REVUE d'ENTOMOLOGIE de l'USSR

УДК 595.734

Н. Ю. Клюге

РЕВИЗИЯ РОДОВ СЕМ. НЕРТАGENIIDAE (ЕРНЕМЕКОРТЕКА). І. ДИАГНОЗЫ ТРИБ, РОДОВ И ПОДРОДОВ ПОДСЕМ. НЕРТАGENIINAE

In. yu. k l u g e. revision of genera of the family heptageniidae (ephemeroptera). I. diagnoses of tribes, genera and subgenera of the subfamily heptageniinae]

В настоящее время разделение подсем. Нерtageniinae на роды является недостаточно обоснованным. Разными авторами выделяется от 25 до 40 родов, характеризующихся признаками строения имаго и личинок. При этом для имаго рассматривается лишь несколько признаков, которые используются сейчас - как родовые: это пропорции частей ног (в современных определительных таблицах используются отношения длин 1-го и 2-го члеников лапки и отношения длин лапки и голени передней и задней ног самца), строение пениса, расстояние между глазами самца, жилкование крыльев. Однако пропорции частей ног могут очень сильно различаться у близкородственных видов или даже у особей одного вида. В то же время возможное разнообразие пропорций частей ног очень невелико, так как это одномерный признак, поэтому одинаковые пропорции могут быть у неродственных видов. Например, пропорции частей ног не позволяют различать естественные группы Stenonema, Stenacron, Kageronia, Ecdyonurus, Rhithrogena (s. str.), Cinygmula, Epeorus и Cinygma, поскольку во всех этих группах есть виды с пропорцией частей ног, соответствующей диагнозу Cinygma (Eaton, 1883—1888, и др.). Расстояние между глазами самца — также одномерный признак и имеет тот же недостаток. Гениталии самцов поденок имеют очень простое строение и обычно очень разнообразны у разных, иногда близко родственных видов; их строение во многих случаях является хорошим видовым признаком, но оно не позволяет разделять более крупные естественные группы. Лишь некоторые небольшие группы видов могут быть выделены по строению пениса. Имевшиеся попытки использовать для разделения родов подсем. Heptageniinae жилкование крыльев были малоуспешными, поскольку количество и расположение поперечных жилок отличаются большой индивидуальной изменчивостью, а положение продольных жилок почти постоянно v BCEX Heptageniinae.

В отличие от использования признаков имаго, использование признаков личинок (особенности строения ротового аппарата, жабр и др.) позволяет не только идентифицировать виды, но и выделять четко очерченные естественные группы различного ранга. Поэтому в настоящей работе диагнозы всех групп приводятся в первую очередь для личиночной стадии.

Некоторые четкие имагинальные признаки, характеризующие естественные группы, обнаружены нами в строении груди. До настоящего времени они не использовались в систематике сем. Heptageniidae. Эти признаки позволяют различать естественные группы, которые могут быть также охарактеризованы по признакам личинок. В настоящей работе таким группам присвоен родовой ранг. Более мелкие группы, диагносцируемые только по признакам личинок, рассматриваются в ранге подродов. Это сделано для того, чтобы было возможным определение до рода и имаго, и личинок.

Подсем. HEPTAGENII NAE Needham, 1901

Диагноз по признакам личинок. Ротовой аппарат скребущего типа: нижняя губа с очень крупным ментумом, включающим очень толстые аддукторы лабиальных щупиков; лабиальные щупики 2-члениковые, первый членик очень толстый, с толстым вееровидным флексором второго членика (рис. 3); второй членик со скребком из многочисленных изогнутых щетинок на внешне-вентральной стороне и с продольным изогнутым склеротизованным ребром (рис. 10, 13, 23).

Диагноз по признакам имаго. Паракоксальный шов около заднего края эпистернума (рис. 70, 71; сравнить с рис. 72, 73). Лапки явственно 5-члениковые. Переднее крыло обычно с 2 парами ICu, из которых задняя пара длиннее (рис. 94), редко с 1 парой ICu (рис. 93). На переднем крыле RSA_2 начинается проксимальнее IRSA, соединена с RSA косой поперечной жилкой (рис. 94; сравнить с рис. 95). 2 хвостовые нити.

Триба НЕРТАСЕ NII NI Needham, 1901

Lestage, 1917 (Heptageniinae, partim).

Диагноз (только по признакам личинок): І. Максиллярный щупик слабо специализирован: обе мышцы, находящиеся в первом членике, примерно одинаковой толщины, апикальные щетинки не образуют скребка (рис. 30—32). П. Жабры подвижные: живые личинки могуг совершать ими быстрые ритмические респираторные движения.

Дополнительная характеристика личинок. Верхняя губа расширена, с более или менее развитыми латеральными выростами. Максиллярный щупик с явственным рудиментом третьего членика (рис. 30, 31). Суперлингва гипофаринкса изогнута в стороны (рис. 1, 9, 12, 16, 20, 27). Все щетинки на дорсальной поверхности второго членика лабиального щупика простые, прижатые (рис. 2, 3). Хвостовые нити с мутовками крепких щетинок на задних краях члеников (рис. 64—66).

Род HEPTAGENIA Walsh, 1863

Bogoescu, Tabacaru, 1962: 286—289 (диагноз по личинкам); Клюге, 1980: 568 (диагноз по личинкам).

Типовой вид Palingenia flavescens Walsh, 1862

Диагноз по признакам личинок: 1) щетинки на вентральной поверхности максиллы образуют ряд (рис. 30); 2) максиллярный щупик слабо специализирован (рис. 30); 3) суперлингва гипофаринкса апикально изогнута в стороны (рис. 9, 12, 16, 20); 4) щетинки на дорсальной поверхности второго членика лабиального шупика простые; 5) бедра без правильного ряда длинных крепких щетинок на заднем крае (рис. 45—47); 6) жабры подвижные; 7) края жабр без шипиков; 8) 3 хвостовые нити; 9) членики хвостовых нитей с мутовками крепких щетинок на заднем крае.

Дополнительная характеристика личинок. Зубцы мандибул обычно тонкие, апикальные зубцы левой и правой мандибул с 3 зубчиками, обычно более или менее сближенными у вершины, и с рядом зубчиков на внутреннем крае (рис. 24); реже зубцы крепкие, иной формы. Мандибула с равновеликими зубцами (обычно это левая мандибула) и длинной одиночной щетинкой перед зубцами, обе мандибулы с длинным рядом коротких щетинок на внутреннем крае. Максилла с гребенчатыми щетинками или их рудиментами на апикальном крае, вентральный ряд щетинок параллелен внутреннему краю, у вершины слегка загибается латерально. Рудимент третьего членика максиллярного щупика маленький, обычно изогнутый (рис. 30).

Д и а г н о з п о п р и з н а к а м и м а г о: 1) в передней части мезонотума явственный поперечный шов, резко изогнутый в местах соединения с медиальными парапсидными бороздами (рис. 88, 89); 2) в задней части мезонотума латеральные парапсидные швы не изогнуты в стороны, оканчиваются около медиальных парапсидных борозд (как на рис. 84, 85, 88); если латеральные парапсидные швы изогнуты в стороны [H. (Stenonema) terminatum], то они короткие и не достигают оснований задних тергококсальных мышц — TCxm 4 (рис. 89); 3) простернум с явственным поперечным гребнем, отделяющим базистернум от фуркастернума (рис. 80, 81); 4) медиальная ложбинка фуркастернума среднегруди сильно сужается спереди, заднегрудной нервный ганглий находится в ее задней части (рис. 74, 75).

Imanishi, 1936: 540 (Heptagenia — диагноз по личинкам).

Типовой вид Kageronia suzukiella Matsumura, 1931 (младший синоним Heptagenia kihada Matsumura, 1931).

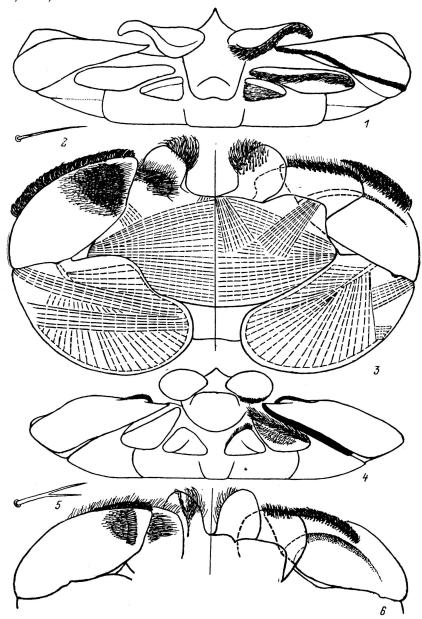


Рис. 1-6. Heptageniinae. Личинка, нижняя губа.

1, 4 — нижняя губа и гипофаринкс (апикально); 2, 5 — щетинка дистального ряда на дорсальной поверхности второго членика лабиального щупика; 3, 6 — нижняя губа: дорсально (слева) и вентрально (справа). 1—3 — Ecdyonurus venosus; 4—6 — Rhithrogena (Rhithrogena) iridina.

Диагноз (только по признакам личинок): а) суперлингва гипофаринкса слабо изогнута в стороны (рис. 9); б) глоссы полукруглые, дорсальное ребро удалено от медиального (рис. 7, 8); в) на втором членике лабиального щупика поле скребущих щетинок оканчивается на расстоянии от конца склеротизованного ребра (рис. 10); г) бедра без длинных волосков по всему заднему краю, с короткими волосками лишь в дистальной

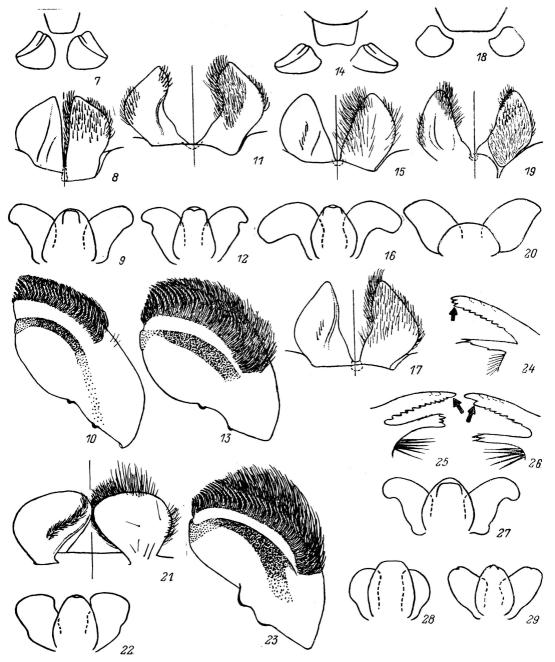


Рис. 7—29. Heptageniinae. Личинка, ротовые части.

