rab M. 1979a.** Morphology of the Male Terminalia of *Basilina (Paracyclopodia) burmensis* (Theodor) (Diptera: Nycteribiidae) // *Zool. Anz.*, 203, 3/4: 177-181.
- Zaka-ur-Rab M. 1979b.** Morphology of the Male Genitalia of *Hippobosca*

maculata L. (Diptera: Hippoboscidae) // *Zool. Anz.*, 203, 3/4: 182-188.

Zaka-ur-Rab M. 1979c. Morphology of the Male Terminalia of *Sphaerophoria indiana* Big. (Diptera: Syrphidae) // *Zool. Jb. Nat.*, 101, 3: 397-403.

Zatwarnicki T. 1996. A new reconstruction of the origin of eremoneuran hypopygium and its implications for classification (Insecta: Diptera). *Genus*, 7, 1: 103-175.

Таксоны	Мышцы								
	гипандриальный комплекс			тергостер- нальные	эпандриальный комплекс			прегенитальные	
	заклю- лятор	эдеагус	пара- меры		сурстили	церки	интегу- мент ануса	эпан- дрий	гипан- дрий
Microdontinae									
<i>Microdon mutabilis</i> (L.)	M23 ¹ M23 ² M23 ³	M1, M2	-	M5	M3, M4	M7	M25	M36	M6
Syrphinae									
Paragini									
<i>Paragus tibialis</i> Fll.	M23	M1, M2	M43	M5	M3, M4	M7	-	-	M6
Syrphini									
<i>Syrphus ribesii</i> (L.)	M23	M1, M2	-	M5	M3, M4	M7	M25	-	M6
<i>Metasyrphus corollae</i> (F.)	M23	M1, M2	-	M5	M3, M4	M7	-	M36	M6
<i>Episyrphus balteatus</i> (Deg.)	M23	M1, M2	-	M5	M3, M4	M7	M25	-	M6
<i>Sphaerophoria scripta</i> (L.)	M23	M1, M2	-	M5	M3, M4	M7	-	-	-
Melanostomini									
<i>Melanostoma mellinum</i> (L.)	M23	M1, M2	-	M5	M3 ¹ , M3 ² , M4	M7	-	-	M6
Chrysotoxini									
<i>Chrysotoxum</i> sp.	M23	M1, M2	-	M5	M3, M4	M7	-	-	M6

Таблица
Мускулатура гениталий самцов семейства Syrphidae

Eristalinae (Milesiinae)									
Pipizini									
<i>Pipiza noctiluca</i> (L.)	M23	M1, M2	-	M5	M3, M4	M7	-	-	M6
<i>Neocnemodon vitripennis</i> (Mg.)	M23	M1, M2	-	M5	M3, M4	M7	-	-	M6
Rhingiini (Cheilosini)									
<i>Cheilosia</i> sp.	M23	M1, M2	M43	M5	M3, M4	M7	M25	-	M6
Volucellini									
<i>Volucella bombylans</i> (L.)	M23	M1, M2	-	M5	M3, M4	M7	-	-	M6
Eristalini									
<i>Eristalis nemorum</i> (L.)	M23	M1, M2	-	M5	M3, M4	M7	-	-	M6
<i>Helophilus</i> sp.	M23	M1, M2	-	M5	M3, M4	M7	M25	-	M6
Sericomyini									
<i>Sericomyia silentis</i> (Harr.)	M23	M1, M2	-	M5	M3, M4	M7	M25	-	M6
Brachyopini									
<i>Brachyopa bicolor</i> (Fll.)	M23	M1, M2	-	M5	M3, M4	M7	M25	-	M6
<i>Neoascia tenur</i> (Harr.)	M23	M1, M2	-	M5	M3, M4	M7	?	-	M6
Eumerini									
<i>Merodon</i> sp.	M23	M1 M2 ¹ M2 ²	-	M5 ¹ M5 ²	M3 ¹ , M3 ² , M4	M7	-	-	-
Milesiini									
<i>Syritta pipiens</i> (L.)	M23 ¹ M23 ²	M1, M2	-	M5	M3, M4	M7	-	-	M6

Table
Muscles of the male genitalia of Syrphidae

Обозначения к рисункам:

- aed* - (aedeagus) эдеагус
aed. ap - (aedeagal apodeme) аподема эдеагуса
cer - (cercus) церки
hyp - (hypandrium) гипандрий
ep - (epandrium) эпандрий
pm - (paramere) парамеры
sur - (surstylus) сурстили
sur. ap - (surstylar apodeme) аподема сурстилей
M1-M43 - (muscles) мышцы

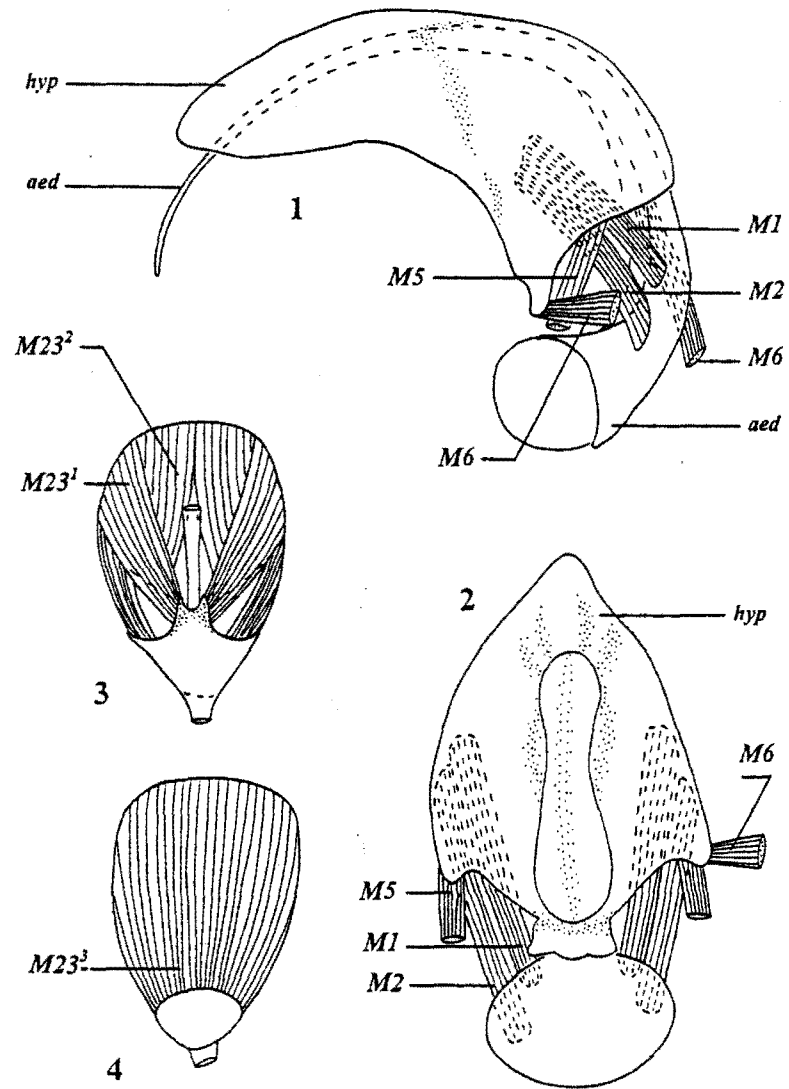


Рис. 1-4. *Microdon mutabilis* (Linnaeus).
 1-2 - гипандрий сбоку (1), дорсально (2); 3-4 - аподема эякулятора.

