

УДК 595.78 : 591.473

В. И. Кузнецов, А. А. Стекольников

**НОМЕНКЛАТУРА И ОСОБЕННОСТИ ЭВОЛЮЦИИ МЫШЦ
ТЕРМИНАЛЬНЫХ СЕГМЕНТОВ БРЮШКА ЧЕШУЕКРЫЛЫХ
(LEPIDOPTERA)**

Применение признаков скелетных структур генитального аппарата в систематике чешуекрылых имеет более чем полувековую историю, и в настоящее время выделение новых таксонов уже немислимо без тщательного описания гениталий. В последние 2 десятилетия для филогенетического анализа в различных группах этого отряда стали широко использовать расположение мышц и функционирование гениталий (Кузнецов, Стекольников, 1973, 1977, 1978, 1981, 1984; Razowski, 1976; Тихомиров, 1979). Вышли в свет также глубокие сравнительно-морфологические исследования генитального аппарата чешуекрылых, преимущественно из архаичных таксонов (Hannemann, 1957; Birket-Smith, 1974a, б; Birket-Smith, Kristensen, 1974; Kristensen, 1984a, б). В этих работах наметились разночтения в трактовке происхождения и эволюции отдельных придатков и мышц, однако пока нет удовлетворительной единой номенклатуры мускулатуры гениталий, и поэтому применяются различные способы обозначения мышц. Форбс (Forbes, 1939) называл их по характеру функционирования. Ханнеманн дал мышцам описательные названия по месту их прикрепления, а Биркет-Смит и Кристенсен использовали цифровую номенклатуру. В наших работах применялась цифровая номенклатура мышц с указанием их функционального назначения.

К сожалению, все эти номенклатурные системы имеют определенные недостатки. Так, использование функционального критерия или критерия расположения мышц мало пригодно из-за наблюдаемых эволюционных изменений как в характере функционирования, так и в расположении мышц. Цифровая номенклатура более нейтральна, но различна у разных авторов и требует унификации. В настоящем сообщении предпринимается попытка создания новой номенклатуры мышц, в основу которой положен эволюционный критерий. Это не исключает использования нейтральной цифровой номенклатуры мышц в отдельных статьях.

**Унифицированная номенклатура мышц
терминальных сегментов брюшка**

Мускулатура генитальных и висцеральных сегментов во многом должна быть гомодинамной, так как возникла несомненно из одного и того же источника — на основе мышц изоморфных туловищных сегментов аннелидоподобных предков насекомых. Это положение позволяет разработать универсальную номенклатуру мышц для *Lepidoptera*, пригодную как для висцеральных сегментов, так и для генитального комплекса. Мышцы, найденные в висцеральных сегментах брюшка чешуекрылых, за немногим исключением действительно имеют своих гомологов в генитальном аппарате. Каждый сегмент брюшка включает группы тергальных, стернальных, тергостернальных и стернотергальных мышц. Дальнейшее подразделение этих мышечных групп рассмотрено ниже. Эталонным сегментом висцерального отдела брюшка для обозначения мышц выбран 8-й сегмент. Для сопоставления предлагаемой новой номенклатуры с основными имеющимися в литературе разработками дана специальная таблица, а в последующем тексте особо отмечено или обсуждается соответствие ряда названий мышц с ранее предложенными их обозначениями в наших предшествующих публикациях (Кузнецов, Стекольников, 1973, 1978, 1984). Новая унификация номенклатуры пред-

Сопоставление предлагаемой новой номенклатуры генитальных мышц *Lepidoptera* с другими номенклатурами: Биркет-Смит (Б), Кристенсен (К), Кузнецов, Стекольников (К, С). Обозначения предлагались для отряда в целом (Lep.), Agathiphagidae (A), Epimartyria-Micropterigidae (Ep.), Micropterix-Micropterigidae (M.), Eriocraniidae (Er.), Nepialidae (H), Xyloryctidae (X), Cossidae (C)