7, 14, 18 — глоссы и вентральная сторона лингвы (апикально); 8, 11, 15, 17, 19, 21 — глоссы: дорсально (слева) и вентрально (справа); 9, 12, 16, 20, 22, 27—29 — гипофаринкс (вентрально); 24, 26 — зубцы правой мандибулы (дорсально); 25 — зубцы левой мандибулы (дорсально); 10, 13, 23 — второй членик лабиального щупика (вентрально). 7—10 — Heptagenia (Kageronia) fuscogrisea; 11—13 — H. (Heptagenia) flava; 14—16 — H. (Stenonema) integrum; 17 — H. (Stenonema) sp.; 18—20 — H. (Dacnogenia) coerulans; 21—23 — Cinygma lyriformis; 24 — Heptagenia (Heptagenia) sulphurea; 25—27 — Ecdyonurus kibunensis; 28 — Rhithrogena (Cinygmula) sp.; 29 — Epeorus (Ironodes) nitidus.

части заднего края (рис. 47); д) коготки с зазубренным внутренним краем (рис. 52); е) фибриллезные доли только на жабрах I—VI пар; ж) жабры без ребер, отстоящих от края.

Дополнительная характеристика личинок. Тело более стройное, чем у большинства *Heptageniinae*. Жабры с заостренными вершинами. Хвостовые нити с плавательными волосками или без них.

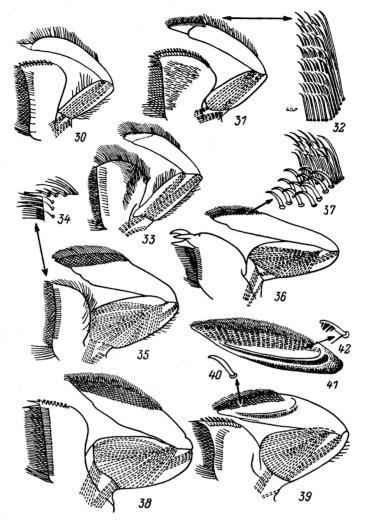


Рис. 30-42. Heptageniinae. Личинка, левая максилла (вентрально).

30 — Heptagenia (H.) flava; 31, 32 — Ecdyonurus lateralis; 33 — Cinygmula lyriformis; 34, 35 — Epeorus (Ironodes) nitidus; 36, 37 — Epeorus (Belovius) sp.; 38 — Rhithrogena (Paegniodes) sp. n. 1; 39, 40 — Rhithrogena (Cinygmula) sp.; 41, 42 — Rh. (Rhithrogena) lepnevae.

Распространение. Палеарктика.

Исследованные виды. H_{\bullet} (K.) fuscogrisea (Retzius, 1783): личинки, имаго; H_{\bullet} (K.) orbiticola Kluge, 1987: личинки, имаго.

Подрод Heptagenia Walsh, 1863

Flowers, 1980: 305 (диагноз по личинкам).

=Sigmoneuria Demoulin, 1964, syn. n.

Диагноз (только по признакам личинок): а) суперлингва гипофаринкса лировидная (рис. 12); б) глоссы узкие, изогнутые, в апикальной половине дорсальное ребро сближено с медиальным (рис. 11, 14); в) на втором членике лабиального щупика поле скребущих щетинок оканчивается рядом с концом склеротизованного ребра (рис. 13); г) бедра с длинными волосками по всему заднему краю (рис. 45, 46); д) коготки без мелких

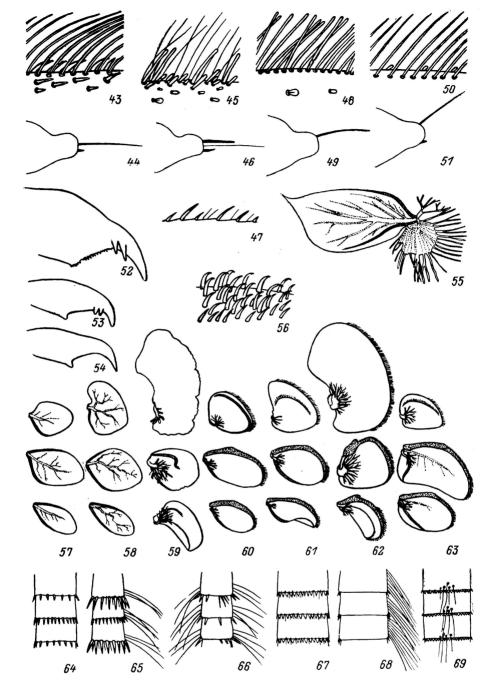


Рис. 43-69. Heptageniinae. Личинка.

43, 45, 47, 48, 50 — задний край бедра (дорсально); 44, 46, 49, 51 — то же (поперечный разрез); 52-54 — коготки; 55 — жабра II пары; 56 — передний край жабры; 57-63 — жабры I, III и VII пар; 64-69 — левый церк (дорсально). 43, 44 — Ecdyonurus dispar; 45, 46 — Heptagenia (H.) sulphurea; 47 — H. (Kageronia) fuscogrisea; 48, 49 — Cinygma lyriformis; 50, 51 — Epeorus (Iron) guttatus; 52 — H. (Kageronia) fuscogrisea; 53 — H. (Stenonema) femoratum; 54 — H. (S.) integrum; 55 — H. (Stenacron) sp.; 56 — Epeorus (Ironodes) nitidus; 57 — Rhithrogena (Cinygmula) kurenzovi; 58 — Rh. (C.) putoranica; 59 — Rh. (Rh.) binerve; 60 — Epeorus (Epeorus) assimilis; 61 — E. (Iron) aesculus; 62 — E. (I.) magnus; 63 — E. (Belovius) pellucidus; 64 — Ecdyonurus levis; 65 — Heptagenia (H.) flava; 66 — H. (Stenonema) integrum; 67 — Rhithrogena (Cinygmula) levanidovi; 68 — Rh. (Paegniodes) sp. n. 1; 69 — Epeorus (Iron) montanus.

зубчиков на внутреннем крае (как на рис. 54); е) фибриллезные доли на жабрах всех (I—VII) пар; ж) жабры без ребер, отстоящих от края.

Дополнительная характеристика личинок. Хвостовые нити с рядами плавательных волосков на внутренних краях церок и латеральных краях парацерка (рис. 65).

Распространение. Голарктика.

Исследованные виды. *H.* (*H.*) chinense Ulmer, 1920: личинки, имаго; *H.* (*H.*) flava Rostock, 1878: личинки, имаго; *H.* (*H.*) guranica Belov, 1981: личинки, имаго; *H.* (*H.*) lutea Kluge, 1987: личинки, имаго; *H.* (*H.*) perflava Brodsky, 1930 (=*H. platysma* Tshernova, 1941, =Sigmoneuria amseli Demoulin, 1964): личинки, имаго; *H.* (*H.*) sulphurea (Muller, 1776): личинки, имаго.

Подрод Dacnogenia Kluge, subgen. n.

Eaton, 1883—1888: 265 (Heptagenia — диагноз по личинкам).

Типовой вид H. (D.) coerulans Rostock, 1878.

 \Im тимология. $\delta \alpha \gamma \nu \omega$ — кусаю; личинки имеют крепкие острые мандибулы и максиллы.

Диагноз (только по признакам личинок): а) суперлингва гипофаринкса слабо изогнута в стороны, лингва очень короткая (рис. 20); б) глоссы пирамидальные, дорсальное ребро удалено от медиального (рис. 18, 19); в) на втором членике лабиального щупика поле скребущих щетинок оканчивается рядом с концом склеротизованного ребра (рис. 13); г) бедра с длинными волосками по всему заднему краю (как на рис. 45, 46); д) коготки без мелких зубчиков на внутреннем крае (рис. 54); е) фибриллезные доли на жабрах всех (I—VII) пар; ж) жабры без ребер, отстоящих от края.

Дополнительная характеристика личинок. Мандибулы очень короткие, с крепкими зубцами; максилла остроугольная, щетинки в апикальной части медио-вентрального ряда крепкие, заостренные (Eaton, 1883—1888, Pl. 60: 7, 8, 9). Хвостовые нити с рядами плавательных волосков на внутренних краях церок и латеральных краях парацерка (рис. 65).

Распространение. Палеарктика (по крайней мере, западная часть).

Исследованные виды. Н. (D.) coerulans Rostock, 1878: личинки, имаго

Группа подродов **Stenonema** (включает *Stenonema* Traver, 1933; Stenacron Jensen, 1974; *Maccaffertium* Bednaric, 1979; *Macdunnoa* Lehmkuhl, 1979)

Диагноз (только по признакам личинок): а) суперлингва гипофаринкса сильно изогнута в стороны (рис. 16); б) глоссы с прямым или слабо изогнутым внутренним краем, в апикальной половине дорсальное ребро сближено с медиальным (рис. 14—17); в) на втором членике лабиального щупика поле скребущих щетинок оканчивается рядом с концом склеротизованного ребра (как на рис. 13); г) бедра с длинными волосками по всему заднему краю (как на рис. 45, 46); д) коготки без мелких зубчиков на внутреннем крае (рис. 53, 54); е) фибриллезные доли только на жабрах І—VІ пар; ж) жабры І—VІ пар с крепким задним ребром, идущим отступя от заднего края (рис. 55).

Дополнительная характеристика личинок. Жабры VII пары более или менее рудиментарные. Хвостовые нити с рядами плавательных волосков на внутренних краях церок и латеральных краях парадерка, иногда имеются дополнительные ряды волосков на латеральных краях церок.

Распространение. Неарктика и Центральная Америка (преимущественно Восточная Неарктика).

Исследованные виды. *H.* (Stenonema) femoratum (Say, 1823): личинки; *H.* (S.) integrum McDunnough, 1934: личинки; *H.* (S.) mediopunctatum (McDunnough, 1926): личинки, имаго; *H.* (S.) terminatum (Walsh, 1862): личинки, имаго; *H.* (Stenacron) sp.: личинки; *H.* (Macdunnoa) brunnea (Flowers, 1982): имаго.

Обсуждение. Родовое название Kageronia было установлено Матсумурой для единственного вида K. suzukiella Mats. Иманиси (Imanishi, 1935) установил синонимию этого вида с Heptagenia kihada Mats. Название Kageronia

считалось младшим синонимом Heptagenia. Судя по данному Иманиси (Imanishi, 1936) описанию личинок H. kihada, этот вид должен быть близок к H. fuscogrisea и H. orbiticola; его личинки имеют такую же форму глосс (Imanishi, 1936: Fig. 1) и заостренные жабры с фибриллезными долями на жабрах I— VI пар. Подроду, включающему H. fuscogrisea, H. orbiticola и H. kihada, нами дается название Kageronia.

