

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

PRIVATE LIBRARY
OF WILLIAM L. PETERS



ЧТЕНИЯ
ПАМЯТИ
НИКОЛАЯ АЛЕКСАНДРОВИЧА
ХОЛОДКОВСКОГО



1988 г.



„НАУКА”
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ВСЕСОЮЗНОЕ ЭНТОМОЛОГИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

ДОКЛАДЫ *report, lecture*
на сорок первом *41*
ежегодном чтении *10*
памяти *memorial*
Н. А. ХОЛОДКОВСКОГО *name*

1 апреля 1988 г.



Ленинград
„Наука”
Ленинградское отделение
1989

УДК 591.177 : 595.7

Чтения памяти Николая Александровича Холодковского: 1988; Доклады на сорок первом ежегодном чтении памяти Н.А. Холодковского, 1 апреля 1988 г. - Л.: Наука, 1989. - 78 с.

Публикуются два доклада, освещающие вопросы происхождения и функционирования летательного аппарата насекомых. А.К. Бродский исследует строение и функционирование крыловых сочленений при взмахе и складывании крыльев и показывает их эволюционные преобразования в связи с повышением эффективности передачи усилий мышц на крыло. Н.Ю. Ключе дает новое обоснование гомологии крыла насекомых и жабр поденок с привлечением широких материалов по морфологии и систематике поденок, при этом пересмотрены некоторые вопросы филогении этого отряда.

Президиумом Академии наук СССР
утверждены ежегодные чтения в память выдающегося русского зоолога,
члена-корреспондента Академии наук, почетного члена Всесоюзного
энтомологического общества при Академии наук СССР

НИКОЛАЯ АЛЕКСАНДРОВИЧА ХОЛОДКОВСКОГО
(1858-1921)

Издаются с 1951 года

Ответственный редактор
президент Всесоюзного энтомологического общества Г.С. МЕДВЕДЕВ

Редактор выпуска Э.П. НАРЧУК
Рецензенты: А.Ф. ЕМЕЛЬЯНОВ, А.А. СТЕКОЛЬНИКОВ

Редактор издательства В.Б. ЗИНЧУК

Ч 1907000000-551 168-89, доп.
042(02)-89
ISBN 5-02-025693-5

© Издательство „Наука“, 1989 г.

Н.Ю. К л ю г е

ВОПРОС О ГОМОЛОГИИ ТРАХЕЙНЫХ ЖАБР
И ПАРАНОТАЛЬНЫХ ВЫРОСТОВ ЛИЧИНОК
ПОДЕНОК И КРЫЛЬЕВ НАСЕКОМЫХ В СВЯЗИ
С СИСТЕМАТИКОЙ И ФИЛОГЕНИЕЙ ОТРЯДА
ПОДЕНОК (EPHEMEROPTERA)

Ленинградский государственный университет

В в е д е н и е

Высказанная Гегенбауром в 1970 г. гипотеза о том, что брюшные трахейные жабры личинок поденок имеют связь с происхождением крыльев насекомых, неоднократно обсуждалась в литературе. Различные авторы пытались доказать или опровергнуть эту мысль, оспаривалась не только идея о происхождении крыльев из жабр, но и гомология между жабрами личинок поденок и крыльями насекомых. Цель данной работы — обсудить вопрос о том, чему гомологичны так называемые „трахейные жабры“ личинок поденок и какие признаки этих органов следует принимать во внимание при обсуждении их происхождения и эволюционной связи с другими органами насекомых. В литературе строение жабр обычно обсуждается на примере какого-то одного или нескольких случайно выбранных представителей отряда Ephemeroptera. Мы рассмотрим здесь этот вопрос с учетом всего разнообразия поденок и в связи с современными представлениями об эволюции отряда. Поэтому, прежде чем перейти к обсуждению природы трахейных жабр, необходимо остановиться на систематике отряда поденок и внести в существующую систему некоторые уточнения. Следует также обсудить терминологию, которая будет использоваться.

Термин „трахейные жабры“ по отношению к личинкам поденок используется в двух разных значениях, что может приводить к путанице в понятиях.

Во-первых, у личинок поденок, как и прочих водных насекомых, трахейными жабрами называются любые выросты тела, снабженные трахеями и способствующие лучшему газообмену между телом насекомого и окружающей водной средой благодаря увеличению площади поверхности тела. Такие выросты могут располагаться на любых частях тела (на голове, груди, брюшке или на их придатках) и могут иметь любую природу (новообразования или гомологи конечностей, церок, эпипрокта и др.). В таком понимании трахейные жабры — это аналогичные органы, которые могут быть гомологичны или негомологичны друг другу.

Во-вторых, трахейными жабрами личинок поденок принято называть парные придатки I-VII (у некоторых ископаемых форм I-IX) сегментов брюшка, которые являются явно гомологичными у всех личинок поденок, но могут существенно различаться по своим функциям. У многих поденок они служат для создания тока воды вокруг тела личинки; эта функция хоть и связана непосредственно с дыханием, но ее нельзя назвать функцией трахейных жабр. У некоторых специализированных личинок (*Rhithrogena s. str.* и *Iron* из сем. *Heptageniidae*, *Lepeorus* и *Kirrara* из сем. *Leptophlebiidae*) „жабры“ образуют присасывательный диск, т. е. служат для прикрепления личинки к субстрату. В других случаях „жабры“ одной из передних пар образуют крышку, служащую для защиты жабр последующих пар (у *Caenidae*, *Neoephemeridae*, *Leptophyphinae* из сем. *Tricorythidae* и некоторых других). Иногда „трахейные жабры“ очень малы и, видимо, не выполняют никакой функции либо служат лишь как сенсорные органы. Во многих случаях брюшные придатки личинок поденок выполняют и функции трахейных жабр, иногда наряду с другими функциями.

Использование одного и того же термина в двух разных значениях может приводить к путанице. Например, Пакард раскритиковал брахиальную теорию происхождения крыльев, представляя себе „трахейные жабры“ как аналогичные органы, возникающие в отличие от крыльев в разных местах сегмента, тогда как в брахиальной теории речь идет о „трахейных жабрах“ как гомологичных органах (Woodworth, 1906). В.А. Догель в книге „Олигомеризация гомологичных органов“ (1954) под названием „трахейные жабры“ подразумевал лишь аналогичные органы, хотя в этой книге было бы более уместно обсудить процесс олигомеризации гомологичных органов с тем же названием. Вероятно, можно было бы продолжить перечень недоразумений, возникших из-за того, что два разных понятия обозначаются одним термином.

Мы считаем, что термин „трахейные жабры“ следует сохранить за аналогичными органами различных насекомых, а для парных придатков личинок поденок ввести другой термин — тергалии (*tergaliae*). То, что эти придатки действительно связаны с тергитом, будет показано ниже (с. 65). Пользуясь новым термином, можно кратко и однозначно формулировать такие вопросы, как, например: у каких насекомых, кроме личинок поденок, имеются брюшные тергалии? (Брюшные трахейные жабры, как известно, имеются у многих насекомых, но они по большей части не имеют отношения к тергалиям). Можно формулировать утверждения типа: у *Isocybia* трахейные жабры расположены в основаниях максилл, передних ног и тергалий. При прежней терминологии это выразить было довольно сложно.

Филогения отряда поденок

К настоящему времени предложено несколько схем филогении поденок, некоторые из них существенно различаются. Наиболее близкой к истине нам кажется схема Эдмундса (Edmunds, 1972), однако и в этой схеме некоторые положения кажутся нам спорными. Не имея возможности в данной статье подробно остановиться на филогении всех групп отряда поденок, мы предлагаем лишь схему филогенетических отношений надсемейств поденок в том объеме, в каком эти надсемейства приняты в работе Маккафферти и Эдмундса (McCafferty, Edmunds, 1979), хотя в будущем, видимо, будет целесообразным пересмотреть деление поденок на надсемейства. Предлагаемая нами филогенетическая схема (рис. 1) отличается от схемы Эдмундса только местом ответвления ветви *Caenoidea-Prosopistomatoidea*.

Наиболее примитивными поденками были палеозойские гомотномнокрылые представители этого отряда. Из всех описанных гомотномнокрылых насекомых к поденкам достоверно относятся, пожалуй, только пермские *Prottereismatidae*. У них порядок ветвления продольных жилок переднего крыла такой же, как у современных гетеротномнокрылых поденок: личинки водные, с 9 парами брюшных тергалий, эти личинки достоверно ассоциированы с имаго на уровне семейства (Carpenter, 1979). Помимо *Prottereismatidae* из карбона, перми и юры описаны гомотномнокрылые насекомые, относимые к поденкам: *Triplosoba*, *Lithoneura*, *Syntonoptera*, *Wojophlebia*, *Misthodotes*, *Palingeniopsis*, *Mesephemera*. Некоторых из них различные авторы помещают в другие отряды (например, *Lithoneura* и *Synthonoptera* в отряд *Palaeodyctyoptera*), других единодушно считают поденками. Однако пока нет четких диагнозов, позволяющих однозначно определять до отряда всех древних гомотномнокрылых насекомых, так что истинное положение многих гомотномнокрылых насекомых, относимых к поденкам, остается неясным.

У личинок *Prottereismatidae* хвостовые нити несут „сифлонуroidное“ плавательное опушение: парацерк опушен с двух сторон, а церки только с внутренней. В других отрядах насекомых такой характер опушения не встречается, по этому признаку *Prottereismatidae* сближаются с современными и мезозойскими *Baetoidea*.

Далее в эволюции поденок происходили следующие преобразования (цифры 1-6 на рис. 1):

1) возникает гетеротномность крыльев, у личинки редуцируются тергалии VIII-IX пар, зачатки крыльев из первичного латерального положения поворачиваются назад;

2) у имаго первый членик лапки укорачивается и сливается с голенью (в дальнейшем он может вторично восстанавливаться при общем укорочении лапки), у личинки редуцируются жесткие ребра на тергалиях, тергалии становятся двураздельными (рис. 2, 9, 10)

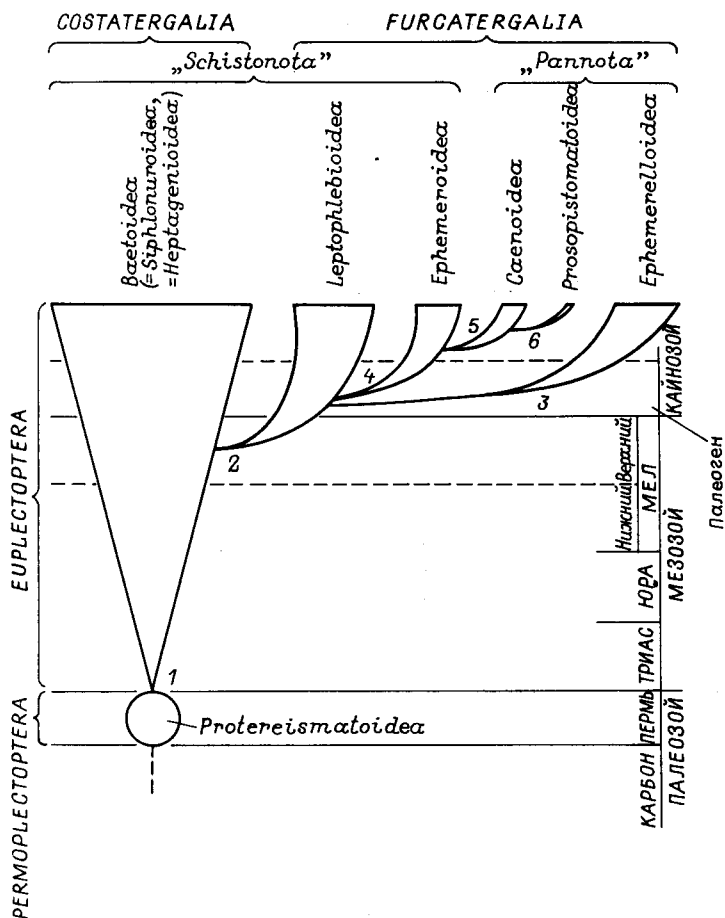


Рис. 1. Филогения отряда (Ephemeroptera).