Lep.	Lep.	A	Ep.	M.	Er.	H.	X.	C.
К, С	К, С	К	К	Б	Б	Б	Б	Б
<i>mg.ed-1</i>	<i>m</i> ₂	—	—	<i>M.4</i>	—	—	<i>m.3</i>	<i>m.3</i>
<i>mg.ed-m</i>	<i>m</i> ₄	<i>M.8</i>	—	<i>M.9</i>	<i>M.3</i>	<i>m.5</i>	<i>m.4</i>	<i>m.4</i>
<i>mg.ev-1</i>	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>mg.ev-m</i>	<i>m</i> ₁₄	—	—	—	—	—	—	—
<i>mg.il</i>	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>mg.im</i>	<i>m</i> ₇	—	—	? <i>M.5</i>	—	—	<i>m.5</i>	<i>m.5</i>
<i>mg.ne 1</i>	<i>m</i> ₉	—	—	—	—	—	—	—
<i>mg.ne 2</i>	<i>m</i> ₁₈	—	—	—	—	—	—	—
<i>mg.ni</i>	<i>m</i> ₈	—	—	—	—	—	—	—
<i>mlm.a</i>	<i>m</i> ₃	<i>M.3</i>	<i>M.9</i>	<i>M.7.8</i>	<i>M.7.8</i>	<i>m.7.8</i>	<i>m.8</i>	<i>m.8, m.9</i>
<i>mlm.ne</i>	<i>m</i> ₂₄	—	—	—	—	—	—	—
<i>mlm.ni 1</i>	<i>m</i> ₃₁	—	—	—	—	—	—	<i>m.11</i>
<i>mlm.ni 2</i>	<i>m</i> ₃₀	—	—	—	—	<i>m.11</i>	<i>m.11</i>	—
<i>mlm.p</i>	<i>m</i> ₁₃	—	<i>M.10</i>	<i>M.6</i>	<i>M.6</i>	<i>m.6</i>	<i>m.10</i>	—
<i>mph. ea</i>	<i>m</i> ₆	<i>M.4</i>	<i>M.5</i>	<i>M.11</i>	<i>M.11</i>	—	<i>m.7, m.10</i>	<i>m.7</i>
<i>mph.ep</i>	<i>m</i> ₅	<i>M.5</i>	<i>M.6</i>	<i>M.10</i>	<i>M.10</i>	—	<i>m.6</i>	<i>m.6</i>
<i>mph.il-t</i>	<i>m</i> ₂₁	<i>M.7</i>	<i>M.7</i>	—	—	—	<i>m.15</i>	—
<i>mph. it-v</i>	<i>m</i> ₂₈	<i>M.6</i>	<i>M.8</i>	—	—	<i>m.9</i>	—	—
<i>mph.ne</i>	<i>m</i> ₂₇	—	—	—	—	—	—	—
<i>mph.ni</i>	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>mr</i>	<i>m</i> ₁₇	<i>M.11, M.12</i>	—	<i>M.10, 21</i>	—	—	—	—
<i>ms.9—10</i>	<i>m</i> ₂₉	—	—	<i>M.02</i>	—	—	—	—
<i>ms.10—11</i>	<i>m</i> ₂₀	—	—	<i>M.22</i>	<i>M.22</i>	—	—	—
<i>msd-v.9</i>	<i>m</i> ₂₃	—	—	—	—	—	—	—
<i>msd-v.10</i>	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>mst-t.9</i>	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>mst-t.10</i>	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>mst-v.9</i>	<i>m</i> ₂₅	—	—	—	—	—	—	—
<i>mst-v.10</i>	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>ms-t. 9—10</i>	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>ms-t. 10—11</i>	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>mt. 9—10</i>	<i>m</i> ₁	<i>M.1</i>	<i>M.11</i>	—	<i>M.1</i>	—	<i>m.1</i>	<i>m.1</i>
<i>mt. 10—11</i>	<i>m</i> ₁₀	<i>M.10</i>	<i>M.13</i>	<i>M.d9</i>	<i>M.20</i>	—	<i>m.2</i>	<i>m.2</i>
<i>mtd-v.9</i>	<i>m</i> ₁₂	<i>M.9</i>	—	—	—	—	<i>m.20</i>	—
<i>mid-v.10</i>	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>mit-t.9</i>	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>mit-t.10</i>	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>mt-s.9</i>	<i>m</i> ₂₂	<i>M.2</i>	—	—	—	<i>m.4</i>	—	—
<i>mt-s.10</i>	<i>m</i> ₁₅	<i>M.13</i>	<i>M.12</i>	—	—	—	—	—
<i>mt-s.9—10</i>	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>mt-s.10—11</i>	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>mtt-v.9</i>	<i>m</i> ₁₁	—	—	<i>M.i9</i>	<i>M.i9</i>	<i>m.i9</i>	—	—
<i>mtt-v.10</i>	<i>m</i> ₁₆	—	—	<i>M.i10</i>	<i>M.i10</i>	—	—	—