Род Sigmoneuria был описан без диагноза по признакам личинок. Типовой вид S. amseli Demoulin, 1964 (младший синоним Heptagenia perflava Brod. и H. platysma Tshern.) имеет все признаки личинок и имаго, характерные для подрода Heptagenia, поэтому мы считаем название Sigmoneuria синонимом Heptagenia.

Мы помещаем Stenonema (типовой вид Baetis femoratum Say, 1823), Stenacron (типовой вид Baetis interpunctatum Say, 1839), Macdunnoa (типовой вид M. nipawinia Lehmkuhl, 1979), до сих пор выделявшиеся как самостоятельные роды, и Maccaffertium (типовой вид Heptagenia integer McDunnough, 1924), исходно описанный как подрод рода Stenonema, в род Heptagenia (группа подродов Stenonema), поскольку этим таксонам невозможно дать отдельные диагнозы сразу по имаго и по личинкам. Пропорции частей ног имаго не позволяют отделить их от других поденок рода Heptagenia: у Stenonema описаны все возможные пропорции, встречающиеся у Heptagenia s. 1.

Попытки использовать в качестве родового признака строение пениса также не были успешными. Эдмундс с соавторами (Edmunds et al, 1976) отделяют род Heptagenia от Stenonema по наличию «subdiscal sclerotized ridge» на пенисе, но вместо пениса Heptagenia в их работе изображен пенис Ecdyonurus. У собственно Heptagenia строение пениса принципиально не отличается от такового у Stenonema. Шипики на пенисе, считавшиеся родовым признаком Stenacron (Jensen, 1974), имеются также у H. (Macdunnoa?) persimplex (Flowers, 1982), H. (Kageronia) orbiticola и H. (K.) fuscogrisea. Титилляторы типа Macdunnoa [согласно диагнозу, данному Флаверсом (Flowers, 1982)] имеются также у H. (K.) orbiticola.

Подроды, включаемые нами в группу подродов Stenonema, различаются друг от друга по форме жаберных пластинок. Дженсен (Jensen, 1974) отделял род Stenacron от рода Stenonema по наличию гребенчатых щетинок на максилле, но в действительности этот признак не позволяет разделять эти группы (Lewis, 1978).

Pog ECDYONURUS Eaton, 1868

Bogoescu, Tabacaru, 1962: 286 (диагноз по личинкам); Клюге, 1980: 568 (диагноз по личинкам).

= Thalerosphyrus Eaton, 1881, syn. n.; = Afronurus Lestage, 1924, syn. n; = Cinygmina Kimmins, 1937, syn. n; = Compsoneuriella Ulmer, 1939, syn. [n; = Notonurus Crass, 1947, syn. n; = Afghanurus Demoulin, 1964; = Ecdyonuroides Thanh, 1967, syn. n; = Notacanthurus Tshernova, 1974, syn. n; = Paracinygmula Bajkova, 1975; = Leucrocuta Flowers, 1980, syn. n; = Nixe Flowers, 1980, syn. n; = Electrogena Zurwerra et Tomka, 1985, syn. n; = Asionurus Braasch et Soldan, 1986, syn. n

Типовой вид Ephemera venosa Fabricius, 1776.

Диагноз по признакам личинок: 1) щетинки на вентральной поверхности максиллы расположены беспорядочно (рис. 31); 2) максиллярный щупик слабо специализирован (рис. 31, 32); 3) суперлингва гипофаринкса апикально изогнута в стороны (рис. 27); 4) щетинки на дорсальной поверхности второго членика лабиального щупика простые (рис. 2, 3); 5) бедра с правильным рядом длинных крепких щетинок на заднем крае (рис. 43, 44); 6) жабры подвижные; 7) края жабр без шипиков; 8) 3 хвостовые нити; 9) членики хвостовых нитей с мутовками крепких щетинок на заднем крае.

Дополнительная характеристика личинок. Зубцы мандибултонкие, у мандибулы с равновеликими зубцами (обычно это левая мандибула) апикальный зубец заострен, с рядом зубчиков на внутреннем крае (рис. 25), у мандибулы с меньшим проксимальным зубцом (обычно правая мандибула) апикальный зубец с крупным зубчиком на внутреннем крае на расстоянии от вершины и с рядом более мелких зубчиков проксимальнее его (рис. 26); зубчики на внешнем крае апикального зубца обеих мандибул находятся на значительном расстоянии от вершины зубца. На внутреннем крае мандибул около осно-

ваний зубцов короткий ряд длинных щетинок. Максилла с гребенчатыми щетинками на апикальном крае, с треугольным полем беспорядочно расположенных щетинок на вентральной поверхности. Рудимент третьего членика максиллярного щупика сравнительно крупный, треугольный (рис. 31). Гипофаринкс характерной формы — рис. 27. Глоссы ромбовидные, дорсальное ребро сближено с медиальным (рис. 1, 3). Второй членик лабиального щупика заострен, поле скребущих щетинок оканчивается на расстоянии от конца склеротизованного

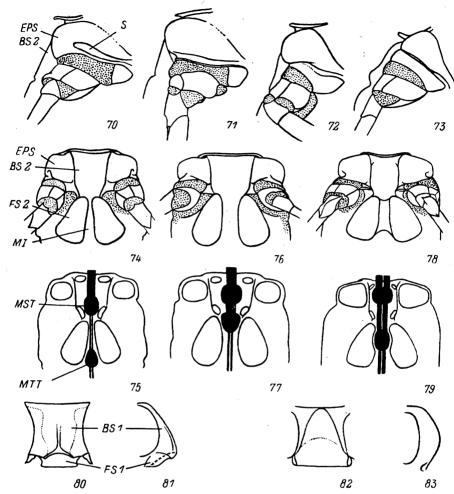


Рис. 70-83. Строение груди имаго поденок.

70—73 — эпистернум среднегруди (слева); 74, 76, 78 — мезостернум; 75, 77, 79 — положение средне- и заднегрудного нервных ганглиев и оснований мышц; 80, 82 — простернум (вентрально); 81, 83 — то же (справа). 70 — Heptagenia (H.) sulphurea; 71 — Epeorus (Iron) magnus; 72 — Arthroplea congener (Arthropleidae); 73 — Siphlonurus aestivalis (Siphlonuridae); 74, 75, 80, 81 — Heptagenia (H.) sulphurea; 76, 77 — Ecdyonurus levis; 78, 79 — Epeorus (Belovius) pellucidus; 82, 83 — Cinygma lyriformis.

BS1 — базистернум переднегруди, BS2 — базистернум среднегруди, EPS — эпистернум среднегруди, FS1 — фуркастернум переднегруди, FS2 — фуркастернум среднегруди, MI — медиальная ложбинка фуркастернума среднегруди, MST — среднегрудной нервный ганглий, MTT — заднегрудной нервный ганглий, S — паракоксальный шов.

ребра (рис. 3). Жабры I пары более или менее изогнуты дорсально (назад); жабры следующих пар обычно треугольные, иногда овальные или круглые. Фибриллезные доли обычно на жабрах I—VI пар, реже I—VII или I—V пар. Жабры без ребер, отстоящих от края. Хвостовые нити без плавательных волосков или с рядами плавательных волосков на внутренних краях церок и латеральных краях парацерка.

Диагноз по признакам имаго: 1) в передней части мезонотума явственный поперечный шов, резко изогнутый в местах соединения с медиальными парапсидными бороздами (как на рис. 84, 85); 2) в задней части мезонотума латеральные парапсидные швы не изогнуты в стороны, оканчиваются около медиальных парапсидных борозд (как на рис. 84,

85); 3) фуркастернум переднегруди не отделен от базистернума или отделен от него поперечным ребром; 4) медиальная ложбинка фуркастернума среднегруди почти всегда параллельносторонняя или расширяется спереди, очень редко сужается спереди, заднегрудной нервный ганглий находится в ее передней части, впереди наиболее узкого места (рис. 76, 77).

вный ганглий находится в ее передней части, впереди наиболее узкого места (рис. 76, 77). Распространение. Арктогея (Голарктика, Ориентальная и Эфиопская области). Исследованные виды. *E. abracadabrus* Kluge, 1983: личинки, имаго; *E. af*-

finis Eaton, 1885: личинки, имаго; E. aspersus Kluge, 1980: личинки, имаго; E. assamensis (Kimmins, 1973) (Cinygmina): имаго; E. aurantiacus (Burmeister, 1839): личинки, имаго; E. aurantiacus (Burmeister, 1839): личинки, имаго; E. aurantiacus (Вирмеізтер, 1980: личинки, имаго; Е. autumnalis Braasch, 1980: личинки, имаго;

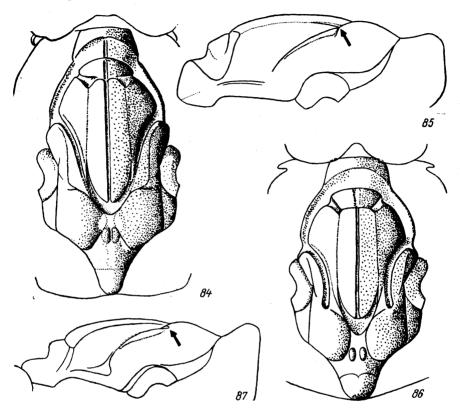


Рис. 84—87. Heptageniinae. Мезонотум имаго.

84, 86 — дорсально; 85, 87 — слева. 84, 85 — Cinygma lyriformis; 86, 87 — Rhithrogena (Cinygmula) grandifolia.

E. bajkovae Kluge, 1986 (Paracinygmula zhiltzovae Bajkova, 1975, non E. zhiltzovae Tshern.): личинки, имаго; E. dispar (Curtis, 1834): личинки, имаго; E. dracon Kluge, 1983: личинки, MMATO; E. fluminum (Pictet, 1843): MMATO; E. hebe (McDunnough, 1924) (Heptagenia, Leucrocuta): имаго; E. helveticus Eaton, 1887: имаго; E. insignis (Eaton, 1870): личинки; E. inversus Kluge, 1980: личинки, имаго; E. joernensis joernensis Bengtsson, 1909: личинки, имаго; E. j. mongolicus (Bajkova et Varychanova, 1978): личинки, имаго; E. kibunensis Imanishi, 1936: личинки, имаго; E. levis (Navás, 1912) (Epeorus; = Cinygmula zachvatkini Tshernova, 1952): личинки, имаго; E. maculipennis Walsh, 1863 (Heptagenia, Leucrocuta): личинки; E. monticolis Braasch, 1980: личинки, имаго; E. ornatipennis Tshernova, 1938: личинки, имаго; E. rubrofasciatus Brodsky, 1930: личинки, имаго; E. rusticalis (McDunnough, 1931) (Heptagenia, Nixe): личинки, имаго; E. scalaris Kluge, 1983: личинки, имаго; E. simplicioides (McDunnough, 1933) (Heptagenia, Nixe; = Heptagenia werestschagini Tshernova, 1952): личинки. E. squamatus Braasch, 1978: личинки, имаго; E. submontanus Landa, 1968: личинки, имаго; E. torrentis Kimmins, 1943: личинки; E. umbraticus (McDunnough, 1931) (Heptagenia, Leucrocuta): имаго; E. venosus (Fabricius, 1775): личинки, имаго; E. vicinus (Demoulin, 1964) (Afghanurus): личинки, имаго; E. yoshidae Takahashi, 1924: имаго; E. zhiltzovae Tshernova, 1974 (Notacanthurus): личинки, имаго; Ecdyonurus sp. (=Cinygmina rubromaculata You, Tian, Hong, Hsu, 1981, non E. rubromaculatus Clemens, 1913): субимаго.