Места ветвлений, обозначенные цифрами 1-6, объясняются в тексте.

(в дальнейшем одна из двух долей может редуцироваться - рис. 2, 14). Хвостовые нити утрачивают „сифонуроидное“ опушение;

3) верхняя доля тергалии превращается в защитную пластинку, нижняя доля раздваивается (рис. 2, 15);

4) у имаго *Ca A* изгибается у основания (в случае специализации крыла этот изгиб может вторично сглаживаться - *Polymitarcyidae* или исчезать - *Caenidae*, *Prosopistomatidae*). У личинки тергалии II-VII пар двураздельные, удлиненные, с многочисленными отростками по краям (рис. 2, 11), тергалии I пары рудиментарные (вторично увеличены у *Behningia*);

5) тергалии I пары в виде палочковидного рудимента, у тергалий II пары верхняя доля преобразуется в четырехугольную жа-

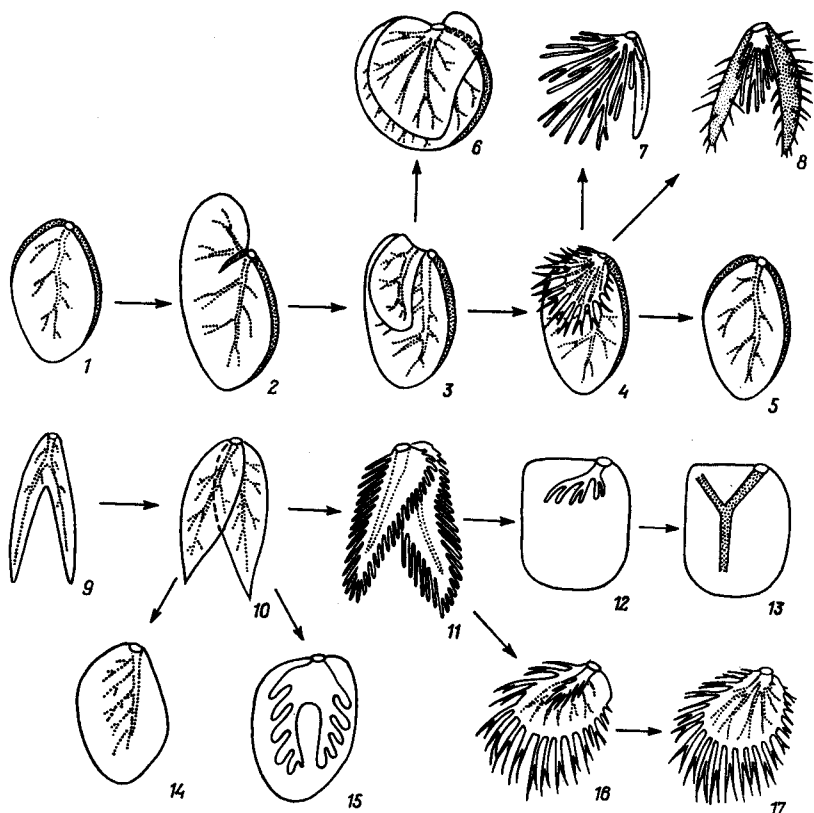


Рис. 2. Некоторые пути эволюционного преобразования тергалей (тергалей изображены с нижней стороны).

1-8 - подотряд Costatergalia: 1-3, 6 - Siphonuridae и Baetidae (6 - Cloeon группы dipterum); 4, 6, 7 - Heptagenia; 5 - некоторые Cinygmula; 8 - Coloburiscoides. 9-17 - подотряд Furcatergalia: 9, 10, 14 - Leptophlebiidae (14 - Lepegenia lineata Pet., Pet. et Edm.); 11 - Ephemeroidea; 12 - Neophemeridae, тергалия II пары (жаберная крышка); 13 - Caenidae, то же; 15 - Ephemerellidae; 16 - Neophemeridae, тергалия III пары; 17 - Caenidae, то же.

берную крышку (рис. 2, 12, 13), тергалей III-IV пар приобретают округлую форму (рис. 2, 16, 17), скрыты под жаберной крышкой, тергалей VII пары редуцируются. У имаго более примитивного семейства из этой группы - Neophemeridae - появляется пара дополнительных швов на мезонотуме, которые затем исчезают в сем. Caenidae, но сохраняются у Prosopistomatidae;

6) тергалии I-Y пар оказываются под разросшимся грудным щитом, в связи с чем происходит их переспециализация: тергалии I пары вторично расширяются, образуя отростки, тергалии II пары (бывшие жаберные крышки) вторично утрачивают жесткость. Однако сохраняется различие в форме между тергалиями I, II и III-Y пар. Тергалии Y1 пары, оказавшиеся у края грудного щита, теряют отростки. Все ганглии вентральной нервной цепочки сливаются в один.

Деление отряда Ephemeroptera на подотряды

В литературе существуют две не связанные между собой попытки разделить отряд Ephemeroptera на подотряды.

Авторы первого из этих вариантов (Demoulin, 1958, 1961; Чернова, 1962, 1970, и др.) оперируют в основном с ископаемыми видами. При этом отряд Ephemeroptera делится на два подотряда: Prophemeroptera с единственным карбоновым видом *Triplosoba pulchella* (Brougniart, 1893), известным по единственному отпечатку, и подотряд Plectoptera, включающий все прочие ископаемые и современные виды поденок. Подотряд Plectoptera в свою очередь делится на инфраотряд Permoplectoptera, включающий пермских гомотермных поденок, и Euplectoptera, включающий всех остальных поденок. Таким образом, все современные и большая часть ископаемых поденок оказываются в одном инфраотряде.

Другой вариант деления поденок на подотряды (McCafferty, Edmunds, 1979) относится только к современным видам (см. подотряды „Schistonota“ и „Pannota“ на рис. 1). При этом подотряд Pannota, по мнению авторов, является монофилетическим и характеризуется одним апоморфным признаком, но подотряд Schistonota парафилетический (т. е. подотряд Pannota происходит от одной из ветвей, составляющих подотряд Schistonota), что признают авторы этого деления на подотряды. Подотряд Schistonota характеризуется лишь плезиоморфным признаком и очень разнообразен. По количеству видов подотряд Schistonota в 3 с лишним раза больше подотряда Pannota (это наглядно видно на рис. 1), а количество семейств, включаемых в Schistonota, более чем в 2 раза превышает количество семейств в подотряде Pannota. Такое деление, при котором один из двух таксонов равного ранга является одновременно и более крупным, и более гетерогенным, не оправдано ни с точки зрения естественности системы, ни с точки зрения ее практического удобства.

Мы предлагаем новое деление отряда поденок на подотряды, при котором современные поденки делятся на два подотряда примерно равного объема (около 1000 видов в каждом). Оба подотряда равноценны по разнообразию; различие в количестве включаемых в них семейств определяется в основном тем, что принятые сейчас семейства в надсемействе Ephemeroidea являются слишком дробными, тогда как семейства Siphonuridae и Heptageniidae филогенетически неоднородны и входящие в них подсемейства,

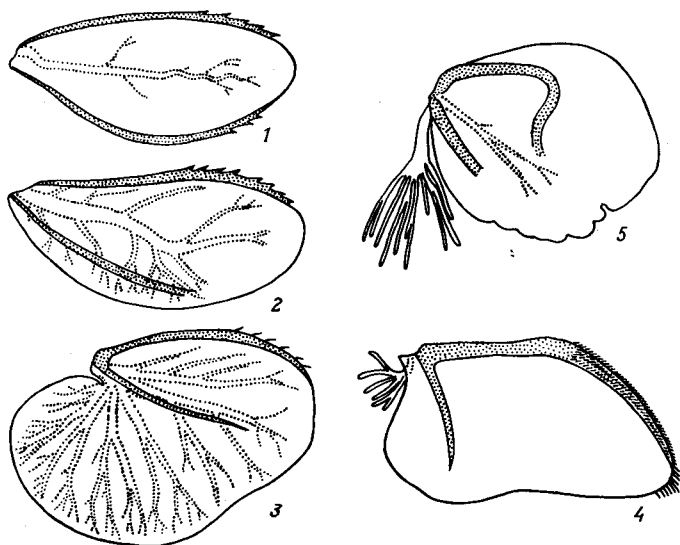


Рис. 3. Разнообразие в форме и расположении переднего и заднего ребер на тергалиях *Costatergalia*.

1 - *Ameletus procerus* Bajk.; 2 - *A. montanus* Im.; 3 - *Siphonurus immanis* Kluge; 4 - *Epeorus pellucidus* Brod.; 5 - *Rhithrogena eugeniae* Kluge. Жесткие ребра очерчены сплошной линией и пунктированы, трахеи очерчены пунктиром.

вероятно, целесообразнее считать отдельными семействами. Предлагаемое нами деление на подотряды *Costatergalia* и *Furcatergalia* является более оправданным с точки зрения филогении, чем деление на *Schistonota* и *Pannota*, хотя подотряд *Costatergalia* - парафилиетический (рис. 1).

Подотряд *Costatergalia*, subordo nov.

Л и ч и н к а. Тергалий исходно 7 пар (иногда некоторые из них редуцируются). Тергалии исходно листовидной формы, снабжены 2 жесткими ребрами: на переднем и на заднем крае или отступя от края; в некоторых случаях в результате заворачивания и отделения проксимальной части тергалия может становиться 2- или даже 3-дольчатой; край, не несущий ребра, может быть рассеченным, иногда ребра укорачиваются, утончаются или даже совсем редуцируются (рис. 2, 1-8; 3). Хвостовые нити исходно несут характерное плавательное („сифлонуroidное“) опушение: церки имеют ряд щетинок на внутреннем крае, парацерк - два ряда на боковых краях; в некоторых случаях плавательное опушение может редуцироваться (некоторые *Heptageniidae*), очень редко возникают до-

полнительные ряды щетинок на наружных краях церков (некоторые виды *Stenonema* из сем. *Heptageniidae*).

И м а г о. Крылья гетерономные. Лапки либо с подвижно при-
члененным к голени первым члеником, либо первый членик слит с
голенью, но в этом случае не укорочен либо укорочен незначи-
тельно (исключение составляют передние лапки *Baetidae*). Парацерк
обычно редуцирован, сохраняется лишь у *Acanthametropodinae*,
Ametropodidae и вторично развивается у некоторых *Oligoneu-
riidae*.

