

Г. С. Медведев

**МУСКУЛАТУРА РОТОВОГО АППАРАТА
И ГЛОТКИ ПУСТЫННЫХ ЧЕРНОТЕЛОК
(COLEOPTERA, TENEBRIONIDAE) ТУРКМЕНИИ**[G. S. MEDVEDEV. MUSCLES OF THE MOUTH PARTS AND PHARYNGEAL
REGION IN TENEBRIONIDAE (COLEOPTERA) OF TURKMENIA]

При изучении мускулатуры ротовых частей и глотки некоторых *Tenebrionidae* Туркмении была поставлена задача установить ее основные типы у пустынных форм и выяснить значение этих типов для понимания филогенетических отношений. Определенное значение имеет вопрос о ценности расположения «начала» мышц на головной капсуле в качестве критерия гомологии частей эндоскелета.

Снодграсс (Snodgrass, 1947) указывает, что на лицевой части головной капсулы прикрепляется две группы предмозговых мышц, разделенных на глотке фронтальным ганглием и его мозговыми коннективами. Мышцы, прикрепляющиеся перед фронтальным ганглием, начинаются на наличнике. На лбу же начинаются мышцы, прикрепляющиеся к глотке позади фронтального ганглия, а также мышцы, идущие к гипофаринксу и верхней губе.

Дю Порт (Du Porte, 1946) подверг сомнению ценность начала мышц в установлении границ частей наружного скелета. Обсуждение обеих точек зрения может быть проведено после рассмотрения особенностей строения мускулатуры ротовых частей у различных представителей сем. *Tenebrionidae*.

Мускулатуре головы насекомых и в особенности ротового аппарата посвящена большая литература. К сожалению, только в самое последнее время были сделаны попытки установить единую терминологию мускулатуры насекомых. В частности Келер (Keler, 1955) устанавливает синонимику названий мышц, употреблявшихся некоторыми известными авторами (Burmeister, Voss, Berlese, Bauer, Snodgrass), и предлагает свою терминологию. Последняя вполне приемлема, поскольку названия мышц расшифровывают точки их прикрепления и место расположения основания, а не функции, которые в целом более изменчивы. В настоящей работе принята топографическая терминология Келера. Русские названия мышц также в значительной мере основываются на топографическом принципе.

В ходе работы более детально была изучена мускулатура ротового аппарата *Pimelia cephalotes* Pall. У многих других форм были рассмотрены лишь некоторые группы мышц.

7.1 Лабральная мышца эпифаринкса (*Musculus labroepipharyngalis*). Основания обоих пучков мышцы расположены в базальной части дорзальной стенки верхней губы. У *Pimeliini* линия прикрепления мышечных

¹ В тексте нумерация мышц дается по Келеру (Keler, 1955); номер мышцы входит в ее название.

волокон начинается на эпифаринксе позади базального края губы, несколько медиальнее торм и, направляясь вперед, доходит до центрального чувствительного поля эпифаринкса. В целом линия прикрепления обоих пучков имеет форму прерванной посредине дуги. У *Blaptini* внутренние отростки торм отодвигают линию прикрепления обоих пучков вперед и внутрь, так что последние целиком расположены перед базальным краем губы. Сокращение мышцы вызывает уплощение эпифаринкса.

9. Фронтальная мышца эпифаринкса (*M. frontoepipharyngalis*) (рис. 1, 2, 4, 9—12). Относительные размеры этой мышцы сильно колеб-

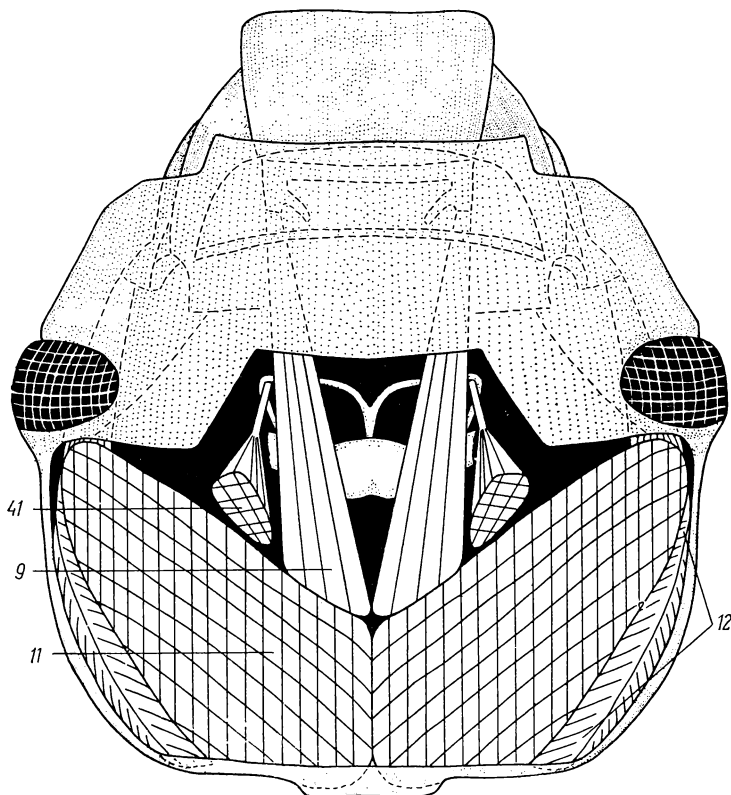


Рис. 1. Расположение мышц в голове *Pimelia cephalotes* Pall. (мышцы глотки не показаны), вид сверху.

лются у различных видов в зависимости от функций и строения верхней губы. У форм, обладающих крупной, подвижной верхней губой, оба пучка мышцы отличаются большой мощностью, их основания располагаются в задней части лба позади мозга (*Pimeliini*, *Platyopini*, *Zophosini*, *Adesmini*, *Blaptini*, *Akidini*). Параллельно с процессами ограничения подвижности верхней губы, уменьшения ее размеров и погружения под наличник, у некоторых чернотелок происходит укорочение и утончение пучков. Так, у *Lachnogyini*, *Leptodini* (рис. 10), *Stenosini*, *Platamodini* и *Diaperini* основания пучков расположены перед мозгом, который вследствие этого хорошо виден сверху при удалении плотных покровов. Отдельные этапы ослабления пучков можно проследить у *Tentyriini*. Как правило, здесь они тонки, но нередко также укорочены (*Alcinöe*).

Сухожильные концы пучков рассматриваемой мышцы всегда прикрепляются к эпифарингеальным тормам, связанным с базальными углами верхней губы. При одновременном сокращении обоих пучков

губа втягивается под наличник. Возможны также односторонние движения губы, если сокращается один из пучков.

11. Внутренняя краниальная мышца мандибул (*M. craniomandibularis internus*) (рис. 2, 9—11) достигает исключительной мощности; тело мышцы заполняет значительную часть головной капсулы. Топографически основание мышцы делится основанием наружной краниальной мышцы на две, приблизительно равные по величине части: теменную (*pars verticalis*) и щечную (*pars genalis*). Основание теменной части занимает теменную и затылочную области головной капсулы, доходя впереди до заднего края глаз. Сзади волокна мышцы простираются до края затылоч-

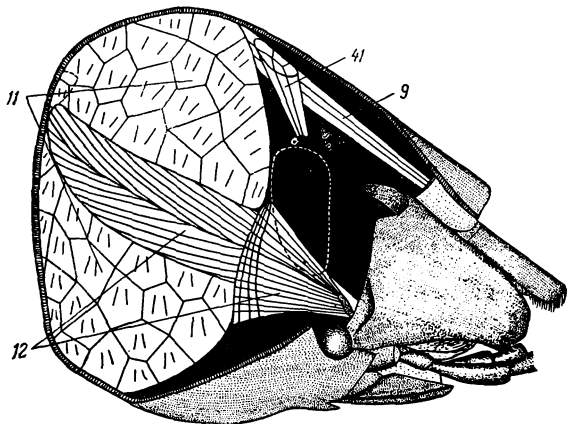


Рис. 2. Расположение оснований краниальных мышц мандибул в голове *Pimelia cephalotes* Pall., вид сбоку.