Обсуждение. Имеется 13 родовых названий, которые мы считаем синонимами Ecdyonurus. Некоторые из этих родов были охарактеризованы по строению пениса, но строение пениса может быть очень разнообразным даже у близкородственных видов. Например, дальневосточные виды $E.\ levis,\ E.\ abracadabrus$ и $E.\ yoshidae$ имеют почти идентичных личинок, но гениталии имаго этих видов различаются не менее сильно, чем у любых других известных видов, включаемых нами в род Ecdyonurus.

Род Thalerosphyrus (типовой вид Baetis determinatus Walker, 1853) является сборной группой тропических видов. Имаго этого рода было охарактеризовано по сравнительно длинной задней лапке (не менее $^{2}/_{3}$ длины голени у сампа). неразветвленной Cu и 1-3 поперечными жилками между Sc и базальной неразветвленной частью R на заднем крыле (Ulmer, 1939). Сравнительно длинная задняя лапка имеется также у некоторых палеарктических видов (у Ecdyonurus bajkovae — более $^{3}/_{4}$ длины голени, у E. scalaris — $^{2}/_{3}$ длины голени). Cu задних крыльев неразветвлена у самых разных видов Ecdyonurus. Базальные поперечные жилки имеются также у E. abracadabrus. Личинки Thalerosphyrus были охарактеризованы по форме ротовых частей и очень длинным брюшным постеролатеральным шипам (Чернова, 1976). Согласно описанию Ульмера (Ulmer, 1939), ротовые части личинки T. determinatus такие же, как у европейских видов Ecdyonurus, а длинные постеролатеральные шипы имеются только у этого вида, но отсутствуют у T. sinuosus (Navás, 1933). Если личинка, описанная Ульмером, была ассоциирована с имаго T. determinatus правильно, целесообразно считать название Thalerosphyrus синонимом Ecdyonurus.

Род Ecdyonuroides описан по личинкам, отнесенным к двум видам, один из них определен как Ecdyonurus sumatranus Ulmer, 1939 и указан в качестве типового вида. В настоящее время название Ecdyonuroides считается синонимом Thalero-

sphyrus (Braasch, Soldan, 1984).

Африканский род Afronurus (типовой вид Ecdyonurus peringueui Esben-Petersen, 1913) был охарактеризован только по имаго, тогда как личинки некоторых включаемых сюда видов также описаны. Судя по описаниям, эти личинки не имеют каких-либо отличий от Ecdyonurus групп lateralis—tobiironis, levis—abracadabrus и др. По имаго род Afronurus был охарактеризован по сравнительно короткой передней лапке самца ($^{3}/_{4}$ — $^{11}/_{5}$ длины голени у африканских видов) (Ulmer, 1939; Demoulin, 1970; Чернова, 1974). Подобная пропорция лапки и голени имеется у некоторых палеарктических Ecdyonurus, например, в группе lateralis она составляет от $^{11}/_{17}$ (у E. squamatus) до 2 (у E. lateralis). Таким образом, этот признак не может быть достаточным для выделения рода.

Ориентальный род Cinygmina (типовой вид C. assamensis Kimmins, 1937) был описан только по имаго. Имаго типового вида имеет строение груди, типич-

ное для Ecdyonurus.

Ориентальный род Compsoneuriella с единственным видом C. thienemanni Ulmer, 1939 был описан по имаго и личинке. Имаго было охарактеризовано только по сравнительно редким утолщенным поперечным жилкам (Ulmer, 1939). Этот признак не может быть родовым у Heptageniidae, так как количество и расположение поперечных жилок у них сильно варьирует индивидуально и у близких видов, нередко встречаются утолщенные разреженные жилки. Личинка C. thienemanni, судя по описанию, типичная для видов рода Ecdyonurus. Если личинка была ассоциирована с имаго правильно, название Compsoneuriella должно быть синонимом Ecdyonurus.

Африканский род Notonurus (типовой вид N. cooperi Crass, 1947) был отделен от Ecdyonurus только по пропорции задней лапки: первый членик равен второму (Crass, 1947). На самом деле эта пропорция типична для рода Ecdyonurus (Eaton, 1883—1888: 316). Личинка описана только для одного из видов, относимых к Notonurus — «Compsoneuriella» njalensis (Kimmins, 1937) (Schoonbee, 1967), и, судя по описанию, не имеет существенных отличий от Ecdyonurus. Гиллиес (Gillies, 1963, 1984) считает название Notonurus синонимом Compsoneuriella и отделяет этот род от прочих родов Heptageniidae по изогнутым Sc и R на переднем крыле имаго и по наличию острых супракоксальных выростов у личинок. Но изображенное им жилкование (Gillies, 1984: Fig. 1N, C) обычно для Heptageniinae (включая Ecdyonurus), а острые выросты над средними и задними

тазиками встречаются у разных неродственных видов подсем. Heptageniinae, например, они имеются у отдельных экземпляров Epeorus (Iron) guttatus Braasch.

Среднеазиатский род Notacanthurus (типовой вид Ecdyonurus zhiltzovae Tshernova, 1974) был описан по имаго и личинкам и отделен от Ecdyonurus по форме пениса, строению личиночных ротовых частей и наличию у личинок непарных шипов на тергитах брюшка (Чернова, 1974). Форма пениса оказалась очень различной у E. zhilzovae и близкого к нему неописанного вида. Ротовые части личинок типичны для видов рода Ecdyonurus, а описанные отличия объясняются особенностями препарата и экземпляра. Единственный признак — наличие шипов на брюшке — представляется нам недостаточным для выделения рода.

Неарктический род Leucrocuta (типовой вид Heptagenia maculipennis Walsh, 1863) является естественной группой. Имаго было охарактеризовано по широко расставленным глазам самца, строению пениса и пропорции ног; личинка отделялась от Ecdyonurus только по отсутствию плавательных волосков на хвостовых нитях (Flowers, 1980). Не описаны признаки, которые позволили бы отличить этих личинок от видов групп lateralis—tobiironis, levis—abracadabrus и некоторых других групп рода Ecdyonurus, в которых личинки не имеют плавательных волосков. Сибирские виды E. aspersus и E. inversus родственны американским видам, помещенным в род Leucrocuta: имаго имеют пенис такого же типа и сходную пропорцию ног, личинки не имеют плавательных волосков, но глаза имаго не расставлены широко. Таким образом, роду Leucrocuta не может быть дан четкий диагноз, и это название должно считаться синонимом Ecdyonurus.

Неарктический род Nixe (типовой вид Ecdyonurus lucidipennis Clemens, 1913) является естественной группой, близкой к Leucrocuta. Имаго было охарактеризовано по пропорции частей ног, которая сходна с таковой Leucrocuta, и по строению пениса; личинки отличаются от Leucrocuta только по наличию плавательных волосков на хвостовых нитях. Два подрода — Nixe s. str. и Akkarion Flowers, 1980 (типовой вид Heptagenia simplicioides McDunnough, 1924) — различаются по форме пениса и по отсутствию фибриллезной части на жабрах VI пары у Nixe s. str. (Flowers, 1980). Следует отметить, что типовой вид рода Afghanurus (синонимия Afghanurus с Ecdyonurus установлена Клюге, 1980) — A. vicinus — имеет все признаки рода Nixe (s. l.), а типовой вид рода Paracinygmula (синонимия Paracinygmula с Ecdyonurus установлена Черновой, 1978) - P. zhiltzovae Bajk. — имеет все признаки подрода Akkarion. Следовательно, если естественной группе Nixe присваивать ранг рода, название должно быть изменено. Некоторые азиатские виды ($E.\ kibunensis$ и др.) имеют строение пениса и пропорции частей ног имаго, типичные для Nixe, но их личинки не имеют плавательных волосков. Для большей части американских видов, включенных Флаверсом в род Nixe, личинки не описаны, и мы не можем быть уверены в том, что все они не имеют плавательных волосков. Отсутствие или наличие фибриллезной части на VI жабре, которое Флаверс считает подродовым признаком, является индивидуальным признаком у палеарктического E. joernensis.

Ориентальный род Asionurus (типовой вид A. primus Braasch et Soldan, 1986) описан по личинкам. Судя по рисункам, они имеют все признаки рода Ecdyonurus. Указано, что этот род отличается от всех прочих удлиненными жабрами VII пары, формой гипофаринкса личинки и строением гениталий имаго, причем отмечается близость этого рода к группе lateralis рода Ecdyonurus (Braasch, Soldan, 1986). Жабры VII пары у A. primus равны по длине жабрам I пары, как у E. affinis и других европейских видов, форма гипофаринкса и зачатков гениталий также обычная для Ecdyonurus.

Некоторые авторы относят к Ecdyonurus только группу европейских видов, личинки которых имеют большие выросты пронотума, овальные жабры и плавательные волоски на хвостовых нитях (группа venosus-helveticus рода Ecdyonurus). Это естественная группа, но неизвестны какие-либо признаки, позволяющие отделить имаго этой группы от других групп Ecdyonurus.

Триба СІ N Y G M I N I Kluge, tribus n.

Диагноз (только по признакам личинок): І. Максиллярный щупик слабо специализирован: обе мышцы, находящиеся в первом членике, примерно одинаковой толщины, апикальные щетинки не образуют скребка (рис. 33). ІІ. Жабры малоподвижные: живые личинки не могут совершать быстрых ритмических респираторных движений.

Род CINYGMA Eaton, 1885

McDunnough, 1933 (диагноз по личинкам).

Типовой вид С. integrum Eaton, 1885.

Диагноз по признакам личинок: 1) щетинки на вентральной поверхности максиллы образуют ряд (рис. 33); 2) максиллярный щупик слабо специализирован (рис. 33); 3) суперлингва гипофаринкса апикально расширяется, не изогнута в стороны (рис. 22); 4) щетинки на дорсальной поверхности второго членика лабиального щупика простые; 5) бедра с правильным рядом крепких щетинок на задне-дорсальном крае (рис. 48, 49); 6) жабры малоподвижные; 7) края жабр без шипиков; 8) 3 хвостовые нити; 9) членики хвостовых нитей без мутовок крепких щетинок на заднем крае (как на рис. 67).