К этому подотряду относятся современные семейства *Siphlo-
nuridae*, *Baetidae*, *Oligoneuriidae* (включая *Isonychiidae*),
Ametropodidae, *Metretropodidae*, *Arthropleidae*, *Heptage-
niidae* и мезозойские *Hexagenitidae*, *Epeoromimidae* и,
видимо, *Aenigmephemeridae* (последние известны только по
обрывку крыла, тогда как для *Hexagenitidae* и *Epeoromimi-
dae*, а также для мезозойских *Siphonuridae* описаны хорошо
сохранившиеся личинки).

Переходной формой от подотряда *Permoplectoptera* (см. ни-
же) к подотряду *Costatergalia*, возможно, являются триасовые
Mesoplectopteron, известные по личинке: гетерономность крыль-
ев у них была выражена слабо, положение крыловых зачатков сход-
но с *Prottereismatidae*, хвостовые нити с сифлонуroidным опуше-
нием (Чернова, 1962; рис. 62). Количество и строение тергалий
у *Mesoplectopteron* неизвестно; хотя в описании говорится,
что их 8 пар (Чернова, 1962), но за тергалии здесь принималось
что-то другое.

Подотряд *Furcatergalia*, subordo nov.

Л и ч и н к а. Тергалий исходно 7 пар (иногда некоторые из
них редуцируются). Тергалии исходно двуветвистой формы, без
жестких ребер, жесткость им придается только за счет срединной
трахеи (рис. 2, 9); в некоторых случаях одна из ветвей редуциру-
ется и тергалия выглядит листовидной (рис. 2, 14, 17); иногда
развиваются вторичные ребра в средней части тергалии (жаберные
крышки у *Caenoidea* — рис. 2, 12, 13). Хвостовые нити либо
без плавательного опушения, либо как парацерк, так и церки несут
ряды щетинок с двух сторон.

И м а г о. Крылья гетерономные. Первый членик лапки слит с
голенью и сильно укорочен; этот признак не выражен в тех случаях,
когда лапки рудиментарные (*Polymitarciidae*, *Palingeniidae*,
Behningiidae) либо все проксимальные членики лапки укорочены
(средние и задние ноги *Caenidae*, *Tricorythidae*, *Euthyploci-
idae*). Парацерк обычно развит, лишь в отдельных родах и видах
редуцирован.

К этому подотряду относятся семейства *Leptophlebiidae*
(надсем. *Leptophlebioidea*), *Potamanthidae*, *Ephemeridae*,

Euthyplociidae, Polymitarcyidae, Palingeniidae, Behningiidae (надсем. Ephemerodea), Ephemerellidae, Tricorythidae (надсем. Ephemerelloidea), Neoephemeridae, Caenidae (надсем. Caenoidea), Prosopistomatidae, Baetiscidae (надсем. Prosopistomatoidea).

Подотряд Permoplectoptera Tillyard, 1932

Л и ч и н к а. Тергалий 9 пар. Тергалии листовидные, детали их строения неизвестны. Хвостовые нити с плавательным „сифло-нуroidным“ опушением, как у *Costatergalia*.

И м а г о. Крылья гомономные. Первый членик лапки не укорочен и не слит с голенью.

Сюда с достоверностью относятся лишь пермские *Protereismatidae* (= *Kukalovidae*, *Jarmiliidae*, *Oboriphlebiidae*).

По специализированному строению хвостовых нитей и по внешнему виду тергалий личинки, так же как и по отсутствию характерного для *Furcatergalia* апоморфного признака в строении лапок имаго, *Permoplectoptera* вполне сходны с *Costatergalia*, отличаясь от них только примитивными признаками — гомономностью крыльев и большим количеством пар тергалий.

Диагнозы современных подотрядов *Costatergalia* и *Furcatergalia* не могут быть использованы в определительных таблицах поденок в качестве первой тезы, так как в обоих подотрядах имеется много уклоняющихся форм (точно так же, как мало пригодны для использования в определителях диагнозы подотрядов *Pannota* и *Schistonota*, дававшиеся Маккафферти и Эдмундсом). Однако выделение подотрядов полезно при обсуждении вопросов, связанных с эволюцией отряда поденок и значением тех или иных признаков, в частности при обсуждении природы и исходного строения тергалий.

В дальнейшем мы будем придерживаться описанных выше представлений о филогении поденок, однако палеонтологами высказывались и совершенно другие представления о филогении этого отряда (Чернова, 1980, и др.), поэтому следует подробнее остановиться на вопросе о времени возникновения *Costatergalia* и *Furcatergalia*.

Палеонтологические данные о *Costatergalia* и *Furcatergalia*

Известны многочисленные остатки мезозойских (триасовых, юрских и меловых) и кайнозойских *Costatergalia* (*Siphonuridae*, *Hexagenitidae*, *Epeoromimidae*), тогда как ископаемые остатки представителей подотряда *Furcatergalia* известны лишь начиная с верхнего мела (таймырский янтарь) и палеогена (балтийский янтарь), т. е. являются по преимуществу кайнозойскими. Это утверждение может показаться странным, поскольку в литературе описан целый ряд мезозойских видов, относимых к *Ephe-*

merelloidea, Leptophebioidea и Ephemeroidea, а, по мнению некоторых авторов, предки Ephemeroidea обособились еще в пермском периоде. В действительности же все эти указания являются недостоверными.

К семейству EphemereLLidae были отнесены известные по личинкам юрские Mesoneta Brauer, Radtenbacher et Ganglbaur, 1889 (Чернова, 1962) и Turfanella Dem. (Demoulin, 1954; Чернова, 1962). Единственным признаком, позволившим это сделать, были сильно развитые постеролатеральные выросты сегментов брюшка; однако такие же крупные выросты имеются и у представителей Siphonuridae, Heptageniidae, Oligoneuriidae и других семейств, в том числе неродственных между собой. Сомнение в принадлежности Turfanella к EphemereLLidae высказывал Эдмундс (Edmunds, 1972), но на этот счет можно высказать и более определенное мнение. И у Mesoneta, и у Turfanella имеются типичные для Costatergalia листовидные тергалии с жестким ребром на переднем крае (Чернова, 1969), на отпечатках видно по крайней мере это ребро (Ping, 1935: Fig. 2; Demoulin, 1954: Fig. 1a; Чернова, 1962: рис. 79). Опушение хвостовых нитей Mesoneta типичное для Costatergalia (Чернова, 1962: рис. 79). Изображение личинки в работе О.А. Черновой (1962) ни по одному пункту не соответствует приведенному в той же работе диагнозу семейства EphemereLLidae. Позже О.А. Чернова (1969, 1970) перенесла Mesoneta в отдельное семейство Mesonetidae, сравнивая его с сем. Oligoneuriidae (последнее относится к Costatergalia). Род Mesoneta переносился, кроме того, в сем. Ametropodidae (Demoulin, 1968a) и сем. Siphonuridae (Demoulin, 1979), также входящие в Costatergalia. Однако О.А. Чернова (1971) перенесла Mesoneta в сем. Leptophlebiidae (см. ниже).

К семейству Leptophlebiidae были отнесены известные по личинкам юрские Mesobaetis Br., Redt., Ganglb., 1889 (Demoulin, 1954; Чернова, 1962) и подсемейство Mesonetinae, включающее личинок Mesoneta и имаго Cretoneta Tshern. (Чернова, 1971, 1977; Синиченкова, 1976; Hubbard, Savage, 1981). Судя по первоописанию, Mesobaetis — стройные личинки, сходные с Baetidae и Siphonuridae, хотя утверждать что-либо определенное описание не позволяет. Неясно, на каком основании этот род был перенесен в Leptophlebiidae.

Mesoneta была перенесена в Leptophlebiidae на основании сходства в строении зачатков гениталий личинки юрской Mesoneta antiqua Br., Redt., Ganglb. и гениталий имаго верхнемеловой Cretoneta zherichini Tshern. и сходства их с гениталиями современных Leptophlebiidae (Чернова, 1971). Однако с тем же успехом можно сопоставить гениталии личинки Mesoneta с современными представителями Costatergalia: Ameletus (сем. Siphonuridae), Isonychia (сем. Oligoneuriidae), Metretopus (сем. Metretopodidae), Epeorus и Rhithrogena (сем. Heptageniidae): все они имеют глубокую вырезку на сти-

лигере и длинные, разделенные лопасти пениса. Как уже говорилось, по строению тергалей и хвостовых нитей *Mesoneta* может быть отнесена только к *Costatergalia* и никак не может быть отнесена к *Leptophlebiidae*. Таким образом, род *Cretoneta*, входящий в сем. *Leptophlebiidae*, должен быть вынесен из подсемейства *Mesonetinae*, а *Mesonetinae* должны быть вынесены из сем. *Leptophlebiidae*, как это делает Демулен (Demoulin, 1979).

К семействам *Palingeniidae* и *Behningiidae* (надсем. *Ephemeroidea*) относят соответственно *Mesogenesis Tshern.* и *Archaeobehningia Tshern.*, описанных по личинкам из юры (Чернова, 1977). *Mesogenesis* отнесена к *Palingeniidae* из-за специализированных передних ног с расширенной „голенью“. В действительности „голенью“ названо бедро, „бедром“ – тазик, „промежуточным члеником“ – вертлуг, а расщепленным „коготком“ – лапка и коготок. Ноги с увеличенным тазиком и расширенным бедром являются скорее хватательными, чем копательными, в отличие от *Palingeniidae* и близких к ним семейств. По мнению многих авторов, современные *Palingeniidae* произошли от *Ephemeridae*, и в частности от подсемейства *Pentageniinae* (McCafferty, Edmunds, 1979, и др.). *Mesogenesis*, которую О.А. Чернова считает „предковой формой“ *Palingeniidae*, не имеет ни одного признака *Palingeniidae* и *Ephemeridae*: нет бивней на мандибулах, нет лобного выроста, „жабры“ не смещены дорсально, а, наоборот, направлены вентрально.

Archaeobehningia отнесена к *Behningiidae* на основании того, что средние ноги меньше других, а задние ноги имеют крупные бедра. На самом деле средние ноги у современных *Behningiidae* не меньше передних, а задние ноги у *Archaeobehningia* принципиально не отличаются от многих других поденок. *Archaeobehningia* не имеет характерных для *Behningiidae* лобных и переднегрудных выростов, так что помещение ее в это семейство никак не обосновано.