Figs 1-4. *Microdon mutabilis* (Linnaeus).
 1-2 - hypandrium, lateral view (1), dorsal view (2); 3-4 - ejaculatory apodeme.

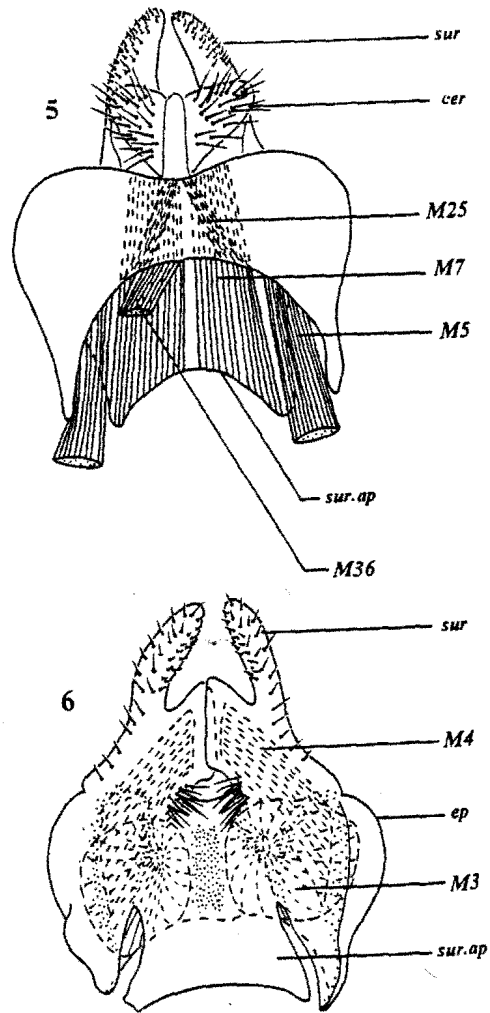


Рис. 5-6. *Microdon mutabilis* (Linnaeus).
5 - эпандрий дорсально; 6 - эпандрий вентрально.

Figs 5-6. *Microdon mutabilis* (Linnaeus).
5 - epandrium, dorsal view; 6 - epandrium, ventral view.

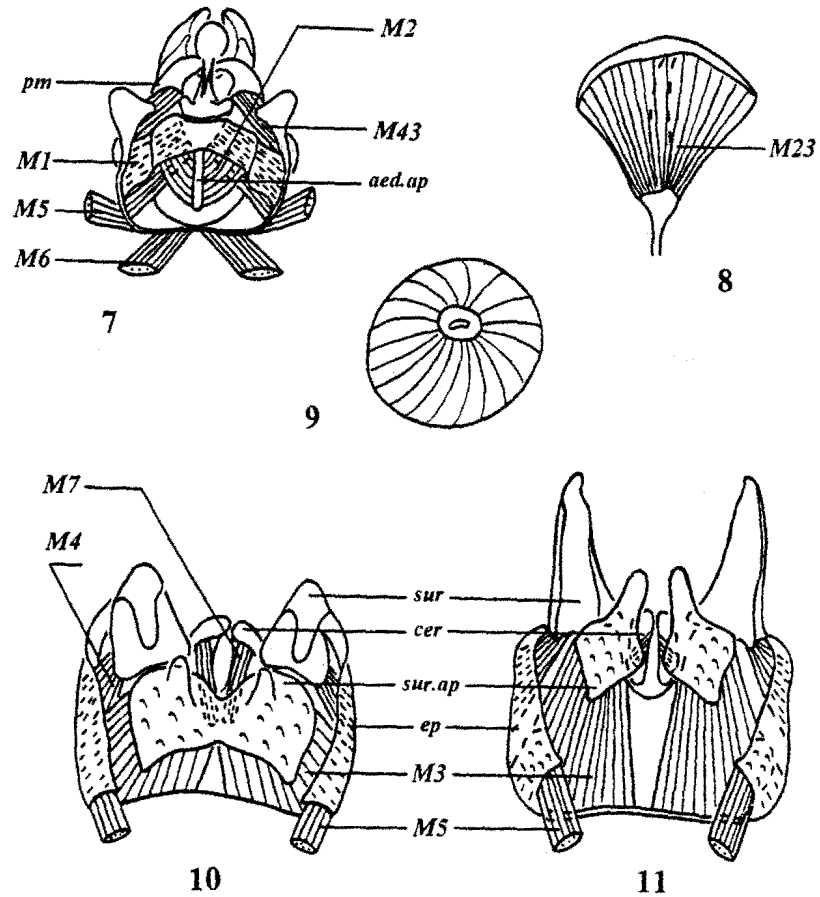


Рис. 7-11. *Paragus tibialis* (Fallén).
7 - гипандрий дорсально; 8 - аподема эякулятора сбоку; 9 - аподема эякулятора сверху; 10 - эпандрий вентрально; 11 - то же, сурстили отогнуты.

Figs 7-11. *Paragus tibialis* (Fallén).
7 - hypandrium, dorsal view; 8 - ejaculatory apodeme, ventral view; 9 - ejaculatory apodeme, over view; 10 - epandrium, ventral view; 11 - epandrium, ventral view, surstylus straightened out.

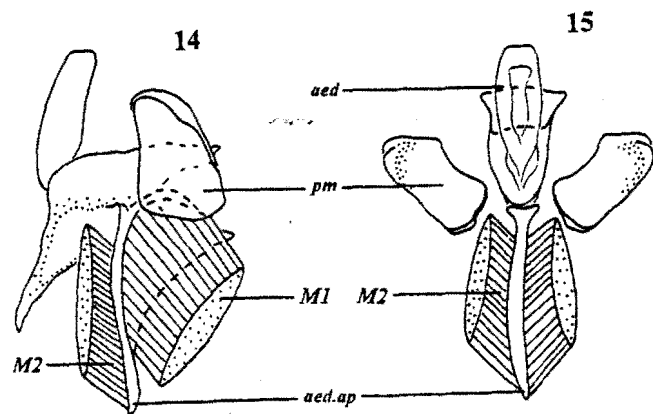
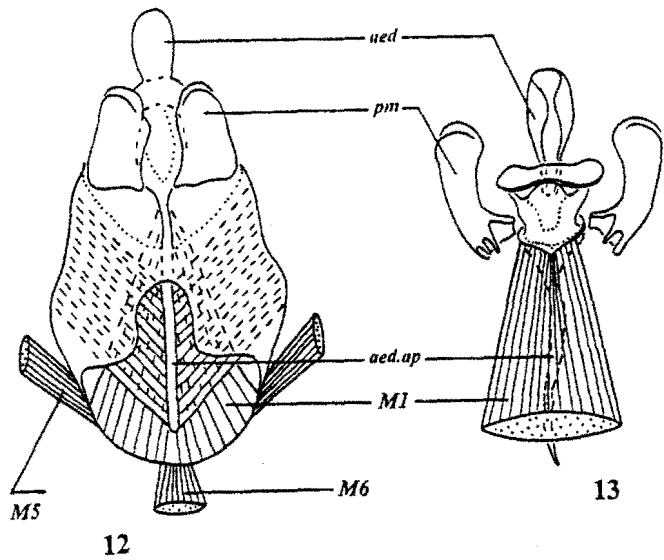


Рис. 12-15. *Syrphus ribesii* (Linnaeus).
12 - гипандрий дорсально; 13-15 - эдегальный комплекс вентрально (13, часть мышц удалена), сбоку (14), дорсально (15, часть мышц удалена).