Примечание. В основе принятых сокращений использованы сочетания первых букв существительных и прилагательных, составляющих названия мышц, с цифрами, обозначающими порядковый номер сегментов, в которых или между которыми расположены данные мышцы. Порядковые номера сегментов, указанных в аббревиациях, являются единственными маркерами интерсегментарного или интрасегментарного характера данной мышцы. Из сложных слов заимствованы 2 первые буквы, разделенные дефисом.

полагает гомологизацию мышц терминальных сегментов брюшка в пределах отряда, и это сопоставление основано на предполагаемой гомологии мышц.

Группа тергальных мышц (musculi tergaes)

A — тергальные интерсегментарные мышцы (m. tergaes intersegmentales). Мышцы *mt.8—9* обнаружены у всех исследованных видов и могут быть представлены 2 парами, например, у *Pseudotelphusa sca-*

lella S c. Мышцы *mt*.9—10 соответствуют m_1 и функционируют чаще всего как депрессоры ункуса. Мышцы *mt*.10—11 соответствуют m_{10} , ретракторам анального конуса, которые у *Papilionomorpha* теряют связь с 11-м сегментом, а их переднее место прикрепления перемещается на тергит 9-го сегмента брюшка.

Б — тергалные интрасегментарные мышцы (m. tergales intrasegmentales):

1 — тергалные интрасегментарные продольные мышцы (m. tergales intrasegmentales longitudinales) — *mtl-t*.8. Обнаружены только у *Malacosoma neustria* L. В 9-м и 10-м сегментах не найдены.

2 — тергалные интрасегментарные дорсовентральные мышцы (m. tergales intrasegmentales dorsoventrales) — *mtd-v*.8. В висцеральных сегментах обнаружены только у *Aroga velocella* Dup. (Gelechiidae). Мышцы *mtd-v*.9 соответствуют m_{12} некоторых Pugaustidae и Gelechiidae. Мышцы *mtd-v*.10 не найдены.

3 — тергалные интрасегментарные поперечные мышцы (m. tergales intrasegmentales transversales) — *mtt-v*.8. Поперечные мышцы *mtt-v*.9 и *mtt-v*.10 считаются производными крыловидных мышц (Birket-Smith, Kristensen, 1974). Мышцы *mtt-v*.9 соответствуют m_{11} у Micropterigidae, Eriocraniidae, Hepialidae и некоторых Papilionomorpha. Поперечные мышцы в 10-м сегменте (*mtt-v*.10) описаны у Micropterigidae (Hannemann, 1957) и Eriocraniidae (Birket-Smith, Kristensen, 1974).