Представление о том, что предки *Ephemeroidea* обособились в перми, основано на сходстве в изгибе *СuP* и попарном сближении (геминации) жилок у пермского гомотермокрылого *Palingeniopsis praesox* Mart. и современных *Palingeniidae* (Martynov, 1932; Demoulin, 1958, 1961; Чернова, 1970, 1980), причем если О.А. Чернова выводит от *Palingeniopsis* всех *Ephemeroidea*, то Ж. Демулен считает его потомками только часть из *Ephemeroidea*, выделяемых им в надсемейство *Palingenioidea* (*Palingeniidae*, *Behningiidae*, *Euthyplociidae*, *Polymitarcyidae*). Такое представление о полифилии *Ephemeroidea* явно ошибочно, так как личинки всех *Ephemeroidea*, за исключением *Behningiidae*, очень сходны между собой, а личинки *Pentagenia* (*Ephemeridae*) и *Palingeniidae* вообще неразличимы (в то же время по строению крыльев *Pentageniinae* не отличаются от *Ephemerinae*). Что касается сходства в жилковании *Palingeniopsis*, то оно явно надуманное. Гемин-

нация жилок возникает независимо в разных эволюционных ветвях поденок. Так, в ряду *Pentageniinae-Palingeniidae* геминация совсем отсутствует у *Pentagenia*, но выражена в разной степени у разных родов *Palingeniidae*. В семействе *Behningiidae* геминация отсутствует у *Protobehningia* и *Dolania*, но очень резко выражена у *Behningia*, причем *Dolania* и *Behningia* имеют очень сходных личинок, так что сомнений в их близком родстве не возникает. В семействе *Oligoneuriidae* геминация отсутствует у *Isonychiinae* и *Chromarcyinae*, но крайне резко выражена у *Oligoneuriinae*. Так что наличие геминации никак не может служить доказательством родства групп. Жилка CuP изогнута S-образно у многих *Ephemeroidea*, но только на переднем крыле, на заднем крыле она всегда прямая. *Palingeniopsis* описан только по одному заднему крылу. По форме и жилкованию, и в том числе по изгибу CuP , это крыло сходно с задними крыльями карбоновых *Syntonopteridae* (к которым, видимо, близок *Palingeniopsis*). На передних крыльях у *Syntonopteridae* и, надо полагать, так же и у *Palingeniopsis* CuP не изогнута. Так что непосредственного сходства в форме CuP у *Ephemeroidea* и *Palingeniopsis* нет. К тому же надо учесть, что тенденция к изгибанию CuP на заднем крыле проявляется у разных бимоторных насекомых, например у палеозойских стрекоз, а изгиб CuP переднего крыла имеется не у всех *Palingeniidae*: он отсутствует у многих *Anagenesia*.

Таким образом, *Furcatergalia* представляет собой молодую ветвь. Наиболее примитивное семейство этого подотряда — *Leptophlebiidae* — известно из верхнего мела (Чернова, 1971) и разнообразно представлено в эоцене (Demoulin, 1968b). К этому же времени относятся появление *Ephemeroidea* (одна из наиболее примитивных групп надсемейства *Ephemeroidea*) и *Ephemerebellidae* (Demoulin, 1968b). Из эоцена известны и личинки, достоверно относящиеся к *Ephemeroidea*, (McCafferty, Sinitschenkova, 1983).

Т е р г а л и и

Разные точки зрения на природу „трахейных жабр“ личинок поденок

По поводу природы образований, называемых нами тергалиями, существуют следующие взаимоисключающие точки зрения: 1) это гомологи конечностей и, следовательно, не имеют никакого отношения к крыльям; 2) это не гомологи конечностей, но и не гомологи крыльев; 3) это сериальные гомологи крыльев.

Представление о том, что брюшные жабры личинок поденок — гомологи конечностей, развивал Снодграсс (Snodgrass, 1931). На приведенном в его работе рисунке (Snodgrass, 1931: Fig.

34; Шванвич, 1949: рис. 234, А-С) изображена стержневидная, покрытая отростками жабра, причлененная к особой латеральной доле („lateral lobe“), которая считается гомологом коксы и субкоксы; 4 мышцы, идущие от основания жабры, также прикрепляются к этой доле. Таким образом, Снодграсс оспаривал мнение Дюркена (Dürken, 1907), что жабры прикреплены к тергиту, а их мышцы идут к стерниту. В действительности ничего похожего на этот рисунок из работы Снодграсса у личинок поденок не встречается. У всех известных личинок поденок сегменты брюшка имеют вид цельных колец, без швов, а тергалии никогда не имеют вид покрытых отростками стержней. На рисунке, видимо, изображена в сильно искаженной форме личинка *Ephemera*. Из двух листков тергалии *Ephemera* изображен только один, причем вместо листка нарисован стержень. У *Ephemera*, относящихся к *Furcatergalia* и, следовательно, лишенных ребер на тергалиях, жесткость тергалий создается за счет очень толстой неветвящейся срединной трахеи, тогда как сама тергалия узкая, что и делает ее похожей на стержень. „Латеральные доли“, которым Снодграсс придавал такое большое значение, это, по всей видимости, боковые выступы брюшка, которые развиты у *Ephemeridae* в связи с роющим образом жизни и способствуют тому, что тергалии могут укладываться на спине (рис. 7, 1). У других поденок форма сегментов брюшка иная (рис. 4-6). Ничего соответствующего шву, отделяющему „латеральную долю“ от тергита на рисунке Снодграсса, ни у каких поденок не бывает ни на стадии личинки, ни на стадии имаго. В качестве довода в пользу происхождения жабр из конечностей приводится также утверждение (Heymons, 1896), что эти „латеральные доли“ развиваются из зачатков ног в ходе эмбриогенеза. Однако у личинок *Ephemera* первого возраста, как и у других поденок, никаких особых долей, а также тергалий или их зачатков на брюшке нет (Ide, 1935: Fig. 1, 2). Снодграсс также ссылается на Бернера (Bernier, 1909), считавшего, что несущие жабры „брюшные субкоксы“ лежат на одной линии с субкоксами груди. Нельзя, как это делал Бернер, гомологизировать части грудных и брюшных сегментов на том основании, что они находятся „на одном уровне“, поскольку форма грудных и брюшных сегментов всегда очень различна. Странно выглядит в работе Бернера гомологизация мышц, идущих от основания жабры к вентральной границе брюшной „субкоксы“, с мышцами, идущими от основания ноги к тергиту груди. Неясно также, на каком основании Бернер гомологизировал трахеи жабр с трахеями ног, а не с трахеями крыльев; судя по приведенному рисунку, отхождение трахей очень различно в брюшке и в груди, так что их трудно сопоставить, тогда как крыловая и ножная трахеи отходят одним корнем.

По мнению Дюркена (Dürken, 1907), тщательно изучившего мускулатуру грудных и брюшных сегментов нескольких видов поденок, трахейные жабры личинок поденок не гомологичны ногам; они прикреплены не к плейриту, а к тергиту, что подтверждается характером их мышц, идущих от оснований жабр вентрально. Однако Дюр-

кен считал, что нельзя гомологизировать жабры с крыльями, поскольку у изученных им видов поденок мускулатура брюшных сегментов в деталях сильно отличается от мускулатуры грудных сегментов. По всей видимости, не следует, как это делал Дюркен, сопоставлять строение брюшной мускулатуры со строением грудной мускулатуры того же насекомого и ожидать здесь большего сходства, чем при сопоставлении гомологичных органов разных насекомых. Совершенно очевидно, что со времени возникновения крыла все современные виды поденок претерпели большие эволюционные изменения, причем независимо происходили изменения в грудных сегментах летающих имаго и в брюшных сегментах водных личинок. Так что следует не сравнивать попарно крылья и брюшные тергаллии у каждого насекомого, а сравнивать то общее, что есть в строении крыльев всех насекомых, с тем общим, что есть в строении тергаллий у всех, кто их имеет.

По мнению Мацуды (Matsuda, 1976), не может быть сомнения в том, что жабры личинок поденок не гомологичны конечностям, а по своему положению вполне соответствуют крыльям, так что могут быть их сериальными гомологами. Это доказывается всем строением брюшного сегмента и его мускулатуры. В то же время Мацуда считает, что переднегрудные лопасти личинок *Ecdyonurus* также соответствуют по своему положению крыльям, и это соответствие, по его мнению, не случайно. Оно объясняется тенденцией постеролатеральных углов всех тергитов к развитию в крылья или крылоподобные придатки, благодаря этой же тенденции возникли и брюшные „трахейные жабры“. В действительности же не следует смешивать вопрос о происхождении переднегрудных выростов *Ecdyonurus* и брюшных тергаллий личинок поденок, так как в первом случае речь идет о случайном сходстве (см. с. 72-74), а во втором — об эволюционно устойчивом типе придатков. Как будет показано ниже, вопрос о гомологии можно обсуждать только применительно к тергаллиям, но не к переднегрудным выростам.

Из современных авторов идею о гомологии жабр личинок поденок и крыльев отстаивает также Кукалова-Пек (Kukalová-Peck, 1978, 1985). Для доказательства того, что трахейные жабры личинок поденок не являются гомологами ног, Кукалова-Пек (Kukalová-Peck, 1985) приводит описание ископаемых „*Vojoophlebia*“ и „*Lithoneura*“, которых она считает личинками поденок и у которых описываются рудименты брюшных конечностей и жабры, присутствующие одновременно на одних и тех же сегментах. В действительности же описанные насекомые скорее всего являются бескрыльями (по всей видимости, это *Thysanura*, а то, что описано как передне-, средне- и заднегрудные зачатки крыльев и брюшные трахейные жабры, — всего лишь паранотальные выросты, обычные у современных *Thysanura* и многих других насекомых. То, что Кукалова-Пек называет трахейными жабрами у личинки „*Vojoophlebia prokopi*“ (Kukalová-Peck, 1985: Fig. 5-8), это крепкие неподвижные выросты сегментов во всю длину сегмента

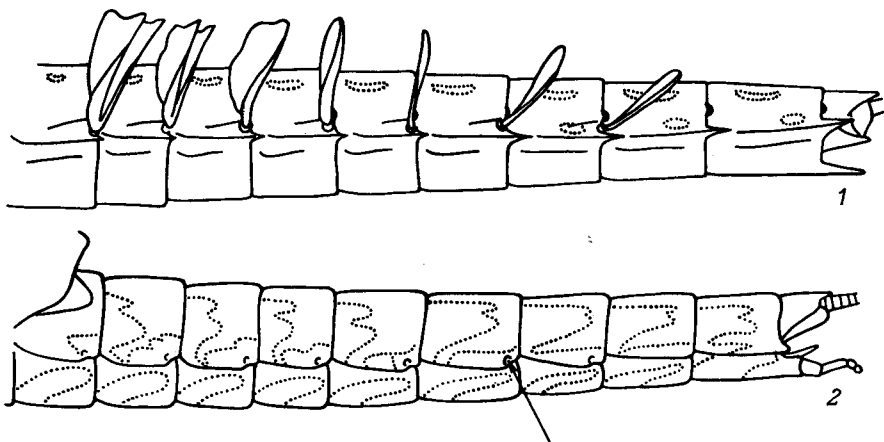


Рис. 4. Взаиморасположение тергалей и форцепсов на брюшке личинки (1) и субимаго (2) *Siphonurus lacustris* Eth. У субимаго на Y1 сегменте стрелкой показано место, соответствующее месту прикрепления тергалей у личинки.

(т. е. передний край такого выроста является продолжением в сторону переднего края сегмента, а задний край выроста — продолжением заднего края сегмента). В отличие от них тергалей личинок поденок подвижные, прикреплены к сегменту узким основанием. На фотографии отпечатка, который приписывается „личинке“ „*Lithoneura*“ *clausi* K.-P. (Kukalová-Peck, 1985: Fig. 19-21), хорошо видно, что отпечаток сделан с дорсальной стороны насекомого, так как на грудных сегментах нет ног и мест их прикрепления. Однако в подписи указано, что это вентральная сторона. То, что обозначено на этой фотографии как брюшные ноги и как трахейные жабры, — лишь неясные складки, возникшие, возможно, при раздавливании насекомого. Поскольку эти „личинки“ вряд ли имеют отношение к имаго *Wojophtibia prokopi* и имаго типового вида рода *Lithoneura*, их следует назвать иначе и перенести в другой отряд (возможно, в отряд *Thysanura*).