Figs 12-15. *Syrphus ribesii* (Linnaeus).
12 - hypandrium, dorsal view; 13-15 - aedeagal complex, ventral view (13, part of muscles removed), lateral view (14), dorsal view (15); in figs 13 and 15 some muscles removed.

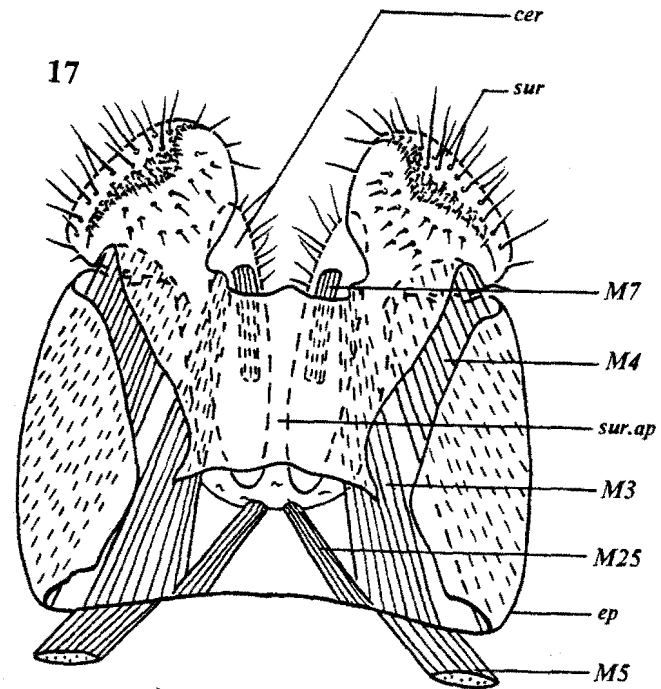
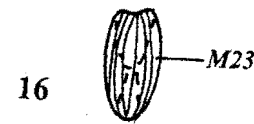


Рис. 16-17. *Syrphus ribesii* (Linnaeus).
16 - аподема эякулятора; 17 - эпандрий вентрально.

Figs 16-17. *Syrphus ribesii* (Linnaeus).
16 - ejaculatory apodeme; 17 - epandrium, ventral view.

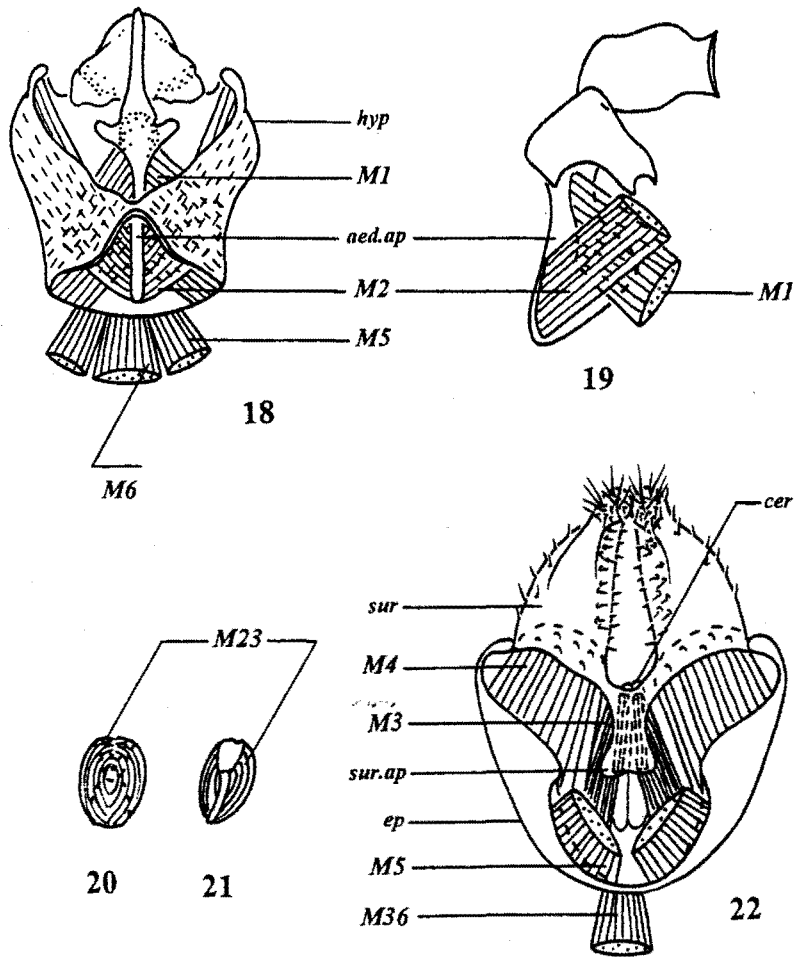


Рис. 18-22. *Metasyrphus corollae* (Fabricius).
18 - гипандрий дорсально; 19 - эдегальный комплекс сбоку; 20-21 - аподема эякулятора в разных ракурсах; 22 - эпандрий вентрально.

Figs 18-22. *Metasyrphus corollae* (Fabricius).
18 - hypandrium, dorsal view; 19 - aedeagal complex, lateral view; 20-21 - ejaculatory apodeme in different views; 22 - epandrium, ventral view.