Дополнительная характеристика личинок. Верхняя губа уже своей длины, сужается апикально. Зубцы мандибул тонкие. Левая мандибула с одиночной длинной изогнутой щетинкой на внутреннем крае перед зубцами. Максилла с густыми длинными волосками на апикальном крае, без гребенчатых щетинок, вентральный ряд щетинок параллелен внутреннему краю. У максиллярного щупика третий членик слит со вторым, неявственный (рис. 33). Глоссы треугольные, расширены апикально (рис. 21). Второй членик лабиального щупика притупленный, поле скребущих щетинок оканчивается у конца склеротизованного ребра (рис. 23). Жабры овальные, с фибриллезной долей на жабрах всех (I—VII) пар, без ребер, отстоящих от края. Хвостовые нити без плавательных волосков.

Диагноз по признакам имаго: 1) в передней части мезонотума явственный поперечный шов, резко изогнутый в местах соединения с медиальными парапсидными бороздами (рис. 84, 85); 2) в задней части мезонотума латеральные парапсидные швы не изогнуты в стороны, оканчиваются около медиальных парапсидных борозд (рис. 84, 85); 3) простернум без поперечного гребня между бази- и фуркастернумом (рис. 82, 83); 4) медиальная ложбинка фуркастернума среднегруди сужается спереди, заднегрудной нервный ганглий находится в ее задней части (как на рис. 74, 75).

Распространение. Западная Неарктика, Восточная Палеарктика.

Исследованные виды. С. lyriformis (McDunnough, 1924) (= Ecdyonurus peterseni Lestage, 1930, = Heptagenia abnorme Tshernova, 1949): личинки, имаго.

Триба RHITHROGE NI NI Lestage, 1917

Lestage, 1917 (Heptageniinae, partim; Rhithrogeninae).

Диагноз (только по признакам личинок): І. Максиллярный щупик скребущий: мышцы, находящиеся в первом членике, разные, флексор очень крупный, вееровидный, экстензор нормального размера; апикальные щетинки образуют скребок (рис. 35—42). ІІ. Жабры малоподвижные: живые личинки не могут совершать ими быстрых ритмических респираторных движений.

Дополнительная характеристика личинок. Верхняя губа без крупных латеральных выростов. Максиллярный щупик двухчлениковый (третий членик слит со вторым и неявственный) (рис. 35—41). Суперлингва гипофаринкса апикально не изогнута в стороны (рис. 4, 28, 29). Щетинки дистального ряда дорсального поля щетинок на втором членике лабиального щупика раздвоенные, отстоящие, остальные щетинки простые (рис. 4—6). Бедра с правильным рядом щетинок на задне-дорсальном крае и с рядом из нескольких коротких крепких щетинок на задне-вентральном крае (рис. 50, 51). Хвостовые нити без мутовок крепких щетинок на задних краях члеников (рис. 67—69).

Род RHITHROGENA Eaton, 1881

Типовой вид Baetis semicoloratus Curtis, 1834.

Диагноз по признакам личинок: 1) щетинки на вентральной поверхности максиллы образуют ряд (рис. 38, 39); 2) максиллярный щупик скребущего типа (рис. 38—42); 3) суперлингва гипофаринкса сужается апикально (рис. 28); 4) на дорсальной поверхно-

сти второго членика лабиального щупика ряд раздвоенных щетинок (рис. 4—6); 5) бедра с правильным рядом длинных крепких щетинок на задне-дорсальном крае (как на рис. 50, 51); 6) жабры малоподвижные; 7) края жабр без шипиков; 8) 3 хвостовые нити; 9) членики хвостовых нитей без мутовож крепких щетинок на заднем крае (рис. 67, 68).

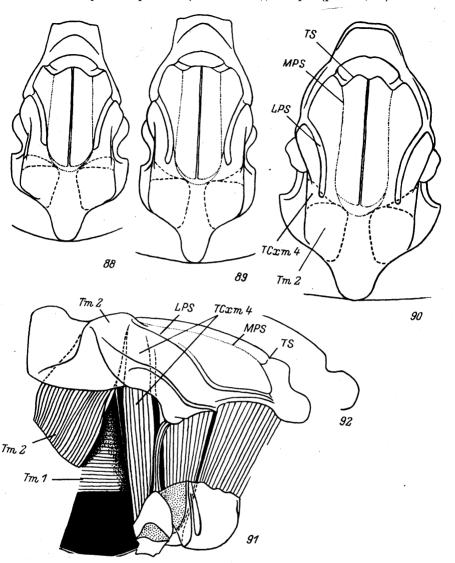


Рис. 88—92. Heptageniinae. Мезонотум имаго, показаны мышцы.

88—90 — дорсально; 91—92 — справа (крыло, часть плейрита и тергостернальная мышца удалены). 88 — Heptagenia (Stenonema) femorata; 89 — H. (S.) terminata; 90, 91 — Rhithrogena (Rh.) iridina; 92 — Epeorus (Belovius) pellucidus.

LPS — латеральный парапсидный шов, MPS — медиальная парапсидная бороздка, TCxm4 — задняя тергококсальная мышца, Tm1, Tm2 — тергальные мышцы, TS — поперечный шов.

Дополнительная характеристика личинок. Зубцы мандибул обычно широкие и плоские, реже крепкие. Внутренний край мандибул обычно с длинным рядом щетинок. Максилла с гребенчатыми щетинками на апикальном крае (рис. 38, 39). Глоссы сужаются апикально, округленные, дорсальное ребро удалено от медиального (рис. 4, 6). Второй членик лабиального щупика заострен, поле скребущих щетинок оканчивается на расстоянии от конца склеротизованного ребра (рис. 6).

Диагноз по признакам имаго: 1) в передней части мезонотума явственный поперечный шов, резко изогнутый в местах соединения с медиальными парапсидными бороздами (рис. 86, 87, 90, 91); 2) в задней части мезонотума латеральные парапсидные швы

изогнуты в стороны от медиальных парапсидных борозд и достигают оснований задних терго-коксальных мышц (TCxm 4) (рис. 86, 87, 90, 91); 3) простернум без поперечного гребня между бази- и фуркастернумом (рис. 82, 83); 4) медиальная ложбинка фуркастернума среднегруди сужается спереди, заднегрудной нервный ганглий находится в ее задней части (как на рис. 74, 75).

Подрод Paegniodes Eaton, 1881

Чернова, 1976: 343 (диагноз по личинкам).

Типовой вид Heptagenia cupulata Eaton, 1871.

Диагноз (только по признакам личинок): а) вентральный ряд щетинок на максилле прямой, параллельный внутреннему краю (рис. 38); б) второй членик максиллярного щупика без пигментированного ребра (рис. 38); в) скребущие щетинки максиллярного щупика без зубчиков (как на рис. 40), занимают немногим более ¹/₂ длины второго

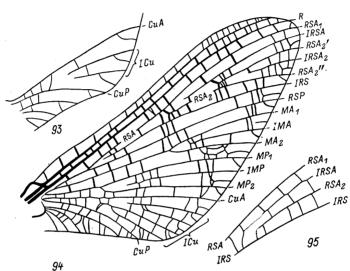


Рис. 93-95. Передние крылья поденок.

93 — Rhithrogena (Rh.) binerve; 94 — Rh. (Cinygmula) kurenzovi; 95 — Atrhroplea congener (Arthropleidae).

членика (рис. 38); г) жаберный листок I пары рудиментарный; д) жабры без ребер, отстоящих от края; е) жабры VII пары без явственной продольной складки.

Дополнительная характеристика личинок. Все жабры с хорошо развитой фибриллезной долей. Хвостовые нити с рядами плавательных волосков на внутреннем крае церок и латеральных краях парацерка (рис. 68).

Распространение. Ориентальная область.

Исследованные виды. Rhithrogena (Paegniodes) sp. (=Paegniodes cupulatus: Чернова, 1976): личинки, имаго.

Подрод Cinygmula McDunnough, 1933

McDunnough, 1933 (диагноз по личинкам).

=Ororotsia Traver, 1939, syn. n.

Типовой вид Ecdyonurus ramaleyi Dodds, 1923.

Диагноз (только по признакам личинок): а) вентральный ряд щетинок на максилле к вершине загибается латерально (рис. 39); б) второй членик максиллярного щупика с пигментированным ребром, изогнутым вокруг внутреннего края поля скребущих щетинок (рис. 39); в) скребущие щетинки максиллярного щупика без зубчиков (рис. 40), занимают около ¹/₂ длины второго членика (рис. 39); г) жаберный листок I пары нормально развит, овальный (рис. 57) или умеренно расширен вперед (рис. 58); д) жабры без ребер, отстоящих от края (рис. 57, 58); е) жабры VII пары без явственной продольной складки (рис. 57, 58).

5 Энтомологическое обозрение, № 2, 1988 г.

Дополнительная характеристика личинок. Тело более стройное, чем у других *Heptageniinae*, голова неширокая, с выемкой на переднем крае. Жабры со слабо развитой фибриллезной долей или без нее. Хвостовые нити без плавательных волосков.

Распространение. Восточная Палеарктика, Неарктика (преимущественно западная часть).

И с с ле д о в а н н ы е в и д ы. Rh. (C.) cava (Ulmer, 1927) (= C. altaica Tshernova, 1949, = C. guentheri Braasch, 1979): личинки, имаго; Rh. (C.) grandifolia (Tschernova, 1952): личинки, имаго; Rh. (C.) hutchinsoni (Traver, 1939) (Ororotsia): личинки, имаго; Rh. (C.) irina (Tshernova et Belov, 1982): имаго; Rh. (C.) joosti (Braasch, 1977) (= C. oreophila Kustareva, 1978): личинки, имаго; Rh. (C.) kurentzovi (Bajkova, 1962): личинки, имаго; Rh. (C.) latifrons (Tschernova et Belov, 1982): личинки, имаго; Rh. (C.) malaisei (Ulmer, 1927): имаго; Rh. (C.) putoranica (Kluge, 1980): личинки, имаго; Rh. (C.) unicolorata (Tschernova, 1979): имаго.

Подрод Rhithrogena Eaton, 1881

=Epeiron Demoulin, 1964, syn. n.