Тем не менее основную идею, доказываемую Кукаловой-Пек, мы считаем верной: тергалей и конечности не гомологичны друг другу, крепятся в разных местах сегмента и в принципе могут сосуществовать на одном и том же сегменте, хотя у современных поденок этого никогда не наблюдается. Доказать это путем сопоставления брюшных и грудных сегментов трудно, так как очень велико различие в строении брюшных и грудных сегментов на всех стадиях онтогенеза поденок. Но можно легко сравнить между собой разные брюшные сегменты, в частности I-VII сегменты с IX сегментом. Сопоставлять сегменты можно и по внешней форме, и по наличию выростов, шипов, щетинок, и по рисунку, и по мускулатуре. Все эти элементы обычно постепенно изменяются от I к IX

сегменту, по-своему у каждого вида поденок. Благодаря этому можно с уверенностью сказать, какие участки I-VII сегментов гомологичны каким участкам IX сегмента. I-VII сегменты личинок поденок несут тергаллии, а IX сегмент имаго несет форцепсы, или гоностили, которые являются гомологами конечностей. Благодаря тому, что у поденок в метаморфозе все части имаго развиваются из соответствующих частей личинки, можно у всех видов с абсолютной уверенностью найти места, соответствующие местам прикрепления тергаллий личинки, а у личинки — места, из которых развиваются форцепсы имаго, причем во многих случаях у личинок старших возрастов имеются хорошо выраженные наружные зачатки форцепсов. При этом легко видеть, что тергаллии и форцепсы всегда прикрепляются в разных местах, место прикрепления тергаллий значительно дорсальнее, чем место прикрепления форцепсов (рис. 4).

Несмотря на все приведенные выше рассуждения, надо учитывать, что сравнительно-морфологические данные сами по себе не могли бы дать возможности однозначно и категорично утверждать, чему гомологичны тергаллии личинок поденок. Всегда оставалось бы место для предположения, что в ходе эволюции брюшка его сегменты изменялись до неузнаваемости и придатки сместились в необычное для них положение. Для решения вопроса о первоначальном положении придатков необходимо иметь ясное представление об эволюции группы.

Из тех представлений о филогении отряда поденок, которые были описаны и обоснованы выше (с. 51-54), следует, что первичное положение и строение тергаллий следует искать у *Permoplectoptera* и *Costatergalia*. Изучение же этих групп показывает, что тергаллии явно больше похожи на крылья, чем на ноги. Однако высказывались и другие представления о филогении поденок, согласно которым наиболее примитивными личинками поденок были пермские *Phtharthus*, имевшие 9 пар вентральных палочковидных „жабр“, похожих на рудиментарные ноги, а от пермских *Palingeniopsis* произошли современные *Palingenioidae*, в том числе *Behningiidae* с их „первично“ вентрально расположенными жабрами (Demoulin, 1955, и др.) (об истинном положении тергаллий у *Behningiidae* см. с. 65). Это представление об эволюции поденок отражено и в филогенетической схеме в книге „Историческое развитие класса насекомых“ (Чернова, 1980). Однако, как было показано выше, такая филогенетическая схема совершенно не обоснована. Что касается личинок *Phtharthus*, то, судя по описанию (Handlirsch, 1906), они не похожи на *Permoplectoptera* и, по всей видимости, вообще не относятся к отряду поденок, а их брюшные придатки не имеют отношения к тергаллиям, но этот вопрос требует дальнейшего изучения.

Место прикрепления тергалей

Тергалей личинок поденок прикрепляются по бокам сегмента, почти всегда на его заднем крае, позади склеротизованной части тергита, в специальной круглой выемке (рис. 4, 1). При этом у имаго место, соответствующее месту прикрепления тергалей личинки, оказывается на некотором расстоянии от заднего края тергита благодаря тому, что межсегментная складка при превращении в имаго несколько расправляется (рис. 4, 2). Так что положение мест прикрепления абдоминальных тергалей у имаго сходно с положением мест прикрепления крыльев (на боках сегмента), а их положение у личинки сходно с положением крыловых зачатков (на заднем крае тергита). В редких случаях место прикрепления тергалей может смещаться вперед. Сильно смещены вперед тергалей первой, рудиментарной, пары у *Ephemeroidea* и *Caenoidea*, а также тергалей последних пар у *Ephemeridae* в узком смысле слова (*Ephemer*, *Hexagenia*, *Eatonica*, *Eatonigenia*, *Lithobrachia*) (рис. 7, 1).

Почти во всех случаях тергалей прикрепляются на дорсальной стороне брюшка около боковых краев, дорсальнее бокового ребра, которое обычно проходит вдоль всего брюшка. У имаго места, соответствующие местам прикрепления тергалей, находятся чуть дорсальнее шва, отделяющего дорсальное полукольцо сегмента (тергит) от вентрального полукольца (стернит или стерноплейрит). В некоторых случаях специализации тергалей их основания смещаются с боков брюшка ближе к середине дорсальной стороны за счет разрастания латеральных участков сегмента (рис. 5, 5). В тех случаях, когда в силу своей специализации тергалей должны находиться на вентральной стороне тела (при образовании вентрального присасывательного диска у *Iron*, *Rhithrogena*), основания тергалей по-прежнему остаются на дорсальной стороне (рис. 7, 2). Нам известны только два случая, когда основания тергалей видны с вентральной стороны и не видны с дорсальной. Это тергалей *Behningia* и *Dolania* и тергалей I пары у *Oligoneuriinae*.

У личинок *Behningia* и *Dolania* (относящихся к семейству *Behningiidae*) тело и ноги специализированы к своеобразному способу передвижения в песке, при котором личинка не роет песок, а продавливается сквозь его толщу. Дорсальная сторона тела при этом расширена в стороны таким образом, что прикрывает сверху и защищает все придатки: антенны, ротовые органы, тергалей, а снизу тело и его нежные придатки прикрыты сильно специализированными расширенными средними и задними ногами. На рис. 5, 1-3 видно, как в эволюционном ряду *Protobehningia-Dolania-Behningia* происходит преобразование тергита, так что у *Behningia* боковые участки тергита и места прикрепления тергалей оказываются на вентральной стороне. При этом сохраняются характерные для большинства личинок поденок боковые продольные ребра, у *Behningia* и *Dolania* они проходят по вентральной стороне чуть вентральнее оснований тергалей (рис. 5, 4). Так что совершенно

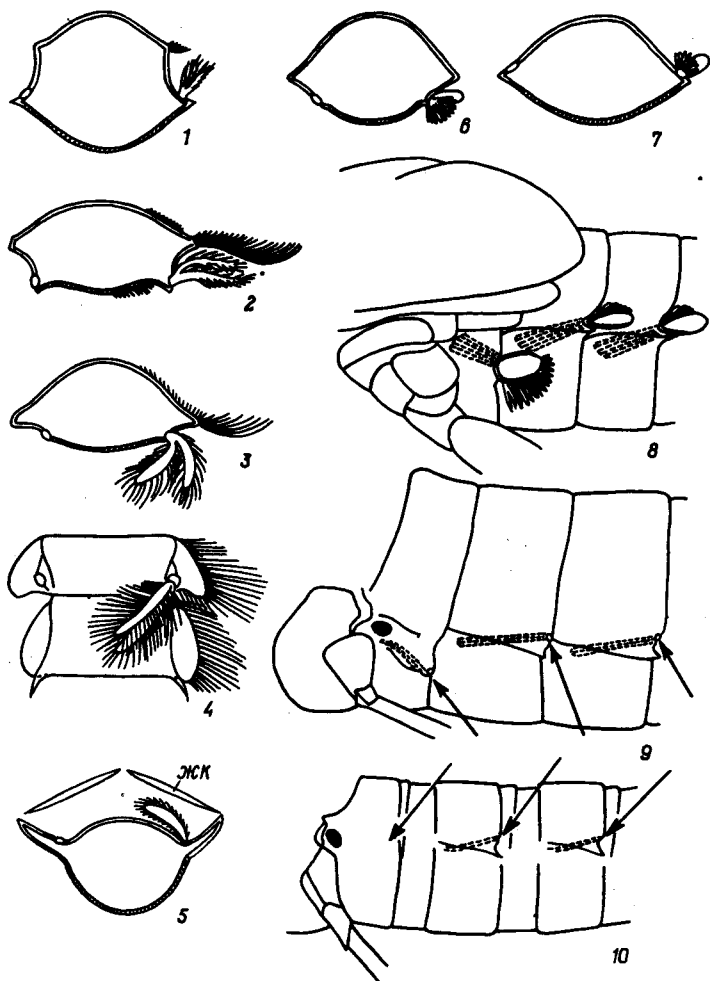


Рис. 5. Разнообразие мест прикрепления тергалей у разных поденок.
 1-4 - личинки Behningiidae: 1 - *Protobehningia asiatica* Tshern. et Bajk.; 2 - *Dolania americana* Edm. et Trav.; 3, 4 - *Behningia ulmeri* Lest. (= *lestagei* Motas et Vac., = *tshernovae* Edm. et Trav., syn. nov.) (1-3 - поперечный срез У1 сегмента брюшка; 4 - VII и VIII сегмента брюшка снизу). 5 - поперечный срез брюшка личинки *Brachycercus harrisella* Curt. (жк - жаберная крышка). 6-10 - *Oligoneuriella* sp.: 6 - поперечный срез I сегмента брюшка личинки; 7 - то же, II сегмент; 8 - основание брюшка личинки; 9 - то же, субимаго; 10 - то же, имаго (стрелками показаны места, соответствующие местам прикрепления тергалей).
 На рис. 1-3, 5-7 штриховой показан стерно-плейрит, двойной линией без штриховки - тергит.

несостоятельным является представление Демулена (Demoulin, 1955) о том, что вентральное положение жабр у *Behningia* первично и унаследовано ими от пермских *Phtharthus*.

Менее очевидной, чем в случае с *Behningia*, выглядит принадлежность к тергиту тергалий I сегмента брюшка у *Oligoneurinae* (рис. 5, 6, 8). В этом случае тергалии находятся на вентральной стороне, а дорсальнее их находится продольное ребро, которое проходит на том же уровне, что и боковое ребро II-IX сегментов. На самом деле, несмотря на сходство, ребро I сегмента не гомологично ребрам II-IX сегментов и в отличие от ребер II-IX сегментов оно сзади не вытянуто в шип. Вентральное место прикрепления I тергалии можно различить слабо выраженную насечку, соответствующую граниче тергита. У сабимаго сразу после выхода из личинки хорошо видны места, соответствующие местам прикрепления тергалий, — они находятся на особых задне-боковых выростах тергита, направленных вниз (рис. 5, 2). Так что смещение тергалий I пары на вентральную сторону произошло за счет разрастания на вентральную сторону задне-боковых углов тергита. При превращении в имаго эти задне-боковые выросты исчезают, разглаживаются, и место, соответствующее месту прикрепления тергалий, у взрослого насекомого оказывается в одном ряду с местами, соответствующими местам прикрепления тергалий II-IX пар (рис. 5, 10).

Таким образом, тергалии, независимо от их специализации, всегда прикрепляются к боковым частям тергита, места их прикрепления гомологичны у всех поденок.