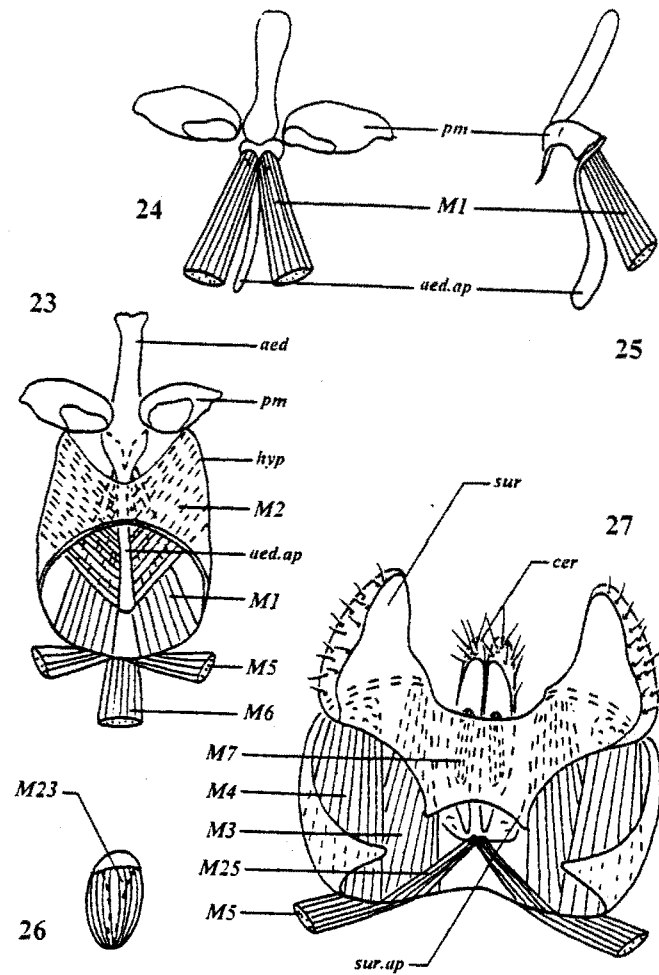


Рис. 23-27. *Episyrphus balteatus* (De Geer).
23 - гипандрий дорсально; 24-25 - эдегальный комплекс вентрально (24), сбоку (25); 26 - аподема эякулятора; 27 - эпандрий вентрально.

Figs 23-27. *Episyrphus balteatus* (De Geer).
23 - hypandrium, dorsal view; 24-25 - aedeagal complex, ventral view (24), lateral view (25); 26 - ejaculatory apodeme; 27 - epandrium, ventral view.

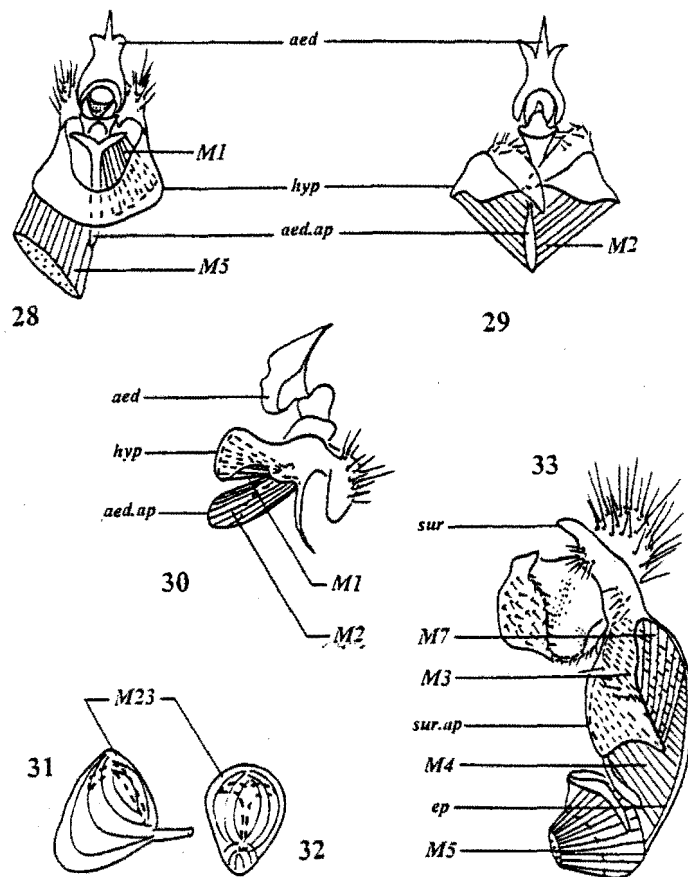


Рис. 28-33. *Sphaerophoria scripta* (Linnaeus).

28-30 - гипандрий вентрально (28, часть мышц удалена), дорсально (29), сбоку (30); 31-32 - аподема эякулятора в разных ракурсах; 33 - эпандрий (внутренний вид левой половины).

Figs 28-33. *Sphaerophoria scripta* (Linnaeus).

28-30 - hypandrium, ventral view (28, some muscles removed), dorsal view (29), lateral view (30); 31-32 - ejaculatory apodeme in different views; 33 - epandrium, (inner view of left half).

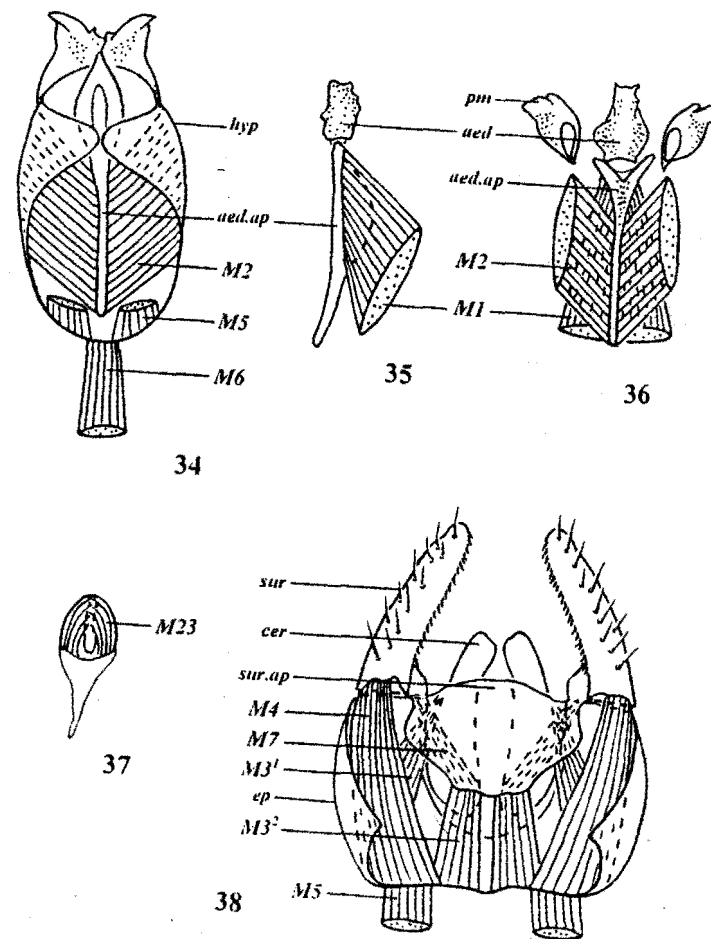
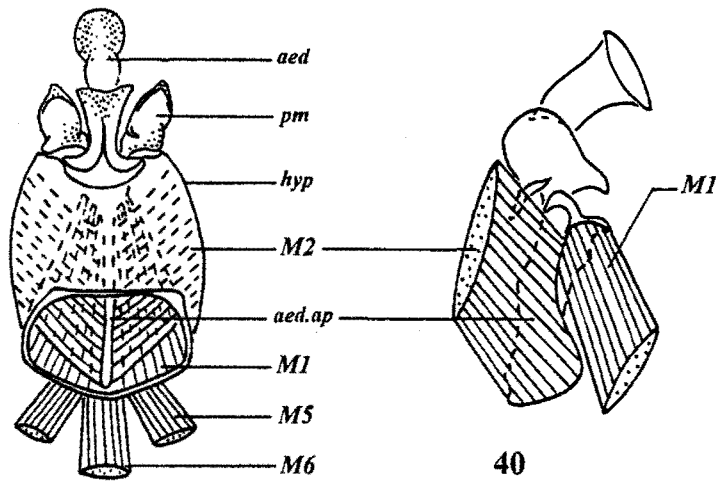


Рис. 34-38. *Melanostoma mellinum* (Linnaeus).