Группа стернальных мышц (musculi sternales)

А — стернальные интерсегментарные мышцы (m. sternales intersegmentales) — *ms*.8—9. Обнаружены у всех исследованных видов. Присутствуют в количестве 2, 3 и даже 4 пар мышц, как, например, у *Euthrix potatoria* L. Мышцы *ms*.9—10 соответствуют мышцам, указанным для Micropterigidae (Birket-Smith, 1974) и обозначены им как *M*.02. Мышцы *ms*.10—11 соответствуют мускулам, которые были описаны (Birket-Smith, 1974; Birket-Smith, Kristensen, 1974) как *M*.22 в гениталиях Micropterigidae и Eriocraniidae, а также в гениталиях Sesiidae (Кузнецов, Стекольников, 1981) как m_{20} .

Б — стернальные интрасегментарные мышцы (m. sternales intrasegmentales):

1 — стернальные интрасегментарные продольные мышцы (m. sternales intrasegmentales longitudinales) — *mst-l*.8. Обнаружены в 8-м сегменте только у *Aroga velocella* Dup. (Gelechiidae). В 9-м и 10-м сегментах эти мышцы не найдены.

2 — стернальные интрасегментарные дорсовентральные мышцы (m. sternales intrasegmentales dorsoventrales) — *msd-v*.8. В 8-м сегменте не найдены. Мышцы *msd-v*.9 соответствуют мышцам m_{23} в 2 родах Gelechiidae (Кузнецов, Стекольников, 1984). Мышцы *msd-v*.10 не найдены.

3 — стернальные интрасегментарные поперечные мышцы (m. sternales intrasegmentales transversales) — *mst-v*.8. В 8-м сегменте не найдены. Известны только для 9-го сегмента (*mst-v*.9) у *Batrachedra praeangusta* H w.

Группа тергостернальных мышц (musculi tergo sternales)

А — тергостернальные интерсегментарные мышцы (m. tergo sternales intersegmentales) — *mt-s*.8—9. Свойственны только для относительно крупных форм (Noctuidae, Geometridae, Lasiocampidae, Cossidae). В 9-м и 10-м сегментах не найдены.

Б — тергостернальные интрасегментарные мышцы (m. tergo sternales intrasegmentales) — *mt-s*.8. Обнаружены только у *Pseudotelphusa scalella* S c. (Gelechiidae) и *Odonestris pruni* L. (Lasiocampidae). Мышцы *mt-s*.9 соответствуют m_{22} (по нашей цифровой номенклатуре) и развиты у Agathiphagidae (Kristensen, 1984), а также у Hepialidae, Ade-

lidae, Opotegidae, Nepticulidae и у некоторых Papilionomorpha. В 10-м сегменте мышцы *mt-s.10* встречаются только у Agathiphagidae и Epimar-tyria Wlsgm. (Kristensen, 1984a, 1984b).

Группа терговальварных мышц (musculi tergovalvales) — *mt-v*.

Пока найдены только у *Epermenia illigerella* Hb. (Gaedike, 1970). Очевидно эти мышцы могут считаться производными тергостернальных интерсегментарных мышц.

Группа стернотергальных интерсегментарных мышц (musculi sternotergales intersegmentales) — *ms-t.8—9*.

Найдены в 8-м сегменте только у Noctuidae (Forbes, 1939). В 9-м и 10-м сегментах эти мышцы не обнаружены.

Помимо перечисленных мышц, в гениталиях сохраняется, хотя и в измененном виде, мускулатура брюшных конечностей, полностью редуцированная в висцеральных сегментах. Кроме того, в гениталиях самцов чешуекрылых развита специальная фаллическая мускулатура, о происхождении которой можно высказывать лишь отдельные догадки. Ниже приводятся комплексы мышц, развитые только в генитальном аппарате. Они подразделяются на первичные мышцы, имевшиеся у предков чешуекрылых, включая и мышцы медиальной пластинки, и вторичные мышцы, возникающие в эволюции чешуекрылых позднее.