Мускулатура, приводящая в движение тергалии

У всех личинок поденок, независимо от того, совершают они активные движения своими тергалиями или нет, имеются мышцы, идущие от основания тергалий косо и вперед к вентральной стенке сегмента. В литературе они именуются жаберными, или бронхиальными, мышцами; мы далее будем их называть тергалиальными мышцами. Эти мышцы являются наиболее латеральными из всех мышц брюшка; медиальнее их находятся дорсовентральные мышцы, направленные строго вертикально, а в медиальной части брюшка — мощные продольные мышцы, некоторые из них идут прямо вдоль тела, а некоторые — наискось (рис. 6).

Каждая тергалия может приводиться в движение либо единственной тергалиальной мышцей (как, например, у *Siphonurus*), либо несколькими (2-4). В последнем случае они идут строго параллельно, вплотную друг к другу. Видимо, в ходе эволюции разных групп поденок тергалиальные мышцы разделяются на несколько мышц или сливаются в одну.

Дорсальное место прикрепления тергалиальных мышц почти во всех случаях находится позади дорсальных мест прикрепления дорсовентральных мышц (рис. 6, 2). Но в случае вторичного смещения основания тергалии вперед взаиморасположение этих мышц меняется

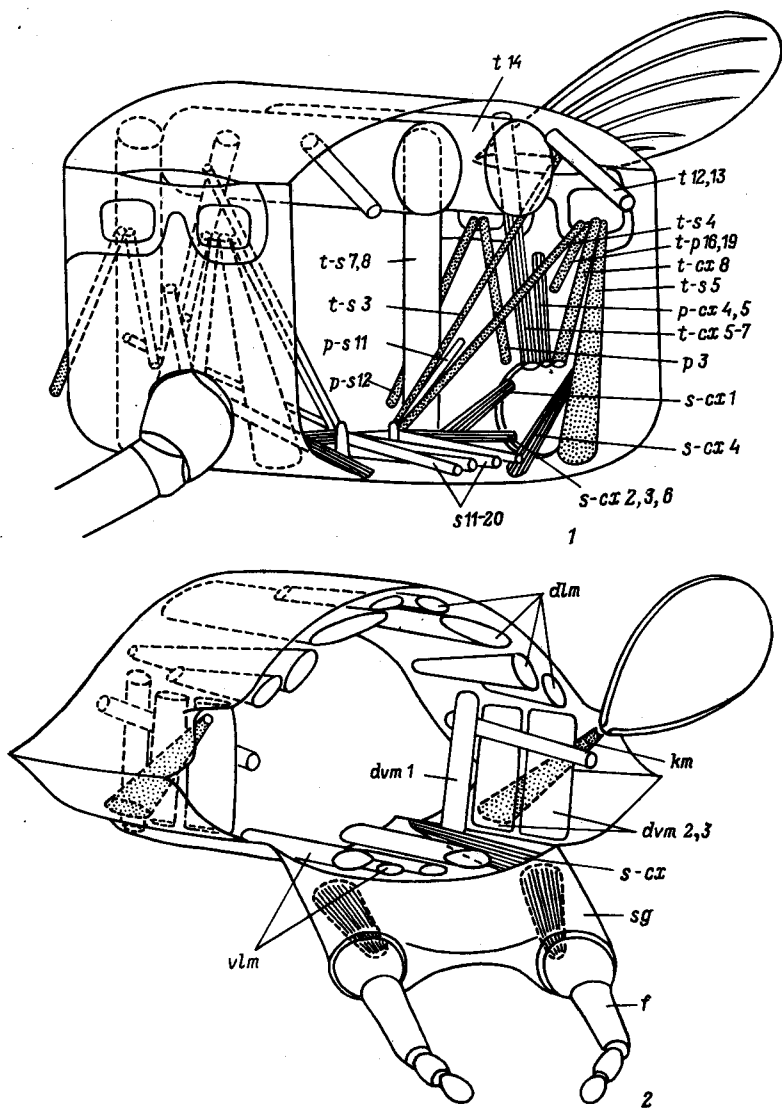


Рис. 6. Сопоставление мускулатуры крылоносного сегмента насекомых и тергалиеносного сегмента поденок.

1 - упрощенная схема крылоносного сегмента. Некоторые мышцы объединены, многие мышцы не показаны. Обозначения мышц даны по: Matsuda, 1970. 2 - генерализованная схема брюшного сегмента поденок. Реальные поденки отличаются от этой схемы наличием тергалий только у личинок, развитых стилей - только у имаго; тергалии и тергалиальные мышцы имеются только на I-УП сегментах, а стилегер, стили и мышцы *s-cx* только на IX сегменте. *dlm* и *vlm* - дорсальные и вентральные продольные мышцы,

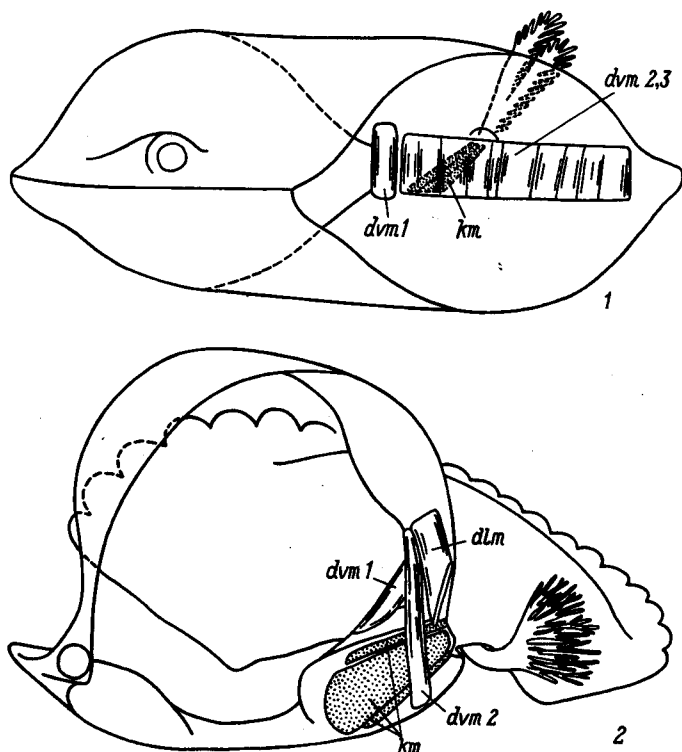


Рис. 7. Разнообразие в расположении тергалиальных мышц.

1 - VII сегмент брюшка личинки *Ephemera danica* Müll.; 2 - I сегмент брюшка личинки *Rhithrogena tianshanica* Brod. (обозначения, как на рис. 6, продольная мускулатура не показана).

Рис. 6. (Продолжение подписи).

dvm 1-3 - дорсовентральные мышцы, *km* - тергалиальные мышцы (Kiememuskeln по: Dürken, 1907), *s-cx* - стерно-коккальная мышца, *sg* - стилегер, *f* - стилус (форцепс).

На обеих схемах продольной штриховкой выделены мышцы, приводящие в движение конечность, пунктиром - прямые мышцы крыла и тергалий.

(рис. 7, 1). Вентральное место прикрепления тергалиальных мышц почти всегда находится латеральнее вентральных оснований всех дорсовентральных мышц (рис. 6, 2). Однако в случае крайней специализации передней тергалии у поденок, имеющих присасывательный диск, основания очень мощных тергалиальных мышц сильно смещаются медиально (рис. 7, 2). Так что в зависимости от специализации брюшных сегментов и тергалий взаиморасположение мышц может меняться.

Сопоставить каждую мышцу брюшного сегмента с каждой мышцей грудного сегмента невозможно из-за больших различий в строении этих сегментов. Однако можно с уверенностью сказать, что медиальная продольная дорсальная и вентральная мускулатура брюшка (*d_{lm}, v_{lm}* на рис. 6, 2) гомологична дорсальной и вентральной мускулатуре груди (*t₁₂₋₁₄, s₁₁₋₂₀* на рис. 6, 1), расположенная латеральнее дорсовентральная мускулатура (*d_{vm} 1-3* на рис. 6, 2) гомологична дорсовентральной мускулатуре груди (*t-g 7, 8* на рис. 6, 1). При этом положение тергалиальных мышц (*km* на рис. 6, 2) вполне сходно с положением прямых мышц крыла, идущих от субаларной и базаларной пластинок. Мацуда (Matsuda, 1976) считает сериальным гомологом тергалиальной мышцы крыловые мышцы *t-g 4, 5* (рис. 6). Возможно, это так, но все же трудно однозначно решить, какая из мышц, идущих к крылу, гомологична тергалиальной мышце. Прямые мышцы крыла различаются местами вентрального прикрепления: на плейрите, на стерните либо на основании коксы. На брюшном же сегменте всем этим склеритам соответствует цельный неделимый стерноплейрит, причем гомологи конечностей прикрепляются к заднему краю этого стерноплейрита. Так что гомологизировать отдельные участки стерноплейрита с плейритом, стернитом и базальными элементами ноги грудного сегмента невозможно. Невозможно гомологизировать и идущие к ним мышцы, тем более что основания мышц могут вторично смешаться, как это видно даже по брюшным тергалиальным мышцам личинок поденок (рис. 7).

Архетип тергалий

Основываясь на приведенных выше (с. 51) представлениях о системе и филогении отряда поденок, можно сразу отказаться от таких представлений об исходной форме тергалий, которые основаны на изучении Ephemeroidea и других Furcatergalia (как, например, у Снодграсса и Демулена - см. 60). Исходным для поденок является строение тергалий, характерное для Costatergalia и Permoplectoptera: листовидная пластинка с двумя жесткими ребрами на переднем и заднем краях или на некотором расстоянии от края (рис. 2, 1-6; 3). В случаях различных эволюционных преобразований тергалий эти ребра могут различным образом менять свое положение (рис. 3), утолщаться (рис. 2, 8; 3, 4), утончаться, укорачиваться либо полностью редуцироваться (рис. 2, 7, 9-17). Но они никогда не ветвятся и количество их не бывает больше двух.

В отличие от жилок крыла ребра брюшных тергалей не связаны с трахеями. Трахеи проходят по тергалии независимо от ребер и произвольно ветвятся (рис. 3, 2, 3).

Вудворт (Woodworth, 1906) совершенно справедливо обратил внимание на сходство ребер на брюшных тергалиях с жилками крыла и на то, что в отличие от жилок ребра не связаны с трахеями. Он приводит изображение тергалей *Isonychia* (под названием „*Rhithrogena manifesta*“), считая тергалии такого рода переходной формой между трахейными жабрами и крыльями. При этом он считает, что кустистые выросты в основании тергалей являются собственно трахейными жабрами, первичны, а подвижная пластинка („жаберная крышка“) вторична, развилась за счет видоизменения части трахейной жабры, соответствующие „жаберные крышки“ на грудных сегментах дали начало крыльям имаго. На самом же деле пучки дыхательных нитей при тергалиях – частный случай (рис. 2, 4, 7, 8; 3, 4, 5), они имеются лишь в некоторых систематических группах (*Heptageniidae*, *Oligoneuriidae*) и судя по всему возникают вторично на листовидных тергалиях. Один из возможных эволюционных путей их образования показан на рис. 2, 1–4.

Кукалова-Пек, изображая абстрактную тергалию современной поденки (*Kukalová-Peck*, 1978: Pl. 6, Fig. 25A), также нарисовала что-то похожее на тергалию *Isonychia*, но без пучка жабр и с большим количеством ветвящихся жилок. Такого облика жилки ни у каких современных поденок не встречается.