34 - гипандрий дорсально; 35-36 - эдеагальный комплекс сбоку (35, мышцы M2 удалены), дорсально (36); 37 - аподема эякулятора; 38 - эпандрий вентрально.

Figs 34-38. *Melanostoma mellinum* (Linnaeus).

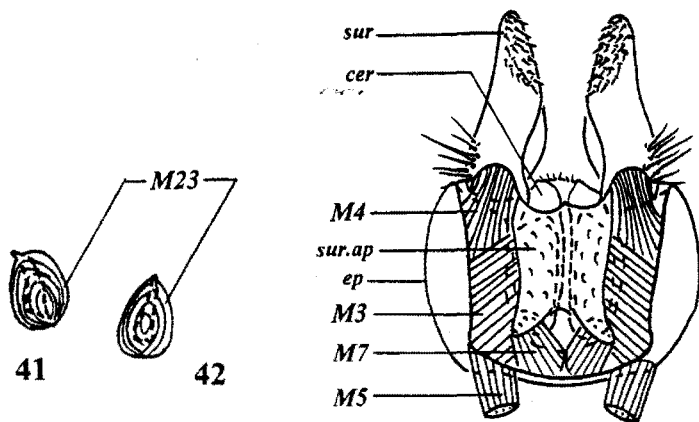
34 - hypandrium, dorsal view; 35-36 - aedeagal complex, lateral view (35, M2 muscles removed), dorsal view (36); 37 - ejaculatory apodeme; 38 - epandrium, ventral view.



39

40

43



41

42

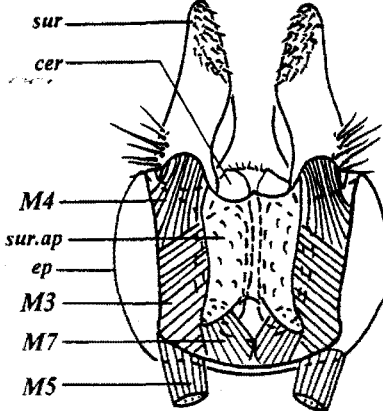
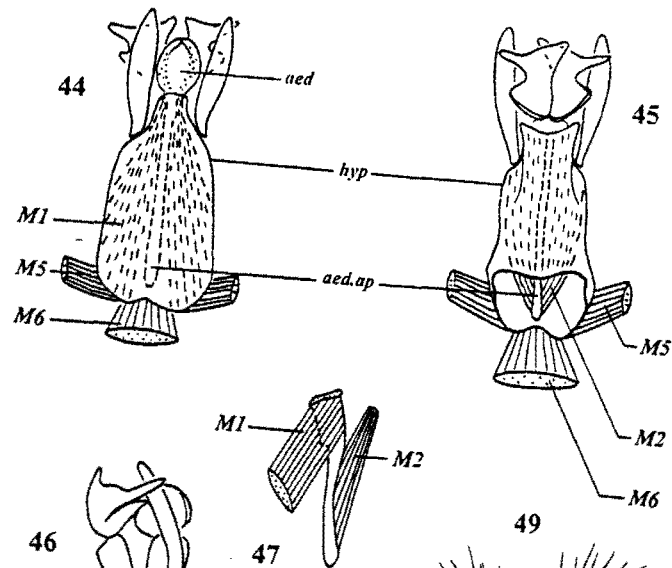


Рис. 39-43. *Chrysotoxum* sp.
39 - гипандрій дорсально; 40 - эдегальный комплекс сбоку; 41-42 - аподема эякулятора в разных ракурсах; 43 - эпандрій вентрально.

Figs 39-43. *Chrysotoxum* sp.

39 - hypandrium, dorsal view; 40 - aedeagal complex, lateral view; 41-42 - ejaculatory apodeme in different views; 43 - epandrium, ventral view.



44

45

M1

M5

aed.ap

M1

M2

M2

M6

46

47

49

M5

M6

sur

sur.ap

cer

M4

M3

M7

ep

M5

48

M23

Рис. 44-48. *Pipiza noctiluca* (Linnaeus).
44-46 - гипандрій вентрально (44), дорсально (45), сбоку (46); 47 - аподема эдегуса сбоку; 48 - аподема эякулятора; 49 - эпандрій вентрально.

Figs 44-48. *Pipiza noctiluca* (Linnaeus).

44-46 - hypandrium, ventral view (44), dorsal view (45), lateral view (46); 47 - aedeagal apodeme, lateral view; 48 - ejaculatory apodeme; 49 - epandrium, ventral view.

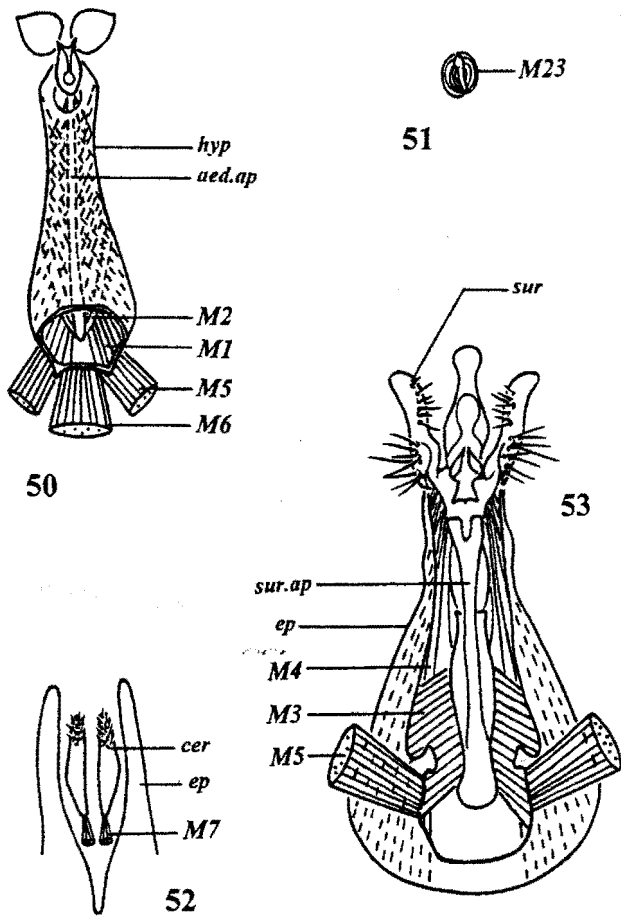


Рис. 50-53. *Neocnemodon vitripennis* (Meigen).
50 - гипандрий дорсально; 51 - аподема эякулятора; 52 - церки и дистальная часть эпандрия; 53 - эпандрий вентрально.

Figs 50-53. *Neocnemodon vitripennis* (Meigen).
50 - hypandrium, dorsal view; 51 - ejaculatory apodeme; 52 - cercus and distal part of epandrium; 53 - epandrium, ventral view.