Группа мышц гонопод (вальварная мускулатура) — musculi gonopodales

А — первичные мышцы:

1 — наружные мышцы гонопод. Эти мышцы отходят от 9-го сегмента брюшка и прикрепляются к основанию вальв. Имеются: а — наружный дорсомедиальный мускул гонопод (*m. gonopodalis externus dorsomedialis*) — *mg.ed-m*. Соответствуют флексорам вальв (m_4); б — наружный дорсолатеральный мускул гонопод (*m. gonopodalis externus dorsolateralis*) — *mg.ed-l*. Соответствуют тергальным экстензорам вальв (m_2); в — наружный вентромедиальный мускул гонопод (*m. gonopodalis externus ventromedialis*) — *mg.ev-m*. Соответствуют флексорам вальв (m_{14}); г — наружный вентролатеральный мускул гонопод (*m. gonopodalis externus ventrolateralis*) — *mg.ev-l*. Эти мышцы в гениталиях чешуекрылых еще не обнаружены, но известны для ручейников (Trichoptera).

2 — внутренние мышцы гонопод: а — внутренний медиальный мускул гонопод (*m. gonopodalis internus medialis*) — *mg.im*. Соответствуют интервальварным мышцам (m_7), сгибающим вальвы; б — внутренний латеральный мускул гонопод (*m. gonopodalis internus lateralis*) — *mg.il*. У чешуекрылых не найдены, но развиты у Mecoptera.

Б — вторичные мышцы:

1 — вторичный наружный мускул гонопод (*m. gonopodalis novus externus*) — *mg.ne*. Мышцы *mg.ne 1* найдены у *Talaeporia tubulosa* Retz. (Psychidae). Они связывают базальные отростки вальв с субанальной пластинкой и соответствуют мышцам m_9 . Непарная поперечная мышца *mg.ne 2* соответствует m_{18} , обнаруженной Тихомировым (1979) у *Hydrillodes funeralis* Warr. (Noctuidae). Эта мышца связывает друг с другом основания саккулусов вальв.

2 — вторичный внутренний мускул гонопод (*m. gonopodalis novus internus*) — *mg.ni*. Эти мышцы соответствуют m_8 , найденным у *Ypsolopha dentella* Den. et Schiff. (Plutellidae). Они связывают вершины базальных отростков с медиальной областью транстиллы. Позднее мышцы с таким же положением были описаны у 2 видов совок из подсем. Heliothinae Тихомиров, 1979).

Группа фаллических мышц (musculi phallici)

А — первичные мышцы:

1 — наружные мышцы фаллуса. Предполагается их происхождение на основе мышечных волокон гонапофизов генитального сегмента. Имеются: а — передний наружный мускул фаллуса (m. phallicus externus anterior) — *mph.ea*. Соответствуют ретракторам фаллуса или эдеагуса (m_6); б — задний наружный мускул фаллуса (m. phallicus externus posterior) — *mph.ep*. Соответствуют протракторам фаллуса или эдеагуса (m_5).

2 — внутренние мышцы фаллуса: а — продольный внутренний мускул фаллуса (m. phallicus internus longitudinalis) — *mph.il-t*. У Agathiphagidae и *Epimartyria* Wlsgm. (Micropterigidae) эти мышцы расположены внутри фаллотеки (Kristensen, 1984a, 1984b), а у Papilionomorpha соответствуют ретракторам везики (m_{21}); б — поперечный внутренний мускул фаллуса (m. phallicus internus transversalis) — *mph.it-v*. Описаны Кристенсеном (Kristensen, 1984b) для Agathiphagidae и Micropterigidae.

Б — вторичные мышцы:

1 — наружный вторичный мускул фаллуса (m. phallicus novus externus) — *mph.ne*. Пара мышц, найденная только у *Schreckensteinia festaliella* Hb. (m_{27}). Эти тонкие и длинные мышцы идут вдоль эдеагуса от его основания к вершине юксты.