Примерно так же, как и мы, представляет себе архетип тергалии Рик (*Riek*, 1973), однако он его слишком детализировал. По мнению Рика, исходная тергалия служит для плавания, имеет удлиненно-овальную форму и два очень крепких ребра; такое строение тергалей Рик находит у современных *Ameletus* (рис. 3, 2). Однако у *Ameletus*, так же как и у всех прочих известных поденок, тергалии не используются для плавания, и, более того, именно у *Ameletus* они вторично утратили подвижность. Род *Ameletus* является довольно продвинутым, и его непосредственные предки судя по всему имели тергалии несколько иной формы, с менее толстыми ребрами. Анализируя строение тергалей современных и ископаемых поденок, нельзя точно указать, какая форма является исходной. На рис. 2, 1–5 показано, что в ходе эволюционных преобразований тергалей они могут возвращаться к исходному состоянию, причем это может происходить за сравнительно короткое время, так что за все время существования отряда поденок последовательное повторение одних и тех же форм тергалей могло происходить по несколько раз.

Вопрос о том, какая функция тергалей является первичной, остается открытым. Можно предположить, что исходно – это трахейные жабры. Однако для этой функции вполне подходят тонкостенные выросты любой формы, без сочленения и мышц; совершенно не обязательно было возникать такому сложному органу, как тергалия. Правдоподобным выглядит предположение, что тергалии – это

„жаберные крышки“ (в понимании Вудворта; сейчас жаберными крышками принято называть несколько иной тип тергалий). Однако у современных поденок функция тергалии как органа для защиты трахейных жабр известна лишь как вторичная. Предположение о том, что тергалии – исходно органы передвижения (Riek, 1973), также нельзя полностью отвергать, но оно чисто умозрительно, так как ни у каких известных видов такая функция тергалий не встречается.

Наиболее распространенная функция тергалий у известных поденок – создание тока воды для лучшего обеспечения газообмена, причем эта функция характерна как раз для наиболее примитивных групп в каждом семействе поденок (Клюге и др., 1984). Так что применительно к водным личинкам отряда Ephemeroptera первичной является именно функция создания тока воды. Но вряд ли тергалии возникли специально для этой функции. Известно, например, большое число современных видов, утративших способность создавать ток воды при помощи тергалий. Хотя такая особенность появляется при переходе того или иного таксона к обитанию в быстрых потоках, это не мешает отдельным видам из этих таксонов обитать в медленно текущих, порой почти стоячих водах (например, зарослевые виды рода *Baetis* – *B. tracheatus* Keff. и др.). При этом возникает способ движения брюшком, компенсирующий отсутствие подвижности тергалий.

Видимо, тергалии были унаследованы личинками поденок от древних предков Pterygota. Какова была их первичная функция у этих предков, – неясно.

П а р а н о т а л ь н ы е в ы р о с т ы л и ч и н о к п о д е н о к

В литературе высказывалось представление о том, что крупные лопасти по бокам переднеспинки личинок *Ecdyonurus venosus* F. (рис. 8, 2), так же как и крыловидные лопасти на переднегруди ископаемых палеодиктиоптер, являются сериальными гомологами средне- и заднегрудных крыльев (Ide, 1936; Шванвич, 1949; Matsuda, 1976; Kukalová-Peck, 1985, и др.). В действительности же возникновение паранотальных выростов у *Ecdyonurus* явно вторичное. В этом можно убедиться, во-первых, анализируя филогенетическое положение *Ecdyonurus*, во-вторых, сопоставляя относительные размеры переднегрудных выростов личинок, зачатков крыльев личинок и крыльев имаго и, в-третьих, сравнивая эти выросты с выростами на разных сегментах у разных поденок.

Род *Ecdyonurus* относится к очень продвинутому семейству Heptageniidae. Хотя верно и то, что Heptageniidae берут свое начало от каких-то древних сифлуноидных предков и сохраняют некоторые примитивные черты. Но главным направлением специализации Heptageniidae было приспособление личинок к обитанию в быстрых потоках под камнями, что привело к уплощению тела и к распластыванию боковых краев головы, груди, бедер.

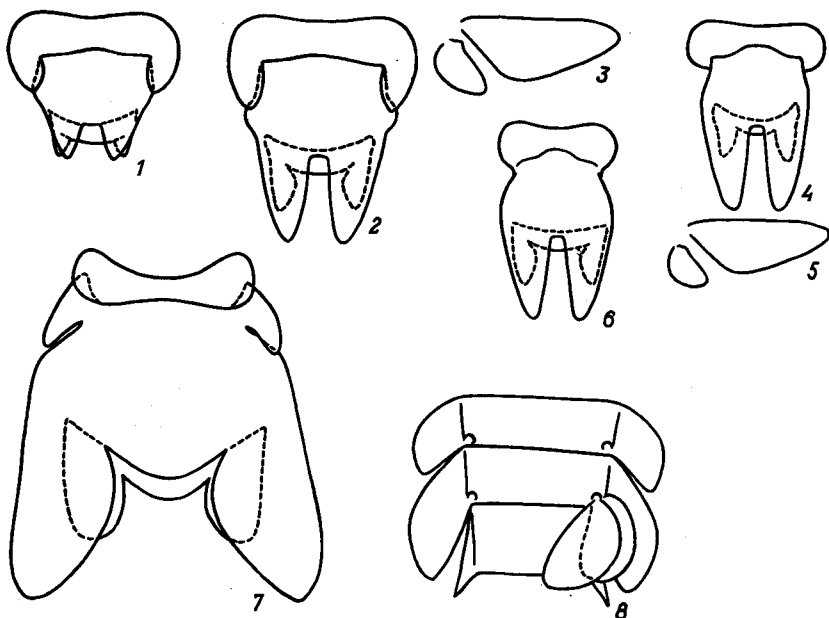


Рис. 8. Отсутствие гомологии между неподвижными паранотальными выростами и крыльями.

1-5 - два близких вида рода *Ecdyonurus* из группы *venosus*; 1 - *E. autumnalis* Braasch, грудь молодой личинки; 2 - то же, грудь личинки последнего возраста в том же масштабе; 3 - то же, крылья имаго (уменьшено в 3 раза по отношению к рис. 1, 2); 4, 5 - *E. aurantiacus* Burm., грудь личинки последнего возраста и крылья имаго в том же масштабе, что на рис. 2, 3; 6 - грудь обычного для личинок рода *Ecdyonurus* строения (*E. affinis* Etn.); 7 - грудь личинки последнего возраста *Ametropus fragilis* Eth.; 8 - V-VII сегменты брюшка *Tricorythodes grallator* Kluge et Naranjo (все тергалии, кроме одной, удалены).

Именно распластанные боковые края переднеспинки и послужили основой для развития „крыловидных“ лопастей. Внутри семейства *Heptageniidae* род *Ecdyonurus* является к тому же сравнительно продвинутым, а группа *venosus-helveticus*, личинки которой характеризуются наличием переднегрудных выростов, - довольно обособленная группа внутри рода (Клюге, 1986). У наиболее примитивных *Heptageniidae* (подрод *Kageronia* и другие подроды рода *Heptagenia*), а также у большинства *Ecdyonurus* края переднеспинки хотя и распластаны, но не образуют крыловидных выростов (рис. 8, 6), а у разных видов группы *venosus-helveticus* рода *Ecdyonurus* выросты переднеспинки сильно различаются по величине: от едва выраженных (рис. 8, 4) до очень крупных (рис. 8, 2).

Вторым доводом против гомологизации переднегрудных выростов личинок *Ecdyonurus* с крыловыми зачатками является тот факт, что у поденок размеры средне- и заднегрудных крыловых зачатков всегда пропорциональны размерам крыльев у имаго. Независимо от систематического положения вида и от того, с какой скоростью в той или иной группе происходит редукция задних крыльев, зачатки задних крыльев всегда примерно во столько же раз меньше зачатков передних крыльев, во сколько раз задние крылья имаго меньше передних крыльев; это соотношение сохраняется во всех возрастах личинок (рис. 8, 1-5). Исключение составляют лишь случаи полной утраты задних крыльев: в одних случаях зачаток заднего крыла при этом тоже исчезает (например, в роде *Cloeon* семейства *Baetidae*), а в других случаях он сохраняется в виде сосочка таких мелких размеров, что крыло внутри него развиться не может (в роде *Baetis* того же семейства). В противоположность этому переднегрудные выросты *Ecdyonurus* могут быть крупнее зачатков передних крыльев (рис. 8, 1), а могут быть значительно меньше их (рис. 8, 2, 4), но у имаго переднегрудные крылья, как и у всех прочих современных насекомых, совершенно отсутствуют. В ходе развития личинки крыловые зачатки увеличиваются с каждым возрастом, тогда как относительные размеры переднегрудных лопастей остаются неизменными (рис. 8, 1, 2).

Наконец, третьим аргументом против сопоставления паранотальных лопастей с какими-либо органами является то, что неотчлененные лопасти легко возникают на самых разных сегментах в самых разных их участках. Например, вместо специализированной груди *Ecdyonurus venosus* можно рассмотреть столь же сильно специализированную грудь *Ametropus* (рис. 8, 7). Здесь имеются примерно такой же формы выросты, но они находятся не на передне-а на среднегрудь, впереди крыловых зачатков, хотя и на одном уровне с ними. В данном случае очевидно, что эти выросты вторичны и никакого отношения к крыльям не имеют. На брюшке также нередко развиваются крупные боковые лопасти (рис. 8, 8), где они существуют наряду с тергалиями. В некоторых случаях такие лопасти гомологичны у разных насекомых, но в других случаях можно с уверенностью говорить об отсутствии такой гомологии. Например, боковые лопасти *Behningia* (рис. 5, 3, 4) явно не гомологичны боковым лопастям *Brachycercus* (рис. 5, 5) и *Tricorythodes* (рис. 8, 8).

Вообще, видимо, не следует искать гомологии между неподвижными выростами тела конкретных видов насекомых и такими древними устойчивыми органами, как крылья и брюшные тергалии, поскольку неподвижные выросты слишком легко возникают в эволюции. На эволюционном пути любого вида крылатых насекомых от первичного крылатого предка до современного состояния неподвижные выросты могли многократно появляться и исчезать на самых разных местах сегментов в связи с различной специализацией, деспециализацией и переспециализацией насекомого.

Гипотетический путь возникновения крыльев и тергалей

Существует несколько различных гипотез происхождения крыльев насекомых, обзор этих гипотез дают Кукалова-Пек (Kukalová-Peck, 1978) и А.К. Бродский (1979).