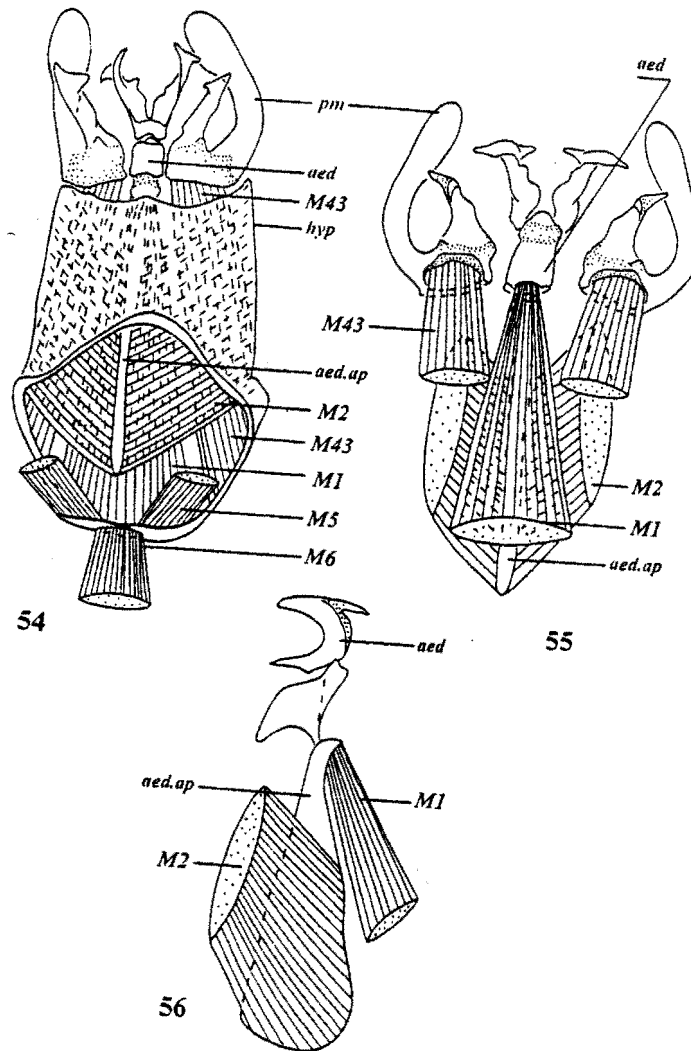
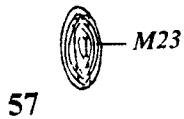
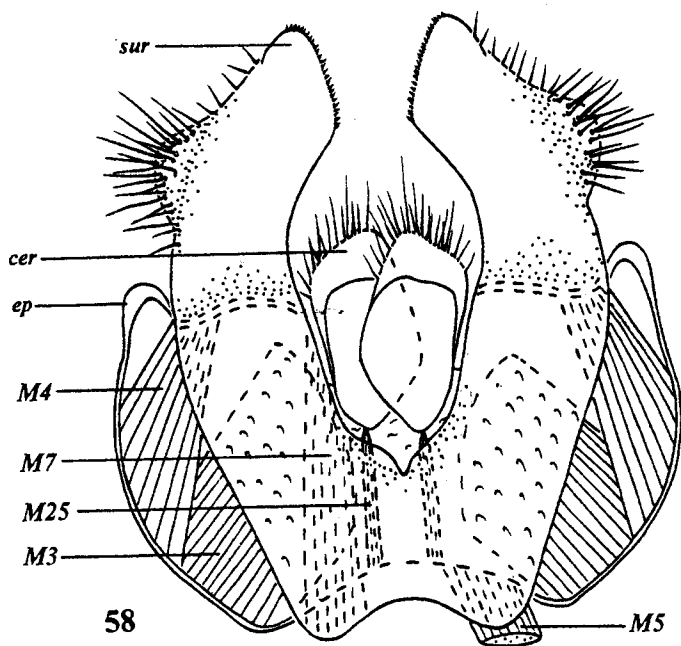


Рис. 54-56. *Cheilosia* sp.
54 - гипандрий дорсально; 55-56 - эдеагальный комплекс вентрально (55), сбоку (56).

Figs 54-56. *Cheilosia* sp.
54 - hypandrium, dorsal view; 55-56 - aedeagal complex, ventral view (55), lateral view (56).



57



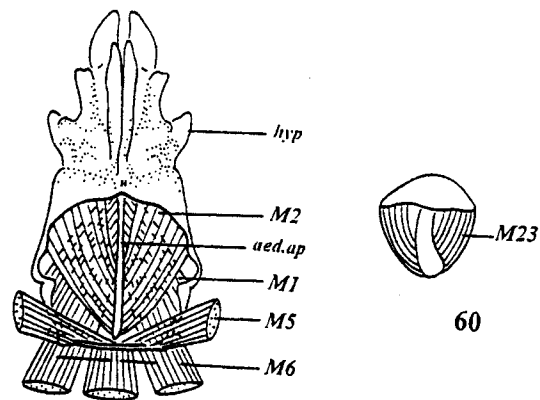
58

Рис. 57-58. *Cheilosia* sp.

57 - аподема эякулятора; 58 - эпандрий вентрально (часть мышц удалена).

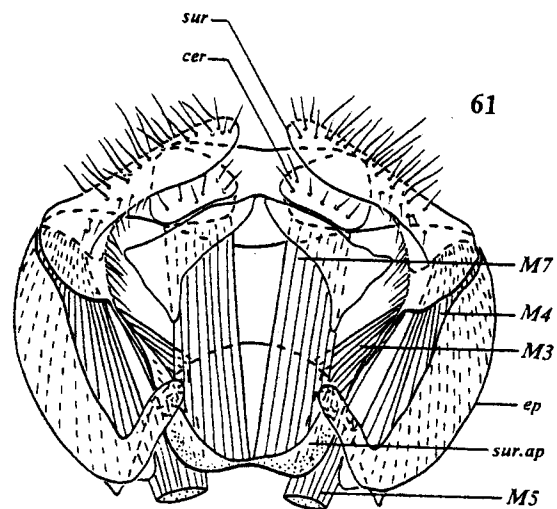
Figs 57-58. *Cheilosia* sp.

57 - ejaculatory apodeme; 58 - epandrium, ventral view (some of muscles removed).



60

59



61

Рис. 59-61. *Volucella bombylans* (Linnaeus).

59 - гипандрий дорсально; 60 - аподема эякулятора; 61 - эпандрий вентрально.

Figs 59-61. *Volucella bombylans* (Linnaeus).

59 - hypandrium, dorsal view; 60 - ejaculatory apodeme; 61 - epandrium, ventral view.