2 — внутренний вторичный мускул фаллуса (m. phallicus novus internus) — *mph.ni*. Не найдены, однако их присутствие у чешуекрылых не исключается.

Группа мышц медиальной пластинки (musculi laminae mediale)

А — первичные мышцы медиальной пластинки — производные части мышечных волокон фаллических наружных мышц.

1 — передний мускул медиальной пластинки (m. laminae mediale anterior) — *mlm.a*. Соответствуют мышцам m_3 .

2 — задний мускул медиальной пластинки (m. laminae mediale posterior) — *mlm.p*. Соответствуют мышцам m_{13} .

Б — вторичные мышцы медиальной пластинки.

1 — наружный вторичный мускул медиальной пластинки (m. laminae mediale novus externus) — *mlm.ne*. Известна 1 пара мышц (m_{24}), описанная для *Anarsia bipinnata* Meug. из Gelechiidae и связывающая юксту с латеральной областью винкулума. Возникает на основе стернальных дорсовентральных мышц *msd-v*.9.

2 — внутренний вторичный мускул медиальной пластинки (m. laminae mediale novus internus) — *mlm.ni*. Известны только 2 пары мышц. Мышцы *mlm.ni* 1 описаны Биркет-Смитом (Birket-Smith, 1974a) внутри юксты как *m. 11* у *Xyleutes* Hb. (Cossidae). Мышцы *mlm.ni* 2 также обнаружены Биркет-Смитом (Birket-Smith, 1974b, 1974в) в гениталиях Nepialidae и *Cryptophasa lasiocosma* Lower (Xyloryctidae) и описаны им как *m. 11*.

Группа ректальных мышц (musculi rectales) — *mr*.

Мышцы, подходящие к ректуму от 10-го тергита, обнаружены впервые Ханнеманном (Hannemann, 1957). В последующем они были обнаружены в количестве 2 пар у Agathiphagidae (Kristensen, 1984b).

Тенденции в эволюции мускулатуры терминальных сегментов

Анализ мускулатуры 8-го сегмента брюшка чешуекрылых показывает, что преимущественное развитие в нем получают интерсегментарные мышцы, обеспечивающие ретракцию гениталий. Постоянно присутствуют

тергалные мышцы. Всегда мощного развития достигают и стернальные мышцы, особенно у форм с развитым саккусом. При этом количество стернальных интерсегментарных мышц может достигать 4 пар, как, например, у *Euthrix potatoaria* L. Тергостернальные интерсегментарные мышцы также хорошо представлены у *Papilionomorpha* и не были найдены лишь у исследованных гелехиоидных молей (Кузнецов, Стекольников, 1984). Из интерсегментарных мышц слабо развиты только стернотергалные мышцы, найденные всего лишь у одного вида *Septis arctica* F г. (Forbes, 1939). Однако в целом интерсегментарная мускулатура 8-го сегмента эволюционирует в сторону ее усиления, благодаря интенсификации функции мышц, как ретракторов генитального аппарата, а также благодаря смене функции ретракторов гениталий некоторых из них на функцию протракторов гениталий (часть стернальных продольных мышц).

В 9-м и 10-м сегментах из приведенных интерсегментарных мышц развиты только тергалные (*mt.9—10* и *mt.10—11*). Стернальные мышцы присутствуют крайне редко и преимущественно у архаичных чешуекрылых (*Micropterigidae*, *Egiocraniidae*, *Sesiidae*), а тергостернальные и стернотергалные отсутствуют вовсе. Таким образом интерсегментарная мускулатура в 8-м и последующих сегментах эволюционирует в разных направлениях. В прегенитальном сегменте эти мышцы получают мощное развитие, в то время как в генитальных сегментах подвергаются далеко идущей редукции. Как отмечалось, исключение составляют хорошо развитые тергалные интерсегментарные мышцы (*mt.9—10*, *mt.10—11*), сменившие места своего прикрепления и функцию у представителей инфраотряда *Papilionomorpha*. В других группах чешуекрылых эти мышцы, хотя и присутствуют, но часто развиты довольно слабо.