ного отверстия, что имеет место также и в тех случаях, когда затылочная часть головной капсулы шееобразно удлинена (*Erodiini*; *Weisea* из *Opatrini*). Основание щечной части своим нижним краем примыкает к основанию наружной краниальной мышцы кардо.

Волокна обеих частей мышцы оканчиваются на мощной сухожильной аподеме, подвижно сочлененной с внутренним базальным углом мандибулы.

12. Наружная краниальная мышца мандибул (*M. craniomandibularis externus*) (рис. 2, 9, 11) значительно слабее предыдущей мышцы,

являющейся ее антагонистом. У большинства форм основание мышцы в виде неширокой полосы тянется от заднего края глаз до затылочного отверстия, почти полностью разделяя, как уже упоминалось, на две части основание внутренней краниальной мышцы. Своим вершинным краем основание мышцы, как правило, достигает области прикрепления *M. praephragmapostoccipitalis medialis* и никогда не переходит этой границы. У представителей родов *Diaphanidus*, *Ammozoum*, *Arthrodosis* и *Weisea*, несмотря на удлинение затылочной части головной капсулы, передняя граница прикрепления волокон *M. praephr. med.* осталась на исходном уровне относительно сложных глаз, будучи теперь значительно удалена от края затылочного отверстия. Вследствие этого вершинный край наружной краниальной мышцы у этих форм оказался далеко отодвинутым вперед от края затылочного отверстия. У *Leptodini* и *Stenosini* (*Reitterella*, *Dichillus*) удлинение капсулы позади глаз не сопровождается отодвиганием вершинного края *M. craniomandibularis internus* от края затылочного отверстия, поскольку область прикрепления *M. praephr. med.* у этих чернотелок невелика.

Жгутообразная аподема, к которой прикрепляются короткие волокна рассматриваемой мышцы, причленяется к наружному базальному краю мандибулы либо рядом с мышелком (*Pimeliini*, *Platyopini*, *Akidini*, *Epi-tragini*, *Tentyriini*, *Adesmini*, *Erodiini*, *Lachnogyini*, *Leptodini*, *Stenosini*, *Helopini* и др.), либо в средней части (*Blaptini*, *Opatrini*, *Pedinini*, кроме рода *Dandarus*, и некоторые *Tenebrionini*).

Нижние челюсти, отличаясь сильной расчлененностью и разнообразием движений, обладают сложно устроенной внутренней и наружной

мускулатурой. Наружная мускулатура начинается в головной капсуле и приводит в движение всю челюсть, внутренняя целиком заключена в этом ротовом придатке и осуществляет движение его отдельных склеритов относительно друг друга.

15. Наружная краниальная мышца кардо (*M. craniocardinalis externus*) (рис. 5) начинается на щеках между основанием задних рук тенториума и нижним краем основания щечной части внутренней краниальной мышцы мандибул. В зависимости от формы головной капсулы задний край основания мышцы может быть обращен косо наружу (*Pimeliini*, *Blaptini*), прямо назад (*Weisea*) или косо внутрь (*Adesmini*, *Erodiini*). Длинное сухожилие прикрепляется к наружному концу кардиального отростка.

17. Тенториальная мышца кардо (*M. tentoriocardinalis*) (рис. 5) начинается на наружной поверхности задних и передних рук тенториума. В вершинной части мышца каждой челюсти разделяется на два пучка, из которых один прикрепляется к внутреннему углу кардиального отростка, а другой — рядом с ним, но несколько латеральнее и выше. У *Tagona macrophthalma* Fisch.-W. волокна мышцы на значительном расстоянии разделены на два пучка, причем сухожилия последних прикрепляются далеко друг от друга.

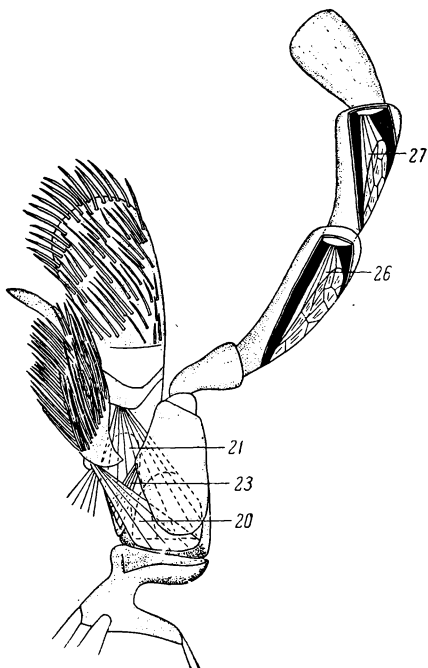


Рис. 3. Внутренняя мускулатура нижних челюстей *Pimelia cephalotes* Pall. (без *M. palpopalpalis maxillae primus*), вид снизу.

18. Тенториальная мышца стипеса (*M. tentoriostipitalis*) (рис. 5) начинается на внутренней поверхности передних и частично задних рук тенториума; вершина этой сильной мышцы прикрепляется в выемке, расположенной на внутреннем крае субгалеа.

Функции наружных нижнечелюстных мышц следующие: наружная краниальная мышца кардо при сокращении отводит нижнюю челюсть; тенториальная мышца кардо, приподнимая кардо, выдвигает челюсть; наконец, тенториальная мышца стипеса при сокращении приводит и вдвигает нижнюю челюсть, опуская ее вниз.

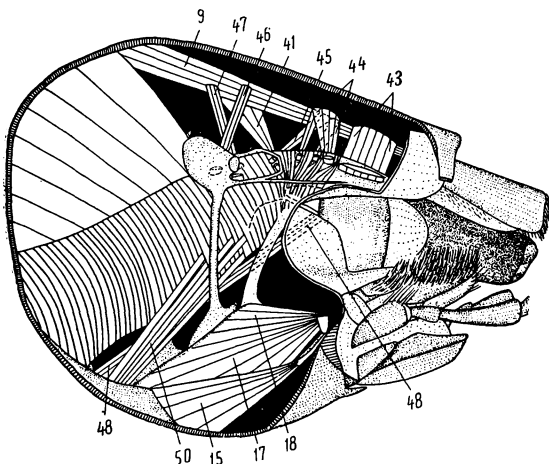


Рис. 4. Расположение мышц в голове *Pimelia cephalotes* Pall. (правая мандибула и ее мышцы удалены), вид сбоку.

20. Стипитальная мышца лацинии (*M. stipitolacinalis*) (рис. 3) начинается на гребне, идущем вдоль базального края стипеса.

Прикрепляясь к базальному краю лацинии, мышца приводит последнюю.