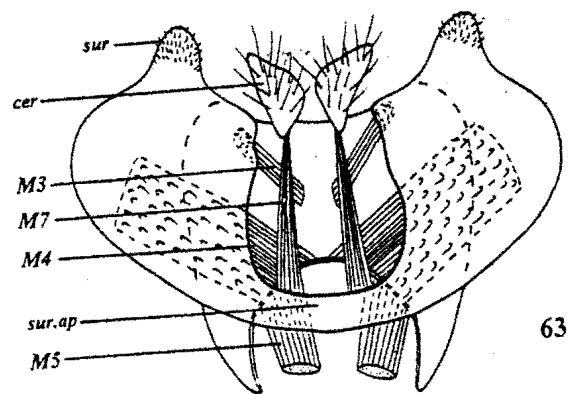
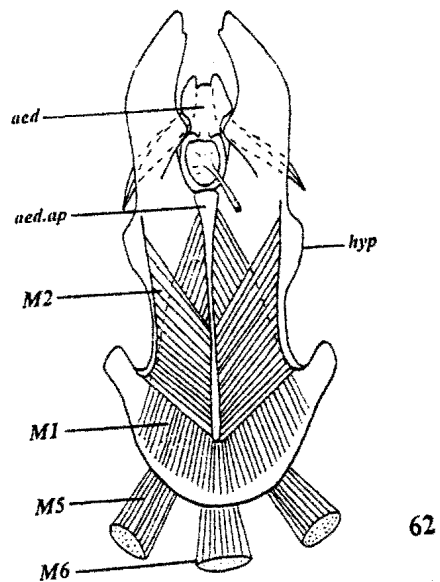


Рис. 62-63. *Eristalis nemorum* (Linnaeus).
62 - гипандрій дорсально; 63 - эпандрій вентрально.

Figs 62-63. *Eristalis nemorum* (Linnaeus).
62 - hypandrium, dorsal view; 63 - epandrium, ventral view.

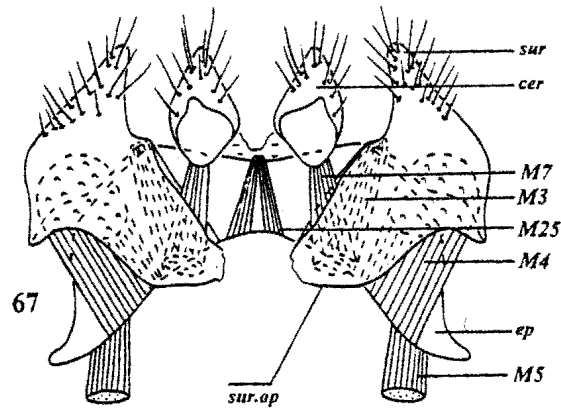
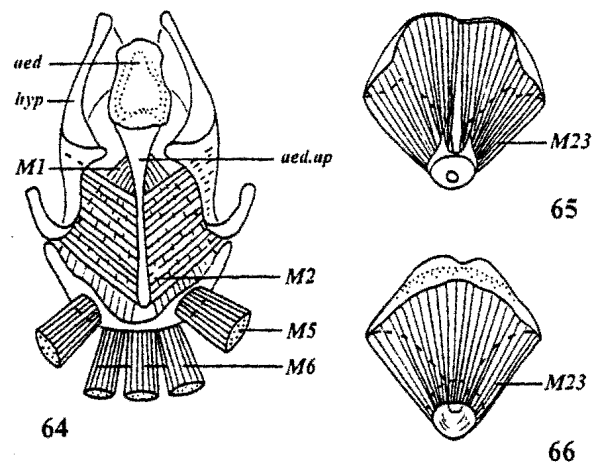


Рис. 64-67. *Helophilus* sp.

64 - гипандрій дорсально; 65-66 - аподема эякулятора в разных ракурсах;
67 - эпандрій вентрально (аподема сурстилей разрезана по середине, эпандрій развернут).

Figs 64-67. *Helophilus* sp.

64 - hypandrium, dorsal view; 65-66 - ejaculatory apodeme in different views;
67 - epandrium, ventral view (surstylar apodeme cut, epandrium unfolded).

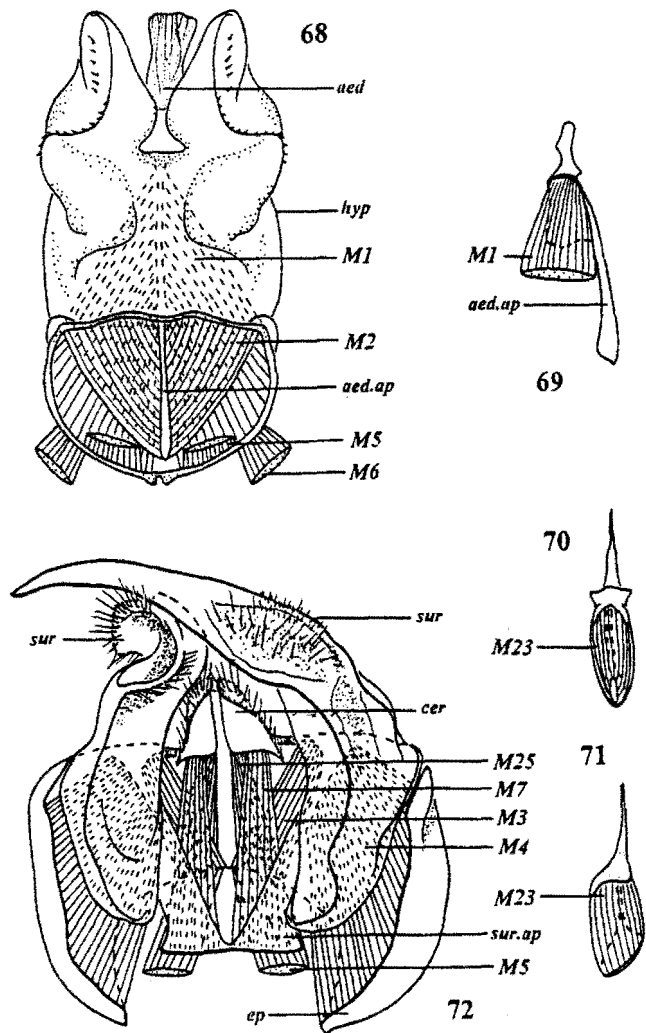


Рис. 68-72. *Sericomyia silentis* (Harris).

68 - гипандрій дорсально; 69 - аподема эдеагуса (мышцы M2 удалены); 70-71 - аподема эякулятора в разных ракурсах; 72 - эпандрій вентрально.

Figs 68-72. *Sericomyia silentis* (Harris).

68 - hypandrium, dorsal view; 69 - aedeagal apodeme (M2 muscles removed); 70-71 - ejaculatory apodeme in different views; 72 - epandrium, ventral view.