Можно предположить, что у предков *Pterygota* на боках тергитов туловища развились парные подвижно-причлененные придатки - прототергалей. Назначение этих придатков, их форма и размеры нам неизвестны, поскольку нет никаких ископаемых остатков этих органов. Прототергалей, по всей видимости, были плоскими, с двумя жесткими ребрами по краям и приводились в движение мышцами, идущими от их основания к вентральной стенке тела. Авторы различных теорий происхождения крыльев обычно стремятся логически объяснить возникновение предшественников крыла и доказать, что эти органы были необходимы древним насекомым. Но нам кажется, что это не совсем правильный путь рассуждений. Если бы прототергалей были совершенно необходимы для выполнения какой-то важной функции, они сохранились бы до сих пор или после превращения их в крылья должны были бы замениться какими-то аналогами, взявшими на себя их функцию. Однако если мы отвергаем брахиальную гипотезу происхождения крыльев и считаем, что первичная функция предшественников крыла (прототергалей) не была функцией трахейной жабры, мы должны признать, что у всех известных ископаемых и современных насекомых, как бескрылых, так и крылатых и вторично бескрылых, нет никаких органов, выполняющих функцию прототергалей. Отсюда можно сделать вывод о том, что эта функция была очень частной и большинству насекомых не нужной. Так что реконструировать эту функцию с помощью логических рассуждений совершенно невозможно, а из всех гипотетических функций прототергалей нам кажутся наиболее вероятными такие неожиданные, как например сигнальная или удержание на спине яиц.

Вполне вероятно, что прототергалей развились на всех туловищных сегментах, за исключением первого и последнего, т. е. со II сегмента груди по IX сегмент брюшка. В таком случае на переднегруди насекомых никогда не было гомологов крыльев, а паранотальные лопасти палеодиктиоптер, так же как и у тичинок *Ecdyopurus*, у клопов *Tingidae* и у многих других насекомых, возникли вторично.

Прототергалей, расположенные на сегментах, несущих ноги (т. е. на средне- и заднегруди), получили особенно мощное развитие и впоследствии преобразовались в органы полета; помимо двух жестких ребер у них развилось дополнительное жилкование. К этому времени была утрачена неизвестная нам первоначальная функция прототергалей, и прототергалей брюшных пар подверглись редукции. Сохранились они лишь у группы насекомых, перешедшей к обитанию в воде в личиночной фазе и давшей в дальнейшем начало отряду *Ephemeroptera*. У этих водных личинок абдоме-

нальные прототергалии сохранились благодаря тому, что стали выполнять новую функцию – создание тока воды вокруг тела личинки, и преобразовались, таким образом, в тергалии. Тергалии личинок, так же как и крылья *Pterygota*, обладают большой эволюционной устойчивостью: они сохраняются у всех представителей отряда *Ephemeroptera*, несмотря на то что во многих случаях утрачивают свою первоначальную функцию создания тока воды; иногда они приобретают какие-то другие, порой самые неожиданные функции либо остаются вообще без функций.

Л и т е р а т у р а

- Бродский А.К. Происхождение и ранние этапы эволюции крылового аппарата насекомых // Чтения памяти Н.А. Холодковского. Л., 1979. Вып. 30. С. 41-78.
- Клюге Н.Ю. Систематика и филогения подсемейства *Heptageniinae* (*Ephemeroptera: Heptageniidae*): Дис. ... канд. биол. наук. Л., 1986. 201 с. (Б-ка ЗИН АН СССР).
- Клюге Н.Ю., Новикова Е.А., Бродский А.К. Движения личинок поденок (*Ephemeroptera*) при плавании, дыхании и чистке // Зоол. журн. 1984. Т. 63, вып. 9. С. 1345-1354.
- (Мартынов А.В.) Martynov A.V. New Permian Palaeoptera with the discussion of some problems of their evolution // Тр. Палеозоол. ин-та АН СССР. 1932. Т. 1. С. 1-44.
- Синиченкова Н.Д. Новые раннемеловые поденки (*Insecta, Ephemeroptera*) из Восточного Забайкалья // Палеонтол. журн. 1976. № 2. С. 85-93.
- Чернова О.А. Отряд *Ephemeroptera*. Поденки // Основы палеонтологии. Членистоногие трахейнодышащие и хелицеровые. М., 1962. С. 55-64.
- Чернова О.А. Новые раннеюрские поденки (*Ephemeroptera, Epeoromimidae* и *Mesonetidae*) // Энтомол. обозрение. 1969. Т. 48. С. 153-161.
- Чернова О.А. О системе отряда поденок (*Ephemeroptera*) ископаемых и современных // Энтомол. обозрение. 1970. Т. 49. С. 124-145.
- Чернова О.А. Поденка из ископаемой смолы меловых отложений полярной Сибири (*Ephemeroptera, Leptophlebiidae*) // Энтомол. обозрение. 1971. Т. 50. С. 512-618.
- Чернова О.А. Свообразные новые личинки поденок (*Ephemeroptera: Palingeniidae, Behningiidae*) из Юры Забайкалья // Палеонтол. журн. 1977. № 2. С. 91-96.
- Чернова О.А. Отряд *Ephemerida* Latreille, 1810. Поденки // Историческое развитие класса насекомых. М., 1980. С. 31-36.
- Шванвич Б.Н. Курс общей энтомологии. М.; Л., 1949. 900 с.
- Börner C. Die Tracheenkiemen der Ephemeriden // Zool. Anz. 1909. Bd 33. S. 806-823.
- Carpenter F.M. Lower Permian insects from Oklahoma. Pt 2. Orders *Ephemeroptera* and *Palaeodictyoptera* // Psyche. 1979. Vol. 86. P. 261-290.
- Demoulin G. Les Ephéméroptères jurassiques du Sinkiang // Bull. Ann. Soc. entomol. Belg. Brussels. 1954. T. 90. P. 322-326.

- Demoulin G. A propos de la position ventrale des tracheo-branchies chez la larve des Behningiidae (Ephemeroptera) // Bull. Ann. Soc. entomol. Belg. Brussels. 1955. T. 91. P. 207-208.
- Demoulin G. Nouveau schema de classification des Archodontes et des Ephéméroptères // Bull. Inst. roy. sci. nat. Belg. Brussels. 1958. T. 34, N 27. P. 1-19.
- Demoulin G. Encore les Behningiidae (Ephemeroptera) // Bull. Inst. roy. sci. nat. Belg. Brussels. 1961. T. 37, N 4. P. 6.
- Demoulin G. Remarques sur la position systématique de deux Ephéméroptères du Jurassique inférieur de Siberia orientale // Bull. Inst. roy. sci. nat. Belg. Brussels. 1968a. T. 44, N 18. P. 1-8.
- Demoulin G. Deuxième contribution à la connaissance des Ephéméroptères de l'ambre oligocene de la Baltique // Dtsch. Entomol. Z. N.F. 1968b. Bd 15. S. 233-276.
- Demoulin G. Les avatars des Mesonetinae (Ephemeroptera) // Bull. Inst. roy. sci. nat. Belg. Brussels. 1979. T. 51, N 9. P. 1-9.
- Dürken B. Die Tracheenkiemenmuskulatur der Ephemeriden unter Berücksichtigung der Morphologie des Insectenflügels // Ztschr. für Wissensch. Zool. Leipzig. 1907. Bd 87. S. 435-550. Taf. 24-26.
- Edmunds G.F., Jr. Biogeography and evolution of Ephemeroptera // Ann. Rev. Entomol. 1972. Vol. 17. P. 21-42.
- Handlirsch A. Die fossilen Insecten und die Phylogenie der rezenten Formen. Ein Handbuch für Paläontologen und Zoologen. Leipzig, 1906. 640 S. 36 pls.
- Heymons R. Über die Lebensweise und Entwicklung von Ephemera vulgata Z. // Sitzung-Ber. Gesell. Naturf. Fr. Berlin. 1896. S. 82-96.
- Hubbard M.D., Savage H.M. The fossil Leptophlebiidae (Ephemeroptera): a systematic and phylogenetic review // J. Palaeontol. 1981. Vol. 55, N 4. P. 810-813.
- Ide F.P. Post embryological development of Ephemeroptera (Mayflies): External characters only // Canad. J. Research. 1935. Vol. 12. P. 433-478.
- Ide F.P. The significance of the outgrowths on the prothorax of Ecdyonurus venosus Fabr. (Ephemeroptera) // Canad. Entomol. 1936. Vol. 68. P. 234-238.
- Kukalová-Peck J. Origin and evolution of Insect wings and their relation to metamorphosis as documented by the fossil record // J. Morphol. 1978. Vol. 156, N 1. P. 53-125.
- Kukalová-Peck J. Ephemeroid wing venation based upon new gigantic Carboniferous mayflies and basic morphology, phylogeny, and metamorphosis of pterygote insects (Insecta, Ephemerida) // Canad. J. Zool. 1985. Vol. 63, N 4. P. 933-955.
- Matzuda R. Morphology and evolution of the insect thorax // Mem. Entomol. Soc. Canada. 1970. N 76. P. 1-431.
- Matzuda R. Morphology and evolution of the Insect abdomen. Oxford. etc., 1976. 534 p.
- McCafferty W.P., Edmunds G.F., Jr. The higher classification of the Ephemeroptera and its evolutionary basis // Ann. Entomol. Soc. Amer. 1979. N 1. P. 5-12.

- McCafferty W.P., Sinitshenkova N. Lithobranchia from the Oligocene in Eastern Asia (Ephemeroptera: Ephemeridae) // Ann. Entomol. Soc. Amer. 1983. Vol. 6, N 2. P. 205-208.
- Ping C. On four fossil insects from Sinkiang // Chinese J. Zool. Nanking. 1935. N 1. P. 107-115.
- Riek E.F. The classification of the Ephemeroptera // Proc. 1st Internat. Conf. Ephemeroptera. Leiden, Brill, 1973. P. 160-178.
- Snodgrass R.E. Morphology of the insect abdomen. Pt 1. General structure of the abdomen and its appendages // Smits. Misc. Coll. 1931. Vol. 85, N 6. P. 1-128.
- Woodworth C.W. The wing veins of insects // Univ. Calif. Publ. Tech. Bull., Entomol. 1906. Vol. 1, N 1. P. 1-152.

N.J. Kluge

A QUESTION OF THE HOMOLOGY
OF THE TRACHEAL GILLS AND PARANOTAL
PROCESSI OF THE MAYFLIES LARVAE
AND WINGS OF THE INSECTS WITH
REFERENCE TO THE TAXONOMY
AND PHYLOGENY OF THE
ORDER EPHEMEROPTERA

Leningrad State University

S u m m a r y

A new term *tergalia* is established for paired abdominal appendages of mayfly nymphs and organs that are homologous to these appendages. Previously these appendages were called "tracheal gills"; the term tracheal gills is reserved for the respiratory organs of different origin (extremities, epiproct, new formations, etc.). *Tergalia* also may have a function of true tracheal gills (but not in every case). Recent Ephemeroptera are divided in two suborders: *Costatergalia*, subordo nov. and *Furcatergalia*, subordo nov. It is proved that *Furcatergalia* is a young group that is known only since the beginning of caenozoic era and the end of mesozoic era (upper cretaceous), while *Costatergalia* are known since trias and take their origin from permian Permoplectoptera. It is proved that *tergalia* are not homologous to legs and there are no proofs against their homology with wings. Initially *tergalia* had a structure typical for that of primitive *Costatergalia*: movable, lamellate, with more or less developed fore and hind costae at (or near) the fore and hind margins. At the same time the theories of wing origin by Riek, 1973, Kukalová-Peck, 1978, 1985 and others are criticized. "Nymphs" of "*Bojophlebia prokopi*" and "*Lithoneura clayesi*" Kukalová-Peck, 1985 must be renamed and transferred to another order (probably *Thysanura*). It is proved that prothoracal and abdominal paranotal processi of mayfly nymphs are not homologous to wings or wing pads.