21. Стипитальная мышца галеа (*M. stipitogalealis*) (рис. 3) своим основанием занимает большую часть внутренней поверхности стипеса и субгалеа. Вершина мышцы прикрепляется к верхней части базального края базигалеа. Судя по месту прикрепления, мышца при сокращении приподнимает галеа, действуя через базигалеа.

Близ внутреннего края субгалеа у *Tenebrionidae* начинается небольшой мышечный пучок, идущий между стипитальными мышцами лацинии и галеа к внутреннему краю пальпигера. Поскольку пальпигер по своему происхождению является первым члеником щупика, следует считать, что

в данном случае речь идет о внутренней стипитальной мышце нижнечелюстного щупика (*M. stipitopalpalis internus* — 23) (рис. 3). Антагонист этой мышцы (*M. stipitopalpalis externus*) отсутствует.

24. Первая мышца нижнечелюстного щупика (*M. palpopalpalis maxillae primus*) начинается на дорзальной стенке пальпигера и коротким сухожилием прикрепляется к наружному базальному краю первого членика щупика. Через первый членик эта сильная мышца приводит весь щупик.

В первом членике щупика мышцы отсутствуют. На наружной стенке второго и третьего члеников щупика расположены основания третьей и четвертой мышцы нижнечелюстного щупика (*M. palpopalpalis tertius* —

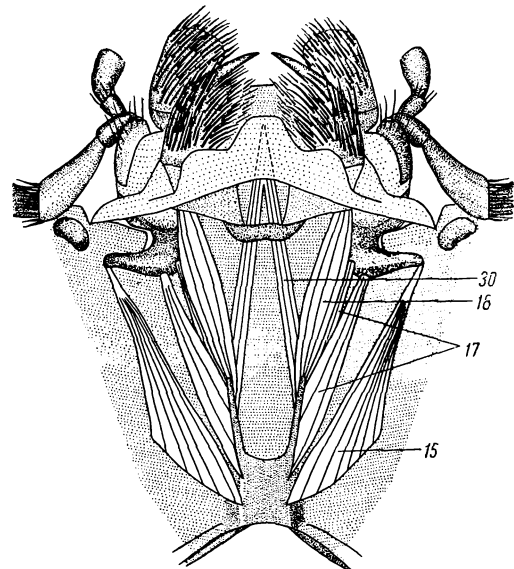


Рис. 5. Мышцы дна головной капсулы *Pachyscelis pygmaea* Mén., вид сверху.

26 и quartus — 27) (рис. 3). Вершина первой из них прикрепляется к базальному краю третьего членика, вершина второй — к базальному краю четвертого. Обе мышцы являются сгибателями тех члеников, к которым они прикрепляются.

28. Субментальная мышца прементума (*M. submentopraementalis*) (рис. 6—8) начинается на передней поверхности вальковидного гребня, расположенного близ переднего края субментума. Пройдя между дорзальными отростками ментума, волокна мышцы направляются к базальному краю прементума. У подавляющего большинства чернотелок (*Helopini*, *Tenebrionini*, *Cossyphini*, *Diaperini*, *Opatrini*, *Pedinini*, *Platyscelini*, *Lachnogyini*, *Leptodini*, *Stenosini*, *Platamodini*, *Akidini*, *Pimeliini*, *Platyopini*, *Epitragini*, *Tentyriini*, *Zophosini*, *Erodiini*, *Adesmini*) мышца имеет веерообразную форму, ее вершина не разделена и прикрепляется по середине основания прементума. Только у *Blaptini* мышца состоит из двух более или менее обособленных пучков. В частности, у *Blaps titanus* Mén., *Prosodes cribella* Baudi, *Tagona macrophthalma* Fisch.-W. оба пучка прикрепляются на значительном расстоянии друг от друга. Столь же явно пучки разделены у *Blaps scutellata* Fisch.-W., но их вершины заметно сдвинуты к середине основания прементума. Парное строение субментальной мышцы прементума выглядит как примитивный признак, который в целом чаще встречается у личинок Coleoptera, чем у имаго

(Dorsey, 1943, fig. 49, 66, 72, 98, 122). Оно свойственно также представителям такого геологически древнего отряда, как *Blattodea* (там же, fig. 3). Может быть, у *Blaptini* этот признак имеет вторичное происхождение.

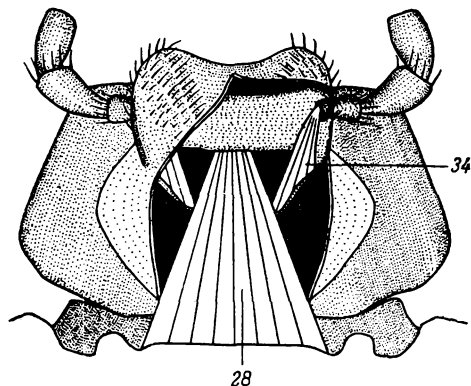


Рис. 6. Мышцы нижней губы *Pimelia cephalotes* Pall. (без верхней тенториальной мышцы прементума), вид сверху.

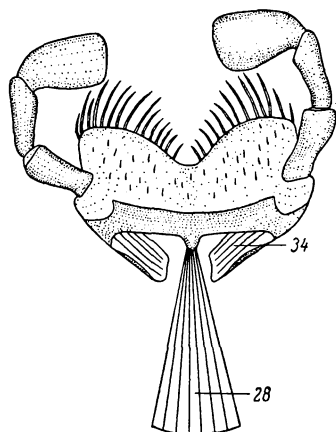


Рис. 7. Строение субментальной мышцы прементума *Adesmia karelini* Fisch.-W., вид снизу.

Но уже внутри отдельных родов *Blaptini* наблюдается определенная тенденция к слиянию пучков. У *Prosodes solskyi* Faust, *Dila seriata* Rtt., *Blaps lethifera* Marsh., *B. rugosa* Gebl. широкие пучки мышцы настолько

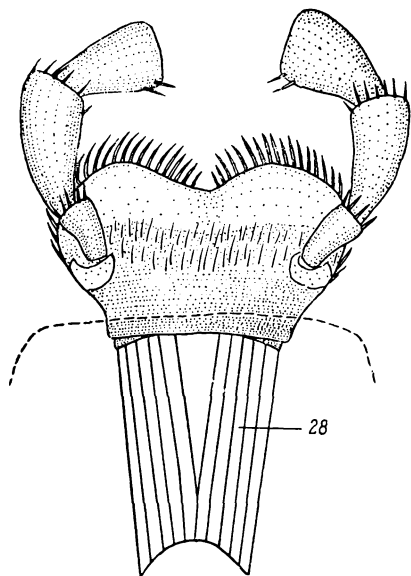


Рис. 8. Строение субментальной мышцы прементума *Blaps titanus* Mén., вид снизу.

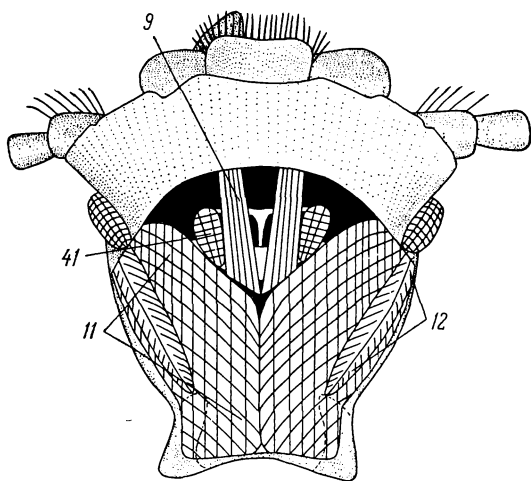


Рис. 9. Расположение мышц в голове *Amtozout ferrugineum* Fisch.-W. (мышцы глотки не показаны), вид сверху.