Диагноз (только по признакам личинок): а) вентральный ряд щетинок на максилле к вершине загибается латерально (рис. 39); б) второй членик максиллярного щупика с пигментированным ребром, изогнутым вокруг внутреннего края поля скребущих щетинок (рис. 41); в) скребущие щетинки максиллярного щупика с зубчиками (рис. 42), занимают почти всю длину второго членика (рис. 41); г) жаберные листки I пары сильно расширены вперед (рис. 59), соприкасаются или почти соприкасаются друг с другом под грудью; д) у жабр II—VII пар переднее ребро удалено от переднего края (рис. 59); е) жабры VII пары с явственной продольной складкой (рис. 59), позволяющей им подгибаться под брюшко, т. е. жабры образуют присоску.

Дополнительная характеристика личинок. Жабры с хорошо развитыми фибриллезными долями (рис. 59). Хвостовые нити с рядами коротких плавательных волосков в дистальной части: на внутренних краях церок и латеральных краях парацерка-Распространение. Голарктика, Ориентальная область.

Исследованные виды. Rh. (Rh.) angulata Braasch, 1980 (=Ph. tianschanica auct.): личинки, имаго; Rh. (Rh.) aurantiaca (Burmeister, 1839): личинки; Rh. (Rh.) bajkovae Sowa, 1973: личинки, имаго; Rh. (Rh.) binerve Kluge, 1987: личинки, имаго; Rh. (Rh.) caucasica Braasch, 1979: личинки, имаго; Rh. (Rh.) decolorata Sinitschenkova, Rh. (Rh.) eugeniae Kluge, 1983: личинки, имаго; Rh. (Rh.) excosa Sinitshenkova, 1979: имаго; Rh. (Rh.) expectata Braasch, 1979: личинки, имаго; Rh. (Rh.) frater (Tshernova, 1938) (Ecdyonurus, Afronurus, Cinygma): имаго; Rh. (Rh.) iridina (Kolenati, 1859): имаго; Rh. (Rh.) joostina Sowa et Zimmermann, 1975: личинки; имаго; Rh. (Rh.) laciniosa Sinitshenkova, 1979: личинки; Rh. (Rh.)lepnevae Brodsky, 1930: Rh. (Rh.) minima Sinitshenkova, 1973: личинки; Rh. (Rh.) semicolorata (Curtis, 1834): личинки, имаго; Rh. (Rh.) sibirica Brodsky, 1930: личинки, имаго; Rh. (Rh.) stackelbergi Sinitshenkova, 1973 (=Rh. asiatica Sinitshenkova, 1973): личинки, имаго; Rh. (Rh.) teberdensis Zimmermann, 1977: личинки, имаго; Rh. (Rh.) tianshanica Brodsky, 1930: личинки, имаго; Rh. (Rh.) иzbekistanica (Braasch et Soldan, 1982) (Epeiron): личинки, имаго; Rh. (Rh.) zhiltzovae Sinitschenkova, 1979: имаго; Rh. (Rh.) znojkoi (Tshernova, 1938) (Epeorus; первоначально Ecdyonurus, non Iron): личинки, имаго.

Обсуждение. Род Paegniodes был описан по имаго единственного вида P. cupulatus. Итон (Eaton, 1883—1888: 316—317) отделял Paegniodes от Rhithrogena по следующей комбинации признаков: на задней лапке второй членик длиннее первого и равен третьему. Однако у некоторых видов подрода Rhithrogena (например, Rh. joostiana) комбинация признаков может быть такой же. Чернова (1974) разделяет роды Paegniodes и Rhithrogena по форме титилляторов имаго. Однако этим автором было использовано неверное изображение гениталий P. cupulatus из работы Ульмера (Ulmer, 1925). На изображении гениталий лектотипа (Kimmins, 1960) у этого вида титилляторы заостренные, как и у многих видов подрода Rhithrogena. Поскольку диагноз, позволяющий отделить имаго Paegniodes от Rhithrogena s. str., отсутствует, мы считаем Paegniodes подродом рода Rhithrogena.

Cinygmula, до сих пор выделявшийся как отдельный род, помещается нами в качестве подрода в род Rhithrogena, потому что невозможно дать отдельный диагноз этой группы по признакам имаго. В различных определительных таблицах род Cinygmula отделяется от рода Rhithrogena по пропорции частей члеников лапки и жилкованию птеростигмы имаго (Чернова, 1974; Edmunds et al., 1976, и др.). В действительности же пропорции члеников лапок очень разнообразны у различных видов подрода Rhithrogena. Например, у видов группы tianshanica (Rh. tianshanica, Rh. angulata, Rh. stackelbergi) и у части видов группы eugeniae (Rh. eugeniae, Rh. znojkoi, Rh. uzbekistanica) первый членик лапок сравнительно длинный, как у Cinygmula (Клюге, 1983). Поперечные жилки птеростигмы имеют все возможные варианты строения в обоих подродах.

Во многих определительных таблицах по признакам личинок род *Cinygmula* отделяют от рода *Rhithrogena* и других родов по наличию выемки на переднем крае головы. Этот признак недостаточен для диагностики, так как у некоторых видов подрода *Rhithrogena* имеется такая же или более резкая выемка (*Rh. bi-*

nerve, Rh. znojkoi).

Род Ororotsia (с единственным видом O. hutchinsoni Traver, 1939) отделяют от рода Cinygmula только по «примитивному» строению коготков: оба коготка каждой пары заостренные (Traver, 1939). Но такое же строение имеют коготки Rh. (Rh.) tianshanica Brod. (non Rh. tianshanica auct.) и Epeorus (Iron) guttatus, т. е. такое строение коготков не может быть истинно примитивным и не является уникальным родовым признаком, оно возникает независимо в разных родах и подродах.

Род *Epeiron* (типовой вид *E. amseli* Demoulin, 1964) был описан только по имаго. Судя по строению имаго, включаемые сюда виды относятся к группе eugeniae. Известные личинки этой группы (Rh. eugeniae, Rh. znojkoi, Rh. uzbekistanica, Rh. binerve) имеют строение, характерное для подрода Rhithrogena,

поэтому мы считаем название Epeiron синонимом Rhithrogena.

Род BLEPTUS Eaton, 1885

Типовой вид Bleptus fasciatus Eaton, 1885.

Диагноз по признакам личинок: 1) щетинки на вентральной поверхности максиллы образуют ряд; 2) максиллярный щупик скребущего типа; 3) суперлингва гипофаринка апикально расширяется, не изогнута в стороны (рис. 96); 4) на дорсальной

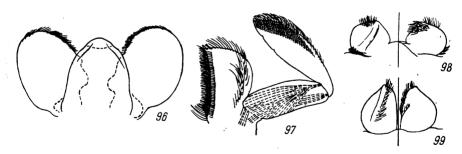


Рис. 96-99. Rhithrogenini. Личинки.

96— гипофаринкс (вентрально); 97— максилла (вентрально); 98, 99— глоссы: дорсально (слева) и вентрально (справа). 96—98— Bleptus fasciatus, 99— Epeorus (Ironodes) nitidus.

поверхности лабиального щупика ряд раздвоенных щетинок; 5) бедра с правильным рядом коротких крепких лопатковидных щетинок на задне-дорсальном крае; 6) жабры, по всей вероятности, малоподвижные (живые личинки нами не наблюдались); 7) края жабр без шипиков; 8) 2 хвостовые нити; 9) членики хвостовых нитей без мутовок крепких щетинок на заднем крае.

Дополнительная характеристика личинок. Наибольшая ширина головы в ее задней части, густые волоски на переднем крае отсутствуют (в отличие от *Epeorus* — см. ниже). Мандибулы с тонкими зубцами, без щетинок перед зубцами. Максилла с длинными зубцами и рудиментами гребенчатых щетинок на апикальном крае, вентральный ряд щетинок параллелен внутреннему краю; скребущие щетинки максиллярного

щупика без зубцов, занимают не более $^{1}/_{2}$ длины членика (рис. 97). Глоссы широкие, округлые (рис. 98). Второй членик лабиального щупика заострен, поле скребущих щетинок оканчивается на расстоянии от конца склеротизованного ребра (как на рис. 6). Бедра с широкой лонастью, частично прикрывающей голень в сложенном состоянии. Голени без густых дорсальных волосков. Жабры всех пар с фибриллезной долей. Жаберный листок 1-й пары рудиментарный, листки II—VII пар окаймлены по всему краю толстым ребром, несущим густые волоски в апикальной части. Хвостовые нити без плавательных волосков.

Диагноз по признакам имаго: 1) в передней части мезонотума поперечный шов отсутствует (рис. 92); 2) в задней части мезонотума латеральные парапсидные швы изогнуты в стороны от медиальных парапсидных борозд и достигают оснований задних тергококсальных мышц (TCxm 4) (как на рис. 86, 87, 90, 91); 3) простернум с поперечным гребнем, отделяющим базистернум от фуркастернума (как на рис. 80, 81); 4) медиальная ложбинка фуркастернума среднегруди сужается спереди, заднегрудной нервный ганглий находится в ее задней части (рис. 74, 75).

Распространение. Япония.

Исследованные виды. B. fasciatus Eaton, 1885: личинки, имаго.

Род EPEORUS Eaton, 1881

Типовой вид E. torrentis Eaton, 1881.

Диагноз по признакам личинок: 1) щетинки на вентральной поверхности максиллы образуют ряд (рис. 35, 36); 2) максиллярный щупик скребущего типа (рис. 35—37); 3) суперлингва гипофаринкса апикально не изогнута в стороны (рис. 28, 29); 4) на дорсальной поверхности лабиального щупика ряд раздвоенных щетинок; 5) бедрас правильным рядом длинных крепких щетинок на задне-дорсальном крае (рис. 50, 51); 6) жабры малоподвижные; 7) жабры II—VII пары с многочисленными мелкими кривыми шипиками на переднем крае (рис. 56); 8) 2 хвостовые нити; 9) членики хвостовых нитей без мутовок крепких щетинок на заднем крае (рис. 69).

Дополнительная характеристика личинок. Голова расширена кпереди, с густыми длинными волосками на переднем крае. На внутреннем крае мандибул обычно несколько щетинок перед зубцами. Скребущие щетинки максиллярного щупика без зубцов, занимают не более ¹/₂ длины членика (рис. 35, 36). Глоссы сужаются апикально, удлиненные, дорсальное ребро удалено от медиального. Второй членик лабиального щупика заострен, поле скребущих щетинок оканчивается на расстоянии от конца склеротизованного ребра (как на рис. 6). Голени с полосой густых волосков на дорсальном крае. Хвостовые нити без плавательных волосков (рис. 69).

Диагноз по признакам имаго: 1) в передней части мезонотума поперечный шов отсутствует (рис. 92); 2) в задней части мезонотума латеральные парапсидные швы изогнуты в стороны от медиальных парапсидных борозд и достигают оснований задних терго-коксальных мышц (TCxm4) (как на рис. 86, 87, 90, 91); 3) простернум без поперечного гребня между бази- и фуркастернумом (рис. 82, 83); 4) медиальная ложбинка фуркастернума среднегруди сужается спереди или параллельносторонняя, или расширена посередине, заднегрудной нервный ганглий находится в ее средней или задней части (рис. 78, 79).