В противовес интерсегментарной мускулатуре интрасегментарные мышцы подвергаются редукции во всех 3 сегментах, причем в 10-м сегменте они исчезают полностью, за исключением *mtt-v.10* у *Micropterigidae* и *Egiocraniidae* (Birket-Smith, 19746). В 8-м и 9-м сегментах не обнаружены тергалные продольные мышцы (*mtl-t.8*, *mtl-t.9*), однако тергалные дорсовентральные мышцы иногда отмечались в этих сегментах, и их присутствие рассматривается как признак примитивности. То же самое можно сказать и о поперечном тергалном мускуле 9-го сегмента (*mtt-v.9*). Он присутствует лишь у некоторых представителей из наиболее архаичных семейств (*Micropterigidae*, *Egiocraniidae* и *Herpialidae*) и у некоторых примитивных *Papilionomorpha* (*Gelechiidae*, *Psychidae* и др.). У подавляющего большинства групп чешуекрылых эта мышца, считающаяся производной крыловидных мышц, редуцирована. Стернальные продольные мышцы практически не найдены в 8-м сегменте — обнаружены только *mst-t.8* у *Aroga velocella* Dup. (*Gelechiidae*). Также и в 9-м сегменте у одного вида из сем. *Batrachedridae* найден поперечный стернальный мускул (*mst-v.9*) и в 2 родах *Gelechiidae* — мускулы *msd-v.9*. Поскольку мускулатура 9-го сегмента в целом более специализирована, чем в 8-м, кажется маловероятным, чтобы обе мышцы 9-го сегмента (*mst-v.9* и *msd-v.9*) представляли собой остаток первичной мускулатуры при отсутствии их в менее специализированном прегенитальном сегменте. Именно поэтому обе мышцы следует, видимо, считать вторичными.

При рассмотрении мускулатуры генитальных придатков (мышц гонопод, фаллуса и медиальной пластинки) бросается в глаза преимущественное развитие первичных мышц и достаточно подчиненное значение вторичных. Вторичные мышцы встречаются у чешуекрылых в очень небольшом числе и характеризуют группы невысокого таксономического ранга (не выше родов). Таким образом, эволюция терминальных сегментов у чешуекрылых направлена по пути редукции большинства первичных мышц и гипертрофии оставшихся, связанных преимущественно с работой генитального аппарата. В 8-м сегменте — это интерсегментар-

ные мышцы, в 9-м — мышцы копулятивных придатков и тергалные продольные интерсегментарные мышцы, а в 10-м очень немногие мышцы, связанные с анальным конусом.