тесно примыкают друг к другу почти по всей длине (за исключением самой вершинной части), что в некоторых случаях между ними трудно провести границу. Характерно, что представители генетически бли-

жайшей к *Blaptini* североамериканской трибы *Eleodini* (*Eleodes dentipes* Eschsch.), не отличаясь чем-либо существенным по строению ротового аппарата от своих палеарктических родственников, полностью утратили парное устройство *M. submentopraementalis*.

30. Верхняя тенториальная мышца прементума (*M. tentoriopraementalis superior*) (рис. 5) состоит из двух длинных пучков, волокна которых начинаются на внутренней поверхности задних рук тенториума ниже основания *M. tentoriostipitalis*. Пройдя под глоточным склеритом, пучки сливаются и коротким сухожилием прикрепляются к дорзальной стенке нижней губы на границе с гифофаринксом. Вместе с *M. submentopraementalis* мышца является ретрактором прементума.

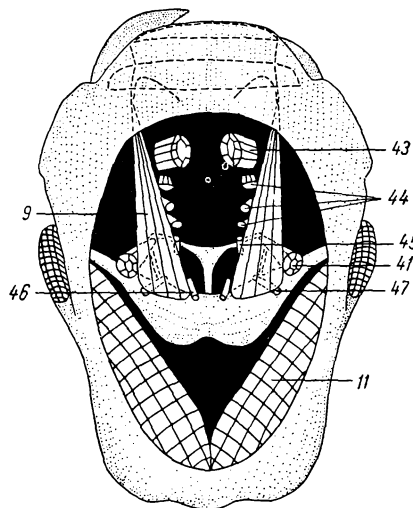


Рис. 10. Расположение мышц в голове *Leptodes rimicola* A. Bog. et Kryzh. (собственная мускулатура стомодеума не показана), вид сверху.

34. Наружная прементальная мышца нижнегубного щупика (*M. praementopalpalis externus*) (рис. 6) начинается на внутренней поверхности базальных отростков прементума. Своей вершиной мышца прикрепляется к наружному базальному краю первого членика щупика, абдуктором которого она является.

41. Фронтальная мышца гифофаринкса (*M. frontohypopharyngalis*) (рис. 1, 2, 4, 9—12) представляет большой интерес в связи с особенностями расположения относительно пучков *M. frontoepipharyngalis*. Оба пучка рассматриваемой мышцы на вершине переходят в длинные сухожилия. Последние, будучи плотно сращены с боковыми стенками глотки, идут вперед и вниз к углам ротовой щели. Мозговые коннективы фронтального ганглия, направляясь к тритоцеребруму, всегда огибают спереди сухожилия обоих

пучков, что говорит о принадлежности последних к посторальной группе мышц стомодеума.

Основание мышцы может занимать различное положение на лбу относительно *M. frontoepipharyngalis*. У представителей большинства триб основание мышцы расположено в области лба латеральнее прохождения пучков *M. frontoepipharyngalis*. Указанные отношения свойственны *Pimeliini* (*Sternodes caspicus* Pall., *Diesia sefirana* Rtt., *Trigonoscelis nodosa* Fisch.-W., *Lasiostola elongata* Kr., *Ocnerna triangularis* Faust, *Pachyscelis pygmaea* Mén., *Pimelia cephalotes* Pall., *Sympiezocnemis gigantea* Fisch.-W.), *Platyopini* (*Habrobates vernalis* Sem.), *Akidini* (*Cyphogenia gibba* Fisch.-W.), *Sarathropus depressus* Zoubk.), *Adesmini* (*Adesmia karelini* Fisch.-W.), *Erodiini* (*Diaphanidus antennatus* Rtt., *Ammozoum ferrugineum* Fisch.-W. [рис. 9], *Arthrodisia orientalis* Faust), *Tentyriini* (*Microdera minax* Rtt., *Tentyria gracilis* A. Bog. in litt., *Alcinoë helopioides* Mén.), *Epitragini* (*Leptosphenia rubripes* Rtt.), *Zophosini* (*Zophosis punctata* Br.), *Lachnogyini* (*Lachnogyia squamosa* Mén.), *Leptodini* (*Leptodes rimicola* A. Bog. et Kryzh. in litt. [рис. 10]), *Stenosini* (*Ogaster lehmanni* Mén., *Dichillus tenebrosus* Rtt.), *Platamodini* (*Platamodes dentipes* Mén.), *Cossyphini* (*Cossyphus tauricus* Stev.), *Tenebrionini* (*Tenebrio molitor* L.), *Diaperini* (*Alphitophagus bifasciatus* Say.), а также отсутствующим в Туркмении *Asida lutosa* Sol. и *Diaperis boleti* L.

В противоположность этому у *Blaptini* (*Dila seriata* Rtt., *Blaps titanus* Mén., *B. scutellata* Fisch.-W., *Prosodes solskyi* Faust [рис. 11], *Ta-gona macrophthalma* Fisch.-W.) и некоторых *Opatrini* (*Weisea sabulicola* Sem., *Lobodera fertilis* Rtt.) основание фронтальной мышцы гипофаринкса расположено медиальнее прохождения волокон фронтальной мышцы эпифаринкса. Основания обоих пучков последней мышцы широко представлены. Кроме *Opatrini*, ближе всего по типу расположения фронтальных мышц гипофаринкса и эпифаринкса к *Blaptini* стоят чернотелки североамериканского рода *Eleodes*. В частности, у *E. dentipes* Eschsch. основная масса волокон *M. frontoepipharyngalis* проходит латеральнее *M. frontohypopharyngalis*, и только отдельные волокна расположены медиальнее.

Наконец, *Helopini* (*Helodyphanes seidlitzi* Rtt., *Zophohelops badghysi* G. Med. in litt., *Catomus subniger* Rtt.), *Opatrini* (*Opatroides punctulatus* Br. Muls.), *Pedinini* (*Dissonomus tibialis* Rtt., *Cabirus obtusicollis* Rtt.), *Platyscelini* (*Microplatyscelis latiuscula* Mén.), *Belopini* (*Belopus trogospita* Motsch.) и *Netuschilia hauseri* Rtt. из *Lachnogyini* занимают промежуточное положение между двумя первыми группами. У этих форм пучки *M. frontohypopharyngalis* начинаются на лбу над пучками *M. frontoepipharyngalis* и расщепляют каждый из них на две, приблизительно равные части.

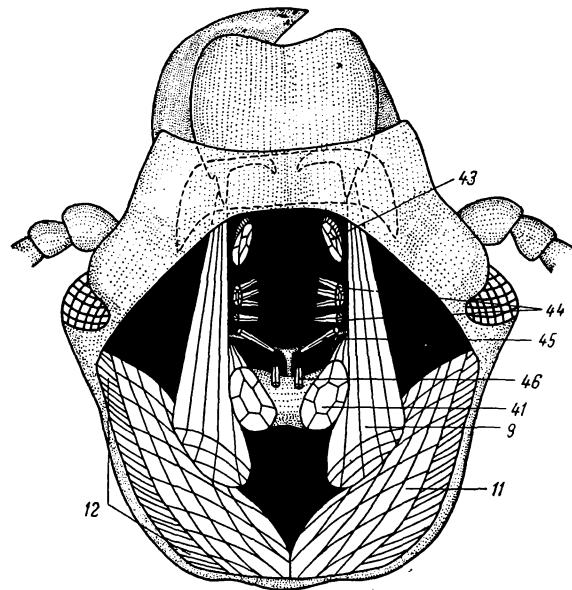


Рис. 11. Расположение мышц в голове *Prosodes solskyi* Faust (собственная мускулатура стомодеума не показана), вид сверху.