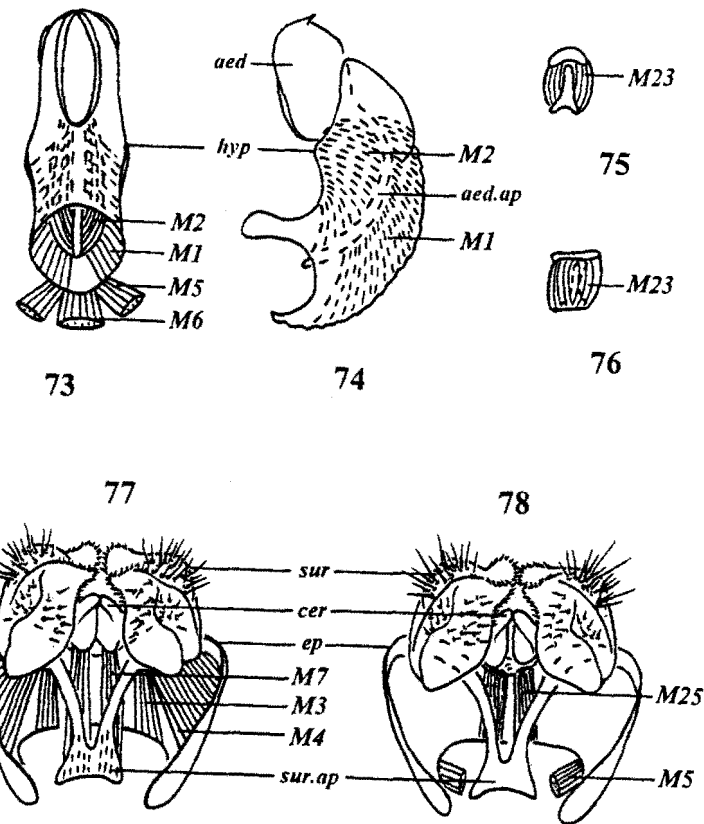


Рис. 73-78. *Brachyopa bicolor* (Fallén).

73-74 - гипандрій дорсально (73), сбоку (74); 75-76 - аподема эякулятора в разных ракурсах; 77-78 - эпандрій вентрально (часть мышц удалена).

Figs 73-78. *Brachyopa bicolor* (Fallén).

73-74 - hypandrium, dorsal view (73), lateral view (74); 75-76 - ejaculatory apodeme in different views; 77-78 - epandrium, ventral view (some of muscles removed).

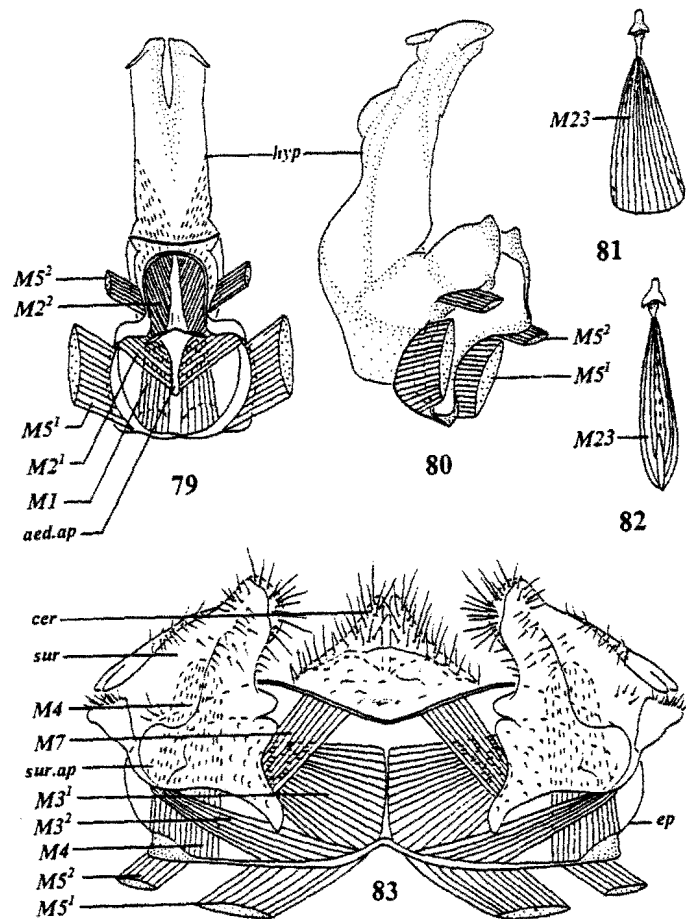


Рис. 79-83. *Merodon* sp.

79-80 - гипандрий дорсально (79), сбоку (80); 81-82 - аподема эякулятора в разных ракурсах; 83 - эпандрий вентрально (аподема сурстилей разрезана пополам, эпандрий развернут).

Figs 79-83. *Merodon* sp.

79-80 - hypandrium, dorsal view (79), lateral view (80); 81-82 - ejaculatory apodeme in different views; 83 - epandrium, ventral view (surstylar apodeme cut, epandrium unfolded).

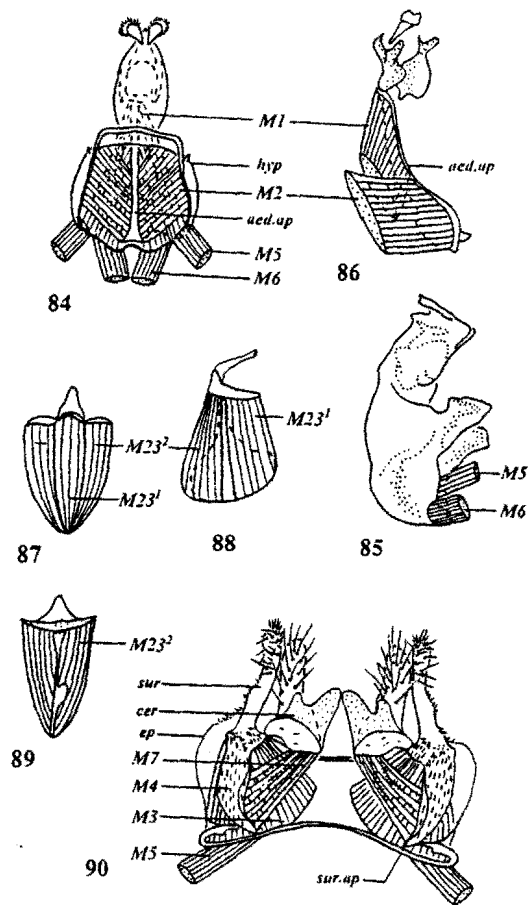


Рис. 84-90. *Syrirta pipiens* (Linnaeus).

84-85 - гипандрий дорсально (84), сбоку (85); 86 - эдегальный комплекс; 87-89 - аподема эякулятора в разных ракурсах; 90 - эпандрий вентрально (аподема сурстилей разрезана пополам, эпандрий развернут).

Figs 84-90. *Syrirta pipiens* (Linnaeus).

84-85 - hypandrium, dorsal view (84), lateral view (85); 86 - aedeagal complex; 87-89 - ejaculatory apodeme in different views; 90 - epandrium, ventral view (surstylar apodeme cut, epandrium unfolded).

Ольга Георгиевна Овчинникова

**Мускулатура гениталий самцов двукрылых
семейства Syrphidae (Diptera)**

Чтения памяти Н.А. Холодковского
Доклад на пятьдесят втором ежегодном чтении 1 апреля 1999 г.

Утверждено к печати
Русским энтомологическим обществом
25.10.1999

Оригинал-макет *В.А. Кривохатский*

Подписано к печати 30.12.1999.

Формат 60x84 $\frac{1}{16}$. Печ. л. 4.5. Тираж 300 экз.

Зоологический институт РАН, 199034, СПб., Университетская наб., 1