- Кузнецов В. И., Стекольников А. А. Филогенетические связи в сем. Tortricidae (Lepidoptera) на основе функциональной морфологии гениталий // Тр. Всесоюз. энто-мол. о-ва.— 1973.— 56.— С. 18—43.
- Кузнецов В. И., Стекольников А. А. Система и эволюция надсемейств Psychoidea, Tineoidea и Уропомеутоidea (Lepidoptera) с учетом функциональной морфологии генитального аппарата самцов. Ч. 2. Филогенетические связи семейств и подсемейств // Энтомолог. обозрение.— 1977.— 56, вып. 1.— С. 19—30.
- Кузнецов В. И., Стекольников А. А. Система и эволюция инфраотрядов чешуекрылых (Lepidoptera: Micropterigomorpha — Papilionomorpha) с учетом функциональной морфологии гениталий // Там же.— 1978.— 57, вып. 4.— С. 870—890.
- Кузнецов В. И., Стекольников А. А. Функциональная морфология гениталий самцов и филогенетические отношения некоторых примитивных надсемейств инфраотряда Papilionomorpha (Lepidoptera: Sesioidea, Cossioidea, Zygaenoidea) фауны азиатской части СССР // Тр. Зоол. ин-та АН СССР.— 1981.— 92.— С. 38—73.
- Кузнецов В. И., Стекольников А. А. Система и филогенетические связи семейств и надсемейств гелехиодных чешуекрылых инфраотряда Papilionomorpha (Lepidoptera: Sorcomorphoidea, Elachistoidea, Coleophoroidea, Gelechioidea) с учетом функциональной морфологии гениталий самцов // Там же.— 1984.— 122.— С. 3—68.
- Тихомиров А. М. Система и филогения палеарктических совок (Lepidoptera, Noctuidae) на основе функциональной морфологии генитального аппарата самцов // Энтомолог. обозрение.— 1979.— 58, вып. 2.— С. 373—387.
- Birket-Smith S. J. R. Morphology of the male genitalia of Lepidoptera. I. Ditrysia // Entomol. scand.— 1974a.— 5, N 1.— P. 1—22.
- Birket-Smith S. J. R. Morphology of the male genitalia of Lepidoptera. II. Monotrysia, Zeugloptera, and discussion // Ibid.— 1974b.— 5, N 3/4.— P. 161—183; 184—188.
- Birket-Smith S. J. R., Kristensen N. P. The skeleto-muscular anatomy of the genital segments of male Eriocrania (Insecta, Lepidoptera) // Z. Morphol. Tiere.— 1974.— 77, N 2.— P. 157—174.
- Forbes W. T. M. The muscles of the lepidopterous male genitalia // Ann. entomol. Soc. America.— 1939.— 32, N 1.— P. 1—10.
- Gaedike R. Anatomie des männlichen Kopulationsapparates bei Epermenia illigerella (Hübner) (Lepidoptera: Epermeniidae) // Beitr. Entomol.— 1970.— 20, N 5/6.— S. 429—436.
- Hannemann H. J. Die männliche Terminalia von Micropteryx calthella L. (Lep. Micropterygidae) // Deutsch. Entomol. Z. (N. F.).— 1957.— 4, N 3/4.— S. 209—222.
- Kristensen N. P. Skeletomuscular anatomy of the male genitalia of Epimartyria (Lepidoptera: Micropterigidae) // Entomol. scand.— 1984a.— 15, N 1.— P. 97—112.
- Kristensen N. P. The male genitalia of Agathiphaga (Lepidoptera: Agathiphagidae) and the lepidopteran ground plan // Ibid.— 1984b.— 15, N 2.— P. 151—178.
- Razowski J. Phylogeny and system of Tortricidae (Lepidoptera) // Acta Zool. Cracov.— 1976.— 21, N 5.— S. 73—78.

Зоологический институт АН СССР
Ленинградский университет им. А. А. Жданова

Получено 19.08.85

УДК 595.767

Л. С. Надворная

ОПИСАНИЕ ЛИЧИНКИ TRACHYSCELIS APHODIODES (COLEOPTERA, TENEBRIONIDAE)

Личинки жуков-чернотелок из рода *Trachyscelis* Latr. до настоящего времени не были известны. В фауне СССР этот род представлен единственным видом средиземноморского происхождения *T. aphodioides* (подсемейство Trachyscelinae), населяющим супралитораль Черного и Азовского морей (Богачев, 1957; Медведев, 1965; 1968; Блинштейн, 1978).

Сборы и наблюдения проводили в 1980—1985 гг. в Николаевской (окр. г. Очакова, Кинбурнская коса), Херсонской (окр. г. Скадовск, окр. с. Лазурное Скадовского р-на, о. Джарылгач), Крымской (окр. с. Поповка Сакского р-на) областях. Всего собрано 46 личинок. Идентификация личинок проведена на основании анализа видового состава личинок и имаго чернотелок, обнаруженных в изучаемых биотопах.