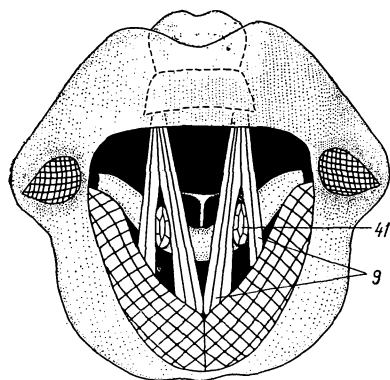


Рис. 12. Расположение мышц в голове *Opatroides punctulatus* Br. (без мышц глотки), вид сверху.

Парные пучки циبارиальных и глоточных мышц, не образуя сухожилий, непосредственно прикрепляются к стомодеальной интине.

Парные пучки циبارиальных и глоточных мышц, не образуя сухожилий, непосредственно прикрепляются к стомодеальной интине.

43. Клипеальная мышца цибариаума (*M. clypeopalatalis*) (рис. 4, 10, 11) состоит из одной пары пучков, начинающихся на наличнике позади поперечного гребня, к которому прикрепляется клипеальная мембрана. Мышца является единственным дилататором цибариаума.

44. Клипеальная мышца глотки (*M. clypeobuccalis*) (рис. 4, 10, 11), как правило, состоит из нескольких пар пучков, прикрепляющихся к дорзальной стенке глотки между волокнами глоточных компрессоров.

У *Pimeliini*, *Akidini*, *Adesmini*, *Tentyriini*, *Zophosini*, *Leptodini*, *Stenosini*, *Platamodini* и других *M. clupeobuccalis* состоит из трех пар пучков, у всех *Blaptini* — из четырех.

45. Передняя фронтальная мышца глотки (*M. frontobuccalis anterior*) (рис. 4, 10, 11) состоит из одной пары тонких пучков, прикрепляющихся к глотке непосредственно за мозговыми коннективами фронтального ганглия медиальнее пучков *M. frontohypopharyngalis*. В подавляющем большинстве случаев основание этой мышцы расположено позади основания *M. clupeobuccalis*. Лишь у некоторых *Pimeliini* пучки *M. frontobuccalis* примыкают сбоку к пучкам *M. clupeobuccalis*.

46. Задняя фронтальная мышца глотки (*M. frontobuccalis posterior*) (рис. 4, 10, 11), так же как и предыдущие глоточные мышцы, начинается на лбу медиальнее прохождения пучков *M. frontoepipharyngalis* (у некоторых экземпляров *Pimelia cephalotes* Pall. над ними). К глотке оба пучка рассматриваемой мышцы прикрепляются непосредственно перед мозгом. Иногда пучки бывают тонкими (*Adesmia karelini* Fisch.-W.), но ни в одной трибе не было отмечено их полное исчезновение.

47. Боковая фронтальная мышца глотки (*M. frontobuccalis lateralis*) (рис. 4, 10) встречается у *Tenebrionidae* редко. У *Blaptini* происходит более или менее полное слияние ее пучков с предыдущей мышцей. У *Leptodes rimicola* A. Bog. et Kryzh. in litt. (рис. 10) и *Pachyscelis pygmaea* Mén. тонкие пучки *M. frontobuccalis lateralis* начинаются на лбу латеральнее оснований пучков *M. frontoepipharyngalis*, у *Pimelia cephalotes* Pall. — над ними и вследствие этого пронзают их. К глотке пучки прикрепляются медиальнее места соединения коннектив фронтального ганглия с тритоцеребрумом.

Все клипеальные и фронтальные мышцы глотки являются ее дилататорами, антагонистами глоточных компрессоров и антагонистическими синергистами мышц вентральной стенки глотки.

48. Передняя тенториальная мышца глотки (*M. tentoriobuccalis anterior*) (рис. 4) отходит от моста тенториума в виде двух лентовидных пучков, прикрепляющихся на стенке глоточного выступа под ротовой щелью. В тех случаях, когда мост тенториума отсутствует (*Erodiini*), основания мышечных пучков перемещаются на дорзальные края задних рук тенториума, тесно примыкая к основанию задней тенториальной мышцы глотки. При сокращении мышца утапливает стенку глоточного выступа.

50. Задняя тенториальная мышца глотки (*M. tentoriobuccalis posterior*) (рис. 4) в основном начинается на дорзальном крае задних тенториальных рук позади моста тенториума. Местом прикрепления волокон данной мышцы служат вентральная и отчасти боковые стенки глотки под и перед головным мозгом. Мышца является дилататором глотки.

Собственная мускулатура передней кишки в пределах головы состоит из поперечной глоточной (*M. transversalis buccae* — 67), стомодеальной кольцевой (*M. annularis stomodaei* — 68) и стомодеальной продольной (*M. longitudinalis stomodaei* — 69) мышц. Волокна первой из них в виде косопоперечных и поперечных тяжей расположены на дорзальной стенке глотки и цибаариума, волокна второй одевают глотку позади фронтального ганглия. Под поперечной и кольцевой мускулатурой лежат короткие волокна продольной стомодеальной мышцы. Поперечные сокращения кольцевой и продольной мускулатуры обуславливают перистальтические движения глотки.

В мускулатуре ротовых частей и глотки можно выделить несколько групп мышц, ответственных за различные фазы продвижения пищевого комка к ротовой щели и проглатывания его.

Первая группа включает внутренние и наружные мышцы верхней губы, мандибул, нижних челюстей и нижней губы. От работы мышц этой группы зависит подготовка пищевого комка и продвижение его к ротовой щели.

Вторая группа включает краниальные и тенториальные дилататоры глотки и цибариума. При сокращении мышц второй группы просвет глотки в области ротовой щели значительно расширяется, поскольку глоточный выступ уплощается, а дорзальная стенка цибариума и глотки приподнимается. Благодаря этому пищевой комок получает возможность свободно пройти в глотку. Концентрация глоточных дилататоров в предмозговой области обусловлена указанными особенностями в работе передней части глотки.

Третья группа мышц включает собственную мускулатуру глотки и фронтальную мышцу гипофаринкса. При сокращении мышц этой группы ротовая щель плотно замыкается. Происходит это вследствие того, что дорзальная стенка глотки при сокращении поперечной мышцы плотно прижимается сверху к основанию мандибул и их глоточным лопастям. М. *frontohypopharyngalis*, сокращаясь, приподнимает углы ротовой щели, прижимает их сбоку к глоточным лопастям мандибул. Наконец, выступ на дне глотки приподнимается при сокращении передних тяжей кольцевой мускулатуры и прижимается снизу к вентральной поверхности глоточных лопастей. После замыкания ротовой щели, что препятствует обратному движению пищи, начинаются перистальтические движения глотки вследствие сокращения кольцевой и продольной стомодеальной мускулатуры.