Подрод Ironodes Traver, 1935

Типовой вид Iron nitidus Eaton, 1885.

Диагноз (только по признакам личинок): а) максилла с длинными волосками и рудиментами гребенчатых щетинок на апикальном крае (рис. 34, 35); б) суперлингва гипофаринкса расширена апикально (рис. 29).

Дополнительная характеристика личинок. Мандибулы сравнительно длинные, с тонкими зубцами. Все жабры овальные, маленькие, жабры I пары наименьшие. Жабры I—VI пар с фибриллезными долями. Церки без дорсальных волосков.

Распространение. Западная Неарктика.

Исследованные виды. Е. (I.) nitidus (Eaton, 1885): личинки, имаго.

Группа подродов **Epeorus** (включает: *Epeorus* s. str.; *Iron* Eaton, 1881; *Ironopsis* Traver, 1935; *Belovius* Tshernova, 1981)

Диагноз (только по признакам личинок): а) максилла без волосков и щетинок на апикальном крае, с 3 очень крепкими зубцами на апикально-медиальном углу (рис. 36); б) суперлингва гипофаринкса сужается апикально (как на рис. 28).

Дополнительная характеристика личинок. Мандибулы короткие, с крепкими зубцами. Жабры I пары более или менее расширены вперед (рис. 60—63). Все жабры с фибриллезной долей. Церки с дорсальными волосками (рис. 69).

Распространение. Голарктика, Ориентальная область.

Исследованные виды. Е. (Epeorus) anatolii Sinitshenkova, 1981 (= E. rautiani Sinitshenkova, 1982): личинки, имаго; Е. (E.) sylvicola (Pictet, 1865): личинки, имаго; Е. (E.) zaitzevi Tshernova, 1981: личинки, имаго; Е. (Iron) aesculus Imanishi, 1934: личинки, имаго; Е. (I.) alpestris (Braasch, 1979): личинки, имаго; Е. (I.) caucasicus (Tshernova, 1938): личинки, имаго; Е. (I.) guttatus (Braasch et Soldan, 1979): личинки, имаго; Е. (I.) maculatus (Tschernova, 1949): личинки, имаго; Е. (I.) magnus (Braasch, 1978): личинки, имаго; Е. (I.) montanus (Brodsky, 1930): личинки, имаго; Е. (I.) sinespinosus (Braasch, 1978): личинки, имаго; Е. (I.) soldani (Braasch, 1979): личинки, имаго; Е. (I.) znojkoi (Tshernova, 1938) (первоначально как Iron, non Ecdyonurus): личинки, имаго; Е. (Belovius) daedaleus Sinitshenkova, 1981: личинки; Е. (B.) frolenkoi Sinitshenkova, 1981: личинки, имаго; Е. (B.) pellucidus Brodsky, 1930): личинки, имаго.

Обсуждение. Группы *Ironodes*, *Iron* и *Ironopsis* разными авторами либо выделяются в самостоятельные роды, либо в качестве подродов включаются в род *Epeorus*. Мы считаем эти группы подродами, так как для них невозможно дать отдельные диагнозы по признакам имаго.

Согласно первоописанию, род Ironodes Traver, 1935 по имаго отличается от рода Ironopsis только жилкованием птеростигмы, отличия рода Ironodes от Epeorus и Iron по признакам имаго не были описаны. Эдмундс с соавторами (Edmunds et al., 1976) отделяют род Ironodes от Epeorus (включающий подроды Iron и Ironopsis) по строению проксимальных поперечных жилок в костальном поле переднего крыла и по большему расстоянию между глазами самца. Однако у всех изученных нами видов Epeorus s. 1. костальные поперечные жилки такие же, как у E. (Ironodes) nitidus. Судя по описанию, у E. (Ironodes) arctus (Traver, 1935) глаза соприкасаются апикально.

Роды Epeorus и Iron разделялись Итоном (Eaton, 1883—1888: 316) по пропорции члеников лапок: на задней лапке первый членик равен второму у Iron и длиннее ero у *Epeorus*. На самом деле эти группы не имеют таких различий. Например, встречаются разные пропорции члеников задней лапки у близкородственных видов с одинаковым строением гениталий: E. (I.) longimanus Etn.(судя по данному Итоном описанию, отношение члеников составляет 6:6:6: 3.5:12), $E.\;(I.)\;aesculus\;$ (отношение 11:11:8:4:12) и $E.\;(I.)\;maculatus$ (отношение 9:8:7:4:12). Такое же разнообразие пропорций дапок наблюдается и у кавказских видов Iron. Некоторые авторы (Edmunds et al., 1976; Чернова, 1981) разделяют роды или подроды Epeorus s. str., Iron, Ironopsis и Belovius по наличию или отсутствию титилляторов на пенисе. В действительности во всех трех группах, которые можно выделить на основании строения личинок (см. ниже), имеются виды с титилляторами и без них. Например, титилляторы отсутствуют у E. (Epeorus) torrentis, E. (Iron) sinespinosus, E. (Belovius) latifolium; титилляторы имеются у Е. (Epeorus) anatolii, Е. (Iron) longimanus, E. (Belovius) pellucidus.

Группа подродов *Epeorus* по признакам личинок может быть разделена на 3 подрода, различающихся строением жабр.

Подрод *Epeorus* s. str.: жабры без ребер, отстоящих от края, не увеличены, **не** образуют присасывательного диска (рис. 60).

Подрод Iron (типовой вид Iron longimanus Eaton, 1881): жабры без ребер, отстоящих от края, образуют присасывательный диск, т. е. жабры VII пары с продольной складкой, а жабры I пары более или менее сильно расширены вперед (рис. 61, 62) (Синиченкова, 1978). Сюда же относится и Ironopsis (типовой вид Iron grandis McDunnough, 1924). Единственным отличительным признаком этого рода считается ряд длинных волосков вдоль средней линии брюшных тергитов (Traver, 1935; Edmunds et al., 1976). Но такой же ряд имеется и у всех изученных нами видов Iron.

Подрод Belovius (типовой вид E. latifolium Ueno, 1928): у жабр II—VII пар заднее (поперечное) ребро отделяет проксимальную лопасть; жабры крупные, не образуют присасывательного диска (рис. 63) (Синиченкова, 1981).

У нас нет уверенности, что принятые в таком объеме подроды *Epeorus* и *Iron* являются монофилетическими группами, но такая классификация может быть удобной, пока другая, более естественная, классификация не будет предложена.

ОПРЕДЕЛИТЕЛЬНАЯ ТАБЛИЦА РОДОВ И ПОДРОДОВ ПОДСЕМ. HEPTAGENIINAE ПО ЛИЧИНКАМ (БЕЗ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ МИКРОСКОПИЧЕСКИХ ПРЕПАРАТОВ)

1 (10). 2 хвостовые нити	. 2.
2 (9). На переднем крае головы и дорсальных краях голеней густые длин	
волоски. Глоссы пирамидальные, сужаются апикально (рис. 99) (Е	
rus)	. О.
зубцов (рис. 34, 35)	es).
4 (3). Максилла без волосков на апикальном крае, с 3 крепкими апикальн	ыми
аубцами (рис. 36)	. 5.
5 (6). Жабры II—VII пар с проксимальной лопастью, отделенной зад	
ребром (рис. 63)	us).
7 (8). Жабры VII пары с явственной продольной складкой, жабры I п	ลทม
могут быть сильно расширены вперед (рис. 61, 62).	~P
8 (7). Жабры VII пары без явственной продольной складки, жабры I п	
лишь слабо расширены вперед (рис. 60)	
9 (2). На переднем крае головы и дорсальных краях голеней нет гус	
длинных волосков. Глоссы округлые, расширяются апикально (рис.	
10 (1). З хвостовые нити	
11 (12). Щетинки на вентральной поверхности максиллы расположены	бес-
порядочно (рис. 31)	rus.
12 (11). Щетинки на вентральной поверхности максиллы образуют ря	
(рис. 30, 33, 38, 39)	13.
то (14). 1 лоссы треугольные, сильно расширены апикально (рис. 21). Берх губа уже своей плины	.ккн. Та
губа у́же своей длины	губа
шире своей длины	15.
15 (20). Бедра с правильным предкраевым рядом длинных крепких щети	
(рис. 50, 51). Первый членик максиллярного щупика широкий (Rhit	
gena)	
рально; максиллярный щупик с пигментированным ребром, изогну	
вокруг внутреннего края поля скребущих щетинок (рис. 39, 41)	
17 (18). Жабры I пары сильно расширены вперед (рис. 59). Максилляр	ный
щупик — рис. 41	
18 (17). Жабры I пары не расширены или слабо расширены вперед (рис. 57, Максиллярный щупик — рис. 39 Rhithrogena (Cinygmu	00). Ial
максиллярный щуник — рис. 33	лиу. Лик
без такого ребра (рис. 38)	es).
20 (15). Бедра с беспорядочными крепкими щетинками на заднем крае и	тон-
кими волосками (рис. 45, 46) или с редким рядом коротких креп	ІКИХ
щетинок (рис. 47). Первый членик максиллярного щупика тов	ІК ИЙ 94
(рис. 30) (<i>Ĥeptagenia</i>)	21. 22
22 (23). Глоссы изогнуты (рис. 11). Лингва и суперлингва гипофаринкса г	-иоп
мерно одинаковой длины, суперлингва лировидная (рис. 12)	· .
	str.
23 (22). Глоссы конические (рис. 19). Лингва значительно короче су	пер-
лингвы, суперлингва простых очертаний (рис. 20)	
,	25
// busincount donn in machart 11 inh	_0.