Таким образом, глоточные лопасти мандибул и глоточный выступ у *Tenebrionidae* играют роль своеобразных клапанов у входа в глотку. В связи с этим в строении глоточного выступа и глоточных лопастей мандибул существует определенная взаимозависимость. Можно выделить два типа строения «глоточного клапана». У *Blaptini* и *Opatrini* глоточные лопасти мандибул чрезвычайно массивны, они прикрепляются вдоль всего заднего края молярной площадки. Выступ на дне глотки у таких форм развит относительно слабо. Следовательно, основную роль «глоточного клапана» здесь берут на себя лопасти мандибул. У *Pimeliini*, *Platyopini*, *Zophosini*, *Adesmini* глоточные лопасти мандибул развиты только в верхней части заднего края молярной площадки, уступая снизу место глоточному выступу. В образовании «глоточного клапана» у этих форм более важную роль играет глоточный выступ. Характерно, что у личинок, мандибулы которых никогда не имеют глоточных лопастей, глоточный выступ развит очень хорошо. Ряд других групп (*Akidini*, *Tentyriini*, *Erodiini*) занимает промежуточное положение между *Blaptini* и *Pimeliini* по строению «глоточного клапана». Хотя глоточные лопасти у них и прикрепляются вдоль всего заднего края молярной площадки, но не бывают такими массивными, как у *Blaptini*.

Замыкание ротовой щели может иметь определенное значение для устранения прямой связи просвета передней кишки с внешней средой. Возможно, что поэтому передняя часть глоточного выступа отличается от задней большей плотностью и более сильной пигментацией.

Интересно проследить судьбу отдельных мышечных групп. Табл. 1 показывает, что из 48 мышц ротовых частей и глотки, которые известны для *Pterygota*, у *Tenebrionidae* обнаружено 27.

Полностью отсутствуют постцеребральные краниальные и тенториальные дилататоры глотки и мышцы саливариума. Сильное упрощение ис-

пытывает мускулатура нижней губы, где из 9 мышц сохраняется только 3. Отсутствие антагонистов у нижнегубных мышц указывает на пассивный характер возвратных движений прементума и щупика за счет эластичности соединительных мембран. Это, по-видимому, связано с тем, что в процессе приема пищи нижняя губа вместе с дорзальной поверхностью гипофаринкса играет преимущественно роль направляющей плоскости. Напротив, мускулатура тех придатков и органов, которые принимают активное участие в откусывании, поддерживании и транспортировке пищи, состоит из антагонистических пар, что повышает скорость работы органа.

Внутри сем. *Tenebrionidae* отклонения в составе мускулатуры ротовых частей и глотки в целом невелики и касаются исключительно краниальной

Т а б л и ц а 1

Количественный состав мускулатуры ротовых частей и глотки жуков сем. *Tenebrionidae*

	Число мышц, известных у <i>Pterygota</i>	Число мышц, обнаруженных у <i>Tenebrionidae</i>
Верхняя губа . . .	4	2
Мандибулы . . .	4	2
Нижние челюсти . .	12	9
Нижняя губа . . .	9	3
Саливариум	4	0
Гипофаринкс	2	1
Цибариум	1	1
Передняя часть глотки	7	6
Задняя часть глотки	2	0
Собственная мускулатура глотки . .	3	3
Итого . . .	48	27

мускулатуры глотки. В частности, у некоторых *Pimeliini* (*Pimelia cephalotes* Pall., *Sympiezocnemis gigantea* Fisch.-W.) и *Leptodini* (*Leptodes rimicola* A. Bog. et Kryzh.) имеется боковая фронтальная мышца глотки, тогда как у *Akidini*, *Adesmini*, *Erodiini*, *Tentyriini* и многих *Pimeliini* (*Ocnera*, *Trigonoscelis*, *Sternodes* и др.) она отсутствует. Как уже было отмечено, варьирует число пучков клипеальной мышцы глотки.

При выделении важнейших типов мускулатуры ротовых придатков *Tenebrionidae* за основу было взято расположение фронтальных мышц гипофаринкса и эпи-

фаринкса относительно друг друга, а также некоторые особенности в строении *M. submentopraementalis*.

Первый тип свойствен *Blaptini*. Он характеризуется медиальным положением оснований пучков *M. frontohypopharyngalis* относительно *M. frontoepipharyngalis* и парным строением *M. submentopraementalis*.

Второй тип отличается от первого латеральным положением оснований пучков *M. frontohypopharyngalis* относительно *M. frontoepipharyngalis* и непарным строением *M. submentopraementalis*. Он свойствен *Pimeliini*, *Platyopini*, *Akidini*, *Epitragini*, *Tentyriini*, *Zophosini*, *Erodiini*, *Adesmini*, *Cossyphini*, *Diaperini*, *Lachnogyini*, *Leptodini*, *Stenosini*, *Platamodini*, *Tenebrionini*.

Третий тип по характеру признаков занимает промежуточное положение между двумя первыми. Он характеризуется непарным строением *M. submentopraementalis*, а также тем, что основания пучков *M. frontohypopharyngalis* расщепляют надвое пучки *M. frontoepipharyngalis*. Третий тип свойствен *Helopini*, *Pedinini*, *Platyscelini*, *Belopini*. Несмотря на колебания в положении *M. frontohypopharyngalis* (в одних случаях — как в первом типе, в других — как в третьем), *Opatrini* также идут в третью группу.

Нам кажется, что указанные типы представляют определенные этапы в эволюции соответствующей мускулатуры *Tenebrionidae*, причем первый тип сохранил большее число примитивных признаков по сравнению

с третьим и особенно со вторым. Высказанное соображение подтверждается расположением фронтальных мышц эпифаринкса и гипофаринкса у представителей некоторых примитивных и древних отрядов насекомых, например у имаго Isoptera, нимф Plecoptera, личинок Megaloptera (Cook, 1944, fig. 3, 6, 14), а также у имаго Blattodea (Dorsey, 1943, fig. 1). У этих форм пучки *M. frontohypopharyngalis* начинаются на лбу медиальнее *M. frontoepipharyngalis*. Не вызывает сомнения также примитивный характер парного строения *M. submentopraementalis*.

Перемещение в области лба оснований пучков *M. frontohypopharyngalis* в латеральном направлении следует рассматривать как прогрессивное явление, поскольку благодаря этому создаются условия для более полного использования мышцами внутренней поверхности капсулы для расположения оснований. Так, вполне очевидно, что перемещение оснований пучков *M. frontoepipharyngalis* у *Blaps* или *Prosodes* (рис. 11) к средней линии позволило бы передвинуть вперед границу основания *M. craniomandibularis internus*. При этом длина волокон *M. frontoepipharyngalis*, а следовательно и эффект их сокращения (в данном случае амплитуда перемещения верхней губы в передне-заднем направлении) остались бы неизменными. У форм, которым свойствен второй и третий тип строения мускулатуры ротовых частей, указанная возможность более или менее полно реализуется. Как уже было отмечено выше, существуют противоположные точки зрения в отношении ценности расположения мышц на головной капсуле как критерия гомологии склеритов. Изучение краниальной мускулатуры у представителей различных триб показывает, что по месту расположения оснований мышц ротовых придатков и глотки довольно подвижны. В качестве примера достаточно привести перемещение пучков фронтальных мышц верхней губы и гипофаринкса. Хотя эти перемещения происходят в области лба, они сопровождаются весьма сложным процессом «перешагивания» *M. frontohypopharyngalis* через пучки *M. frontoepipharyngalis*.