25 (26). На втором членике лабиального щупика поле скребущих щетино оканчивается на расстоянии от пигментированного ребра (рис. 10). Супер лингва гипофаринкса слабо изогнута в стороны (рис. 9). Бедра на задне крае с короткими щетинками, без длинных волосков по всему крам (рис. 47). Жабры без ребер, отстоящих от края
26 (25). На втором членике лабиального щупика поле скребущих щетино оканчивается около конца пигментированного ребра (рис. 13). Супет лингва гипофаринкса сильно изогнута в стороны (рис. 16). Бедра на заднем крае с длинными крепкими щетинками и длинными тонкими воло сками по всему краю (рис. 45). Жабры I—VI пар с крепким задним ребром, идущим отступя от заднего края (рис. 55)
28 (27). Жабры I—VI пар притупленные
30 (29). Жабры VII пары длинные, нитевидные
ОПРЕДЕЛИТЕЛЬНАЯ ТАБЛИЦА РОДОВ ПОДСЕМ. HEPTAGENIINAE ПО ИМАГО
1 (4). Мезонотум без поперечного шва (рис. 92)
6 (5). Медиальная ложбинка фуркастернума среднегруди сужается спереди заднегрудной ганглий — в ее задней части (рис. 74, 75)
несколько ориентальных родов, относимых к сем. Heptageniidae: Atopopu Eaton, 1881; Cinygmoides Matsumura, 1931; Compsoneuria Eaton, 1881; Epeo rella Ulmer, 1939; Rhithrogenella Ulmer, 1939 и неарктические роды Anepeoru McDunnough, 1925; Acanthomola Whiting et Lehmkuhl, 1987; Raptoheptagenii Whiting et Lehmkuhl, 1987 и Spinadis Edmunds et Jensen, 1974. Обсуждени их систематического положения будет возможно только после дополнитель ного изучения. Под названием Rhithrogenella tonkinensis Soldan et Braasch 1986 описаны личинки и субимаго какого-то вьетнамского вида Ecdyonurus но из описания неясно, на основании чего установлено родство этого вида с типовым видом монотипического рода Rhithrogenella — Rh. ornata Ulmer

1939.
— Автор выражает искреннюю благодарность В. П. Мак-Кафферти, Р. В. Флаверсу (США) и Н. Кобаяси (Япония), приславшим материал по видам группы подродов Stenonema, рода Bleptus, подрода Ironodes и североамериканским видам рода Ecdyonurus.

ЛИТЕРАТУРА

Клюге Н. Ю. К познанию поденок (Ephemeroptera) Таймырского национального округа. — Энтомол. обозр., 1980, 59, 3, с. 561—579.

- Клюге Н. Ю. Rhithrogena eugeniae sp. n. (Ephemeroptera, Heptageniidae) из Таджикистана. — Зоол. журн., 1983, 62, 7, с. 1116—1118.
- Синиченкова Н. Д. Переописание личиночной и имагинальной стадий Iron aesculus (Imanishi, 1934) с обсуждением эволюции жаберного аппарата личинок рода Iron Eaton, 1881 (Ephemeroptera, Heptageniidae). — Бюл. Москов. общ-ва исп. природы, отд. биол., 1978, 85 (5), с. 49—56. Синиченкова Н. Д. К познанию личинок поденок рода Epeorus Eaton (Ephemero-
- ptera, Heptageniidae). Энтомол. обозр., 1981, 60, 4, с. 813—824. Чернова О. А. Родовой состав поденок сем. Heptageniidae в Голарктике и Ориенталь-
- ной области. Энтомол. обозр., 1974, 53, 4, с. 801—814. Чернова О. А. Определительная таблица родов поденок сем. Heptageniidae Голарктики и Ориентальной области по личинкам. — Энтомол. обозр., 1976, 55, 2, с. 332—346.
- Чернова О. А. Систематическое положение поденок рода Paracinygmula Bajkova, 1975
- (Ephemeroptera, Heptageniidae). Энтомол. обозр., 1978, 57, 3, с. 540—542. Чернова О.А. К систематике имаго поденок рода Epeorus Eaton, 1881 (Ephemeroptera, Heptageniidae). Энтомол. обозр., 1981, 60, 2, с. 323—336. Водоевси С., Тавасаги І. Beiträge zur Kenntnis der Untersuchungsmerkmale zwi-
- schen den Gattungen Ecdyonurus und Heptagenia. Beitr. Ent., 1962, 12, 3-4, S. 273-291. Braasch D., Soldan T. Beitrag zur Kenntnis der Gattung Thalerosphyrus Eaton, 1881 im Himblick auf die Gattung Ecdyonuroides Thank, 1967 (Ephemeroptera, Hepta-
- geniidae). Reichenbachia. Staat. Mus. Tierk. Dresden, 1984, 22, 27, S. 201—206.

 Braasch D., Soldan T. Asionurus n. gen., eine neue Gattung der Heptageniidae
 aus Vietnam (Ephemeroptera). Reichenbachia. Staatl. Mus. Tierk. Dresden, 1986,
 23, 28, S. 155—159.

 Crass R. S. Mayflies (Ephemeroptera) collected by J. Omer-Cooper in the Eastern Cape
- Province, South Africa, with a description of a new genus and species (Notonurus cooperi). Proc. R. Ent. Soc. London (B), 1947, 16, p. 124—128. Demoulin G. Mission H. G. Amsel en Afghanistan. Ephemeroptera. — Bull. Ann. Soc.
- Ent. Belg., C, 1964, 100, 28, p. 351—363.

 Demoulin G. Ephemeroptera des faunes éthiopiene et malgache. South Afr. Anim.
- Life, 1970, 14, p. 24-170. E at on A. E. A revisional monograph of recent Ephemeridae or mayflies. — Trans. Linn.
- Soc. Lond., ser. 2, 1883—1888, 3, p. 1—352. Edmunds G. F., Jensen S. L., Berner L. The mayflies of North and Central
- America. Univ. of Minnesota Press, Minneapolis, 1976. 330 p.
- Flowers R. W. Two new genera of nearctic Heptageniidae (Ephemeroptera). Fla Ent., 1980, 63, 3, p. 296—307.

 Flowers R. W. Review of the genus Macdunnoa (Ephemeroptera, Heptageniidae) with description of a new species from Florida. The Great Lakes Entomologist, 1982,
- p. 25-30.
- Gillies M. T. A list of Ephemeroptera in the National museum, Bulawayo, Southen Rhodesia. Ent. Monthly Mag., Ser. 4, 1962 (1963), 23, 273—276, p. 232—233.
- Gillies M. T. On the synonymy of Notonurus Crass with Compsoneuriella Ulmer (Heptageniidae). Proc. IV Int. Conf. Ephemeroptera, 1984, p. 21—25.
 I m a n i s h i K. Mayflies from Japanese torrents, V. Notes on genera Cinygma and Heptagenia. Annot. Zool. Japon, 1935, 15, p. 213—223.
 I m a n i s h i K. Mayflies from Japanese torrents, VI. Notes on the genera Ecdyonurus and Rhithrogena. Annot. Zool. Japon, 15, p. 538—549.
 J e n s e n S. L. A new genus of mayflies from North America (Ephemeroptera, Heptageniidae). Proc. Ent. Soc. Washington, 1974, 76, p. 225—228.

- dae). Proc. Ent. Soc. Washington, 1974, 76, 2, p. 225—228. Kimmins D. E. Some new Ephemeroptera. — Ann. Mag. Nat. Hist., Ser. 10, 1937, 19,
- 112, p. 430—441. K i m m i n's D. E. The African species of the g. Cheumatopsyche (Trichoptera, Hydr.) and the Ephemeroptera types of species described by A. E. Eaton, R. McLachlan, and F. Wal-
- ker. Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.), Ent., 1960, 9, 4, p. 269—318. Lestage J. A. Contribution á l'étude des larves des Ephémères paléarctiques (ser. I).—
- Ann. Biol. lacust., 1917, 8, p. 212—458. Lestage J. A. Les Ephémères de l'Afrique du Sud. Rev. Zool. Bot. Africianes, 1924,
- 12, 3, p. 316-351. Lewis P. A. On the use of pectinate maxillary spines to separate Stenonema and Stenacron
- (Ephemeroptera, Heptageniidae). Proc. Ent. Soc. Washington, 1978, 80, 4, p. 655. Matsumura S. 6000 illustrated insects of Japan-empire. 1931, p. 1-1797.
- M c D u n n o u g h J. The nymphs of Cinygma integrum and description of a new Heptageniinae genus. Canad. Ent., 1933, 65, 4, p. 73—76.
 S c h o o n b e e H. J. A new record of Compsoneuriella njalensis (Kimmins) (Ephemeroptera, Heptageniidae) from South Africa. J. Ent. Soc. S. Africa, 1967, 29, p. 151—156.
 S o l d a n T., B r a a s c h D. Rhithrogeniella tonkinensis sp. n. (Ephemeroptera, Heptageniidae) from South Africa. J. Ent. Soc. S. Africa, 1967, 29, p. 151—156.
- geniidae) from Vietnam, with descriptions of the nymphal stages and biology of the genus. — Acta Ent. Bohemoslov., 1986, 83, p. 202—212.
- Thanh D. N. Các loài mới và giống mới tim thấy trong khu hệ động vật không xương sống nước hgọt và nước lọ miễn Bắc Việt-nam. Tập. san SINH VẬT DỊA HỌC,
- 1967, 6, 3, 4, 155—165. Traver J. R. Two new genera of North American Heptageniidae (Ephemeroptera). Canad. Ent., 1935.

Traver J. R. Himalayan Mayfly (Ephemeroptera). — Ann. Mag. Nat. Hist., London, 1939, 11, 4, p. 49-56. Ulmer G. Beiträge zur Fauna sinica. 3. Trichopteren und Ephemeropteren. — Archiv

für Naturg., Abt. A, 1925, 5, S. 86-110.

Ulmer G. Eintagsfliegen (Ephemeropteren) von den Sunda-Inseln. - Arch. Hydrobiol., Suppl. 16, 1939, S. 443—692.

Ленинградский государственный университет. Поступила 24 XII 1985.

SUMMARY

A diagnosis of the subfamily Heptageniinae for nymphs and imagoes is given. The subfamily is divided into tribes that have diagnoses only for nymphs. Diagnoses of the genera for nymphs and imagoes (on the base of the thorax structure only) and those of the subgenera (only for nymphs) are also given. The following systematics is suggested.

Tribe Heptageniini

Genus Heptagenia

Subgenus Kageronia; Subgenus Heptagenia s. str. (=Sigmoneuria, syn. n.); Subgenus Dacnogenia, subgen. n.; Group of subgenera Stenonema (includes Stenonema, Stenacron, Maccaffertium, Macdunnoa).

Genus Ecdyonurus [=Thalerosphys, Afronurus, Cinygmina, Compsoneuriella, Notonurus, Ecdyonuroides, Notacanthurus, Leucrocuta, Nixe, Electrogena, Asionurus (synn. n.), Afghanurus, Paracinygmula]

> Tribe Cinygmini Genus Cinygma Tribe Rhithrogenini Genus Rhithrogena

Subgenus Paegniodes; Subgenus Cinygmula (=Ororotsia, syn. n.); Subgenus **Rhithrogena** s. str. (=Epeiron, syn. n.).

Genus Bleptus

Genus Epeorus

Subgenus Ironodes; Group of subgenera Epeorus (includes Iron, Belovius). New synonymy is discussed. The rank of some groups is lowered from generic to subgeneric because it is impossible to give them diagnoses for imago. Some poorly known Oriental groups are not discussed.