В связи с этим большой интерес представляет изучение краниальной личиночной мускулатуры. Известно, что у насекомых часть личиночной мускулатуры может переходить в тело имаго. Предварительное изучение мускулатуры ротовых придатков и глотки личинок *Tenebrionidae* показывает, что даже у форм, значительно расходящихся по строению соответствующей мускулатуры в имагинальной фазе (например, *Blaptini* и *Pimeliini*), она не имеет принципиальных отличий. С другой стороны, краниальная личиночная мускулатура существенно отличается от имагинальной по составу и расположению мышц. Это позволяет сделать вывод, что различия в строении краниальной мускулатуры имаго определяются внутренними процессами метаморфоза и непосредственно не связаны с особенностями строения этой мускулатуры личинок.

Так, у личинок *Pimelia cephalotes* Pall. (рис. 13) и *Blaps deplanata* Mén. вся затылочная часть головной капсулы занята основанием внут-

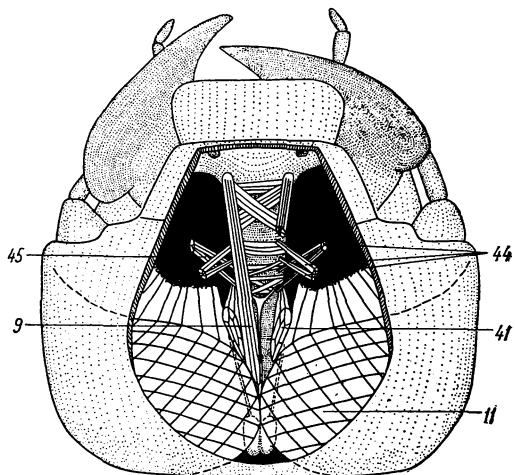


Рис. 13. Расположение мышц в голове личинки *Pimelia cephalotes* Pall., вид сверху.

ренней краниальной мышцы мандибул, которое так же, как у имаго, разделено на теменную и генальную части основанием наружной краниальной мышцы мандибул. Головной мозг далеко отодвинут назад и прикрыт сверху основаниями внутренней краниальной мышцы мандибул. Фронтальный ганглий, в противоположность этому сохраняет свое положение относительно *M. frontohypopharyngalis* и *M. frontobuccalis anterior* и поэтому сильно удален от мозга, с которым связан длинными и тонкими коннективами. Верхняя губа имеет одну пару краниальных мышц, начинающихся друг около друга в задней части лба перед мозгом (рис. 13, 9). Кук (Cook, 1944) предполагает, что эта мышца является передней палатальной (*anterior palatal muscle*), т. е. *M. clupeopalatalis* по терминологии Келера (Keler, 1955). Дас (Das, 1937), установивший ранее эту мышцу у личинок *Tenebrionidae* и *Curculionidae*, отнес ее к тормальной мускулатуре. Таким же образом поступает Дорси (Dorsey, 1943). Для выяснения данного вопроса необходимо изучение особенностей прикрепления мышцы на стомодеуме у личинок различных семейств *Coleoptera*. У личинок *Tenebrionidae* волокна обоих пучков прикрепляются далеко позади основания верхней губы к длинным сухожилиям, идущим к концам эпифарингеальных торм. Поскольку сухожилия плотно сращены с дорзальной стенкой цибариума (*palatum*'ом), они слабо заметны на ее поверхности. Вследствие этого рассматриваемую мышцу можно легко принять за палатальную. Все эти обстоятельства позволяют считать гомологизацию, проводимую Дасом и Дорси, более правильной. Следует отметить, что у личинок *Blaptini* тормальные склериты сливаются по средней линии, благодаря чему усиливается связь мышцы со всей губой.

Несмотря на единое происхождение, внешняя мускулатура верхней губы имаго и личинок резко отличается по положению волокон относительно краниальных мышц глотки. У личинок основания *M. clupeobuccalis* и *M. frontobuccalis anterior* расположены латеральнее прохождения волокон *M. frontoepipharyngalis*, в то время как у имаго они всегда расположены между пучками этой мышцы. Характерно также, что *M. frontohypopharyngalis* всегда начинается латеральнее *M. frontoepipharyngalis*, как это свойственно *Pimeliini*, *Akidini*, *Tentyriini* и другим трибам, кроме *Blaptini*, *Platyscelini*, *Opatrini* и *Helopini*.

Как видно из таблиц, приложенных к работе Дорси (Dorsey, 1943), подобные отношения краниальной личиночной и имагинальной мускулатуры наблюдаются у представителей многих семейств и, по-видимому, характерны для *Coleoptera* в целом. Таким образом, краниальная личиночная мускулатура у представителей различных семейств в принципиальных особенностях расположения имеет больше общих черт, чем у личинки и имаго одного вида.

Весьма варьирует на лицевой поверхности головной капсулы место начала предмозговых мышц глотки. У *Blaptini* (*Blaps scutellata* Fisch.-W., *Prosodes solskyi* Faust), *Adesmini* (*Adesmia karelini* Fisch.-W.), *Akidini* (*Cyphogenia gibba* Fisch.-W., *Sarathropus depressus* Zoubk.), у многих *Pimeliini* (*Sternodes caspicus* Pall., *Diesia sefirana* Rtt., *Ocnere imbricata* Fisch.-W.) пучки *M. frontobuccalis anterior* начинаются на головной капсуле непосредственно позади основания *M. clupeobuccalis*. В данном случае на капсуле можно провести границу между преоральной и посторальной группами глоточных мышц, разделенных на глотке мозговыми коннективами фронтального ганглия. Однако у некоторых *Pimeliini* (*Pimelia cephalotes* Pall., *Sympiezocnemis gigantea* Fisch.-W., *Trigonoscelis nodosa* Fisch.-W.) передняя посторальная мышца (*M. frontobuccalis anterior*) начинается на головной капсуле таким образом, что ее основание вплотную примыкает сбоку к основанию *M. clupeobuccalis*, относящемуся к преоральной области. Характерно, что третий пучок *M. clupeobuccalis*

начинается позади основания *M. frontobuccalis anterior*. У личинок все краниальные дилататоры глотки начинаются на лбу позади фронтотемпального шва. Кроме того, первый и второй пучки *M. clupeobuccalis* перекрещиваются не только с третьим пучком этой же мышцы, но и с посторальным *M. frontobuccalis anterior*. Вполне очевидно, что у ряда *Pimeliini*, а также у личинок имеет место вторжение мышц одной группы в область, где начинаются мышцы другой группы. Вследствие этого положение глоточных мышц на головной капсуле не может служить у *Tenebrionidae* критерием для установления границы между наличником и лбом. Примеры перемещения других мышц позволяют сделать вывод, что у *Tenebrionidae* положение мышц на головной капсуле тесно связано с их функциями, особенностями строения и расположения органов, к которым они прикрепляются, и не приурочено строго к определенным участкам головной капсулы (лбу, наличнику).

Кук (Cook, 1944) в работе по морфологии верхней губы и наличника делает вывод об относительной независимости «начала» мышц от эктодермальных структур. Однако его выводы основываются на своеобразной интерпретации краниальных швов, в чем автор является последователем Ферриса. В противоположность большинству морфологов, признающих первичность только заднезатылочного шва, Феррис (Ferris, 1942, 1943) утверждает, что и ряд других «крупных краниальных швов» (great suture of the head) являются межсегментными линиями. Согласно Феррису, область головы ниже ветвей шва, имеющего форму перевернутой буквы V, рассматривается как лоб (по другой терминологии этого автора «антеннальный сегмент»), если ветви проходят латеральнее основания усиков, или как наличник, если ветви расположены между основаниями усиков. Дю Порт (Du Porte, 1946) показал, что швы, определенные Куком в соответствии с концепцией Ферриса как фронтальные, у личинок *Coleoptera*, *Nematocera*, *Lepidoptera*, а также имаго *Psocis* являются не всегда родственными образованиями, расположенными в пределах лба. Следовательно, определяя по-разному ту или иную часть головной капсулы (в данном случае лоб), Кук утверждает, что имеет место перемещение оснований мышц, начинающихся на поверхности этих участков. Такое суждение, связанное с элементами субъективизма в установлении гомологии отдельных частей головной капсулы, встречает много возражений и не может считаться достаточно обоснованным. Напротив, в тех случаях, когда границы склеритов или областей головной капсулы не ясны, на перемещение оснований мышц могут указывать различия во взаимном расположении отдельных пар или групп мышц у близких в систематическом отношении форм в пределах семейства или подсемейства.

Возникает вопрос о возможности использования различий в строении мускулатуры ротовых частей и глотки в филогенетических построениях внутри сем. *Tenebrionidae*. Из табл. 2, в которой трибы разбиты на три группы на основании взаимоотношения *M. frontohypopharyngalis* и *M. frontoepipharyngalis*, видно, что эти группы не отражают действительных родственных связей. В частности, третья группа включает как близкие, так и очень далекие в филогенетическом отношении трибы. *Diaperini*, *Tenebrionini*, *Cossyphini* по своей организации безусловно стоят ближе к чернотелкам первой и второй группы. Следовательно, некоторые признаки в строении мускулатуры ротового аппарата могли возникать у чернотелок параллельно. Это уменьшает их значение в качестве критерия характера филогенетических отношений внутри сем. *Tenebrionidae*. Тем не менее редкие случаи отклонений от определенного типа строения внутри триб и сходство этих типов у представителей близких триб (например, у *Pimeliini* и *Platyopini*, у *Tentyriini* и *Epitragini* и т. д.) позволяют использовать рассматриваемые признаки в качестве дополнительных

при выяснении родственных связей некоторых своеобразных групп сем. *Tenebrionidae*. В частности, расположение фронтальных мышц эпи- и гипофаринкса, а также наружное строение ротового аппарата показывают, что *Lachnogyini* очень далеки от *Opatrini* и, по-видимому, ближе всего стоят к *Leptodini*.

Морфология ротового аппарата подчеркивает филогенетическую близость *Blaptini*, *Opatrini*, *Pedinini* и *Platyscelini*. Из чернотелок, известных с территории Туркмении, только у *Opatrini* встречается такое расположение фронтальных мышц эпи- и гипофаринкса, как у *Blaptini*.

Таблица 2

Положение *M. frontohypopharyngalis* (M. fh.) и *M. frontoepipharyngalis* (M. fe.) относительно друг друга, свойственное некоторым трибам сем. *Tenebrionidae*

Первая группа: M. fh. начинается медиальнее M. fe.	Вторая группа: M. fh. расщепляет пучки M. fe.	Третья группа: M. fh. начинается латеральнее M. fe.
<i>Blaptini</i>	<i>Eleodini</i> <i>Pedinini</i> <i>Opatrini</i> <i>Platyscelini</i> <i>Helopini</i> <i>Bolitophagini</i> <i>Belopini</i>	<i>Diaperini</i> <i>Tenebrionini</i> <i>Cossyphini</i> <i>Pimeliini</i> <i>Platyopini</i> <i>Asidini</i> <i>Akidini</i> <i>Lachnogyini</i> <i>Leptodini</i> <i>Stenosini</i> <i>Platamodini</i> <i>Epitragini</i> <i>Tentyriini</i> <i>Adesmini</i> <i>Zophosini</i> <i>Erodiini</i>

Pimeliini и *Platyopini* обычно сближают с *Blaptini* (Seidlitz, 1898; Gebien, 1910; Reitter, 1917), но от последних они резко отличаются по очень большому числу признаков внутреннего и наружного строения ротового аппарата. По-видимому, обе трибы следует рассматривать как относительно молодую, но сильно морфологически уклонившуюся ветвь чернотелок тенебрионидного ствола.

В результате изучения мускулатуры ротового аппарата и глотки пустынных *Tenebrionidae* Туркмении было выделено три типа ее

строения, причем за основу взято расположение *Musculus frontohypopharyngalis* и *M. frontoepipharyngalis* относительно друг друга, а также строение *M. submentopraementalis*. У личинок *Tenebrionidae* и некоторых имаго из трибы *Pimeliini* (*Pimelia*, *Sympiezocnemis*) пучки преоральной и посторальной групп предмозговых мышц глотки перекрещиваются. В связи с этим расположение оснований мышц глотки не может быть использовано у *Tenebrionidae* для установления границы между областью лба и наличника.

ЛИТЕРАТУРА

С о о к Е. F. 1944. The morphology and musculature of the labrum and clypeus of insects. Microentom., Stanford Univ., 9 : 1—35.
Д а с G. M. 1937. The musculature of the mouth-parts of insect larvae. Quart. Journ. micr. Sci., London (N. S.), 80 : 39—80.
Д о р с е й С. K. 1943. The musculature of the labrum, labium and pharyngeal region of adult and immature Coleoptera. Smithson. misc. Coll., Washington, 103, № 7 : 1—42.
Д у П о р т е Е. M. 1946. Observations on the morphology of the face in insects. Journ. Morph., Philadelphia, 79 : 371—417.
Ф е р р и с G. F. 1942. Some observations on the head of insects. Microentom., Stanford Univ., 7 : 84—90.
Ф е р р и с G. F. 1943. The basic materials of the insect cranium. Microentom., Stanford Univ., 8 : 8—24.
Г е б и е н H. 1910. Tenebrionidae. In: J u n k and S c h e n k l i n g. Coleopterorum Catalogus. Berlin.

- K e l e r S. 1955. Entomologisches Wörterbuch. Wissenschaftliche Abhandlungen, № 12.
 R e i t t e r E. 1917. Bestimmungs-Tabellen der europäischen Coleopteren. Tenebrionidae. XII, 81 : 51—66.
 S e i d l i t z G. 1898. Naturgeschichte der Insecten Deutschlands. Coleoptera. V, erste Hälfte.
 S n o d g r a s s R. E. 1947. The insect cranium and the «epicranial suture». Smithson. misc. Coll., Washington, 107, № 7 : 1—52.

Зоологический институт
 Академии наук СССР,
 Ленинград.

SUMMARY

As a result of the study on the muscles of the mouth parts and gullet in desert *Tenebrionidae* of Turkmenia there were distinguished 3 types in their structure, the disposition of *Musculus frontohypopharyngalis* and *M. frontoepipharyngalis* as well as *M. submentopraementalis* being assumed as a basis.

In the larvae of *Tenebrionidae* and in some imagos from the tribe *Pimeleini* (*Pimelia*, *Sympiezocnemis*) the bundles of preoral and postoral groups of precerebral muscles of the gullet are crossed. In connection with it the disposition of muscles' bases of the gullet cannot be used in establishing the border between the clypeus and frons in *Tenebrionidae*.