

Бесплатно

ОРДЕНА ТРУДОВОГО КРАСНОГО ЗНАМЕНИ
ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ АКАДЕМИИ НАУК СССР

На правах рукописи

НОВИКОВА
Евгения Александровна

УДК 595.734(47+57)

**ПОДЕНКИ СЕМЕЙСТВА ВАЕТИДАЕ (ЕРНЕМЕРОПТЕРА)
ФАУНЫ СССР**

03.00.09 — ЭНТОМОЛОГИЯ

А В Т О Р Е Ф Е Р А Т
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

ЛЕНИНГРАД
1987

Работа выполнена в Ленинградском ордена Ленина и ордена Трудового Красного Знамени государственном университете имени А. А. Жданова.

Научные руководители:

доктор биологических наук, профессор В. П. ТЫЩЕНКО
кандидат биологических наук, доцент А. К. БРОДСКИЙ

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук, старший научный сотрудник
Института биологии внутренних вод АН СССР А. И. ШИЛОВА
кандидат биологических наук, научный сотрудник ЗИН АН СССР
Л. А. ЖИЛЬЦОВА

Ведущее учреждение: Палеонтологический институт Академии наук СССР, лаборатория членистоногих.

Защита диссертации состоится « 8 » апреля 1988 г. в 13.00 часов на заседании специализированного совета Д 002.63.02 по защите диссертаций на соискание ученой степени доктора наук при Зоологическом институте АН СССР по адресу: 199034, Ленинград, Университетская наб., 1.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Зоологического института АН СССР.

Автореферат разослан « 25 » февраля 1988 г.

Ученый секретарь
специализированного совета
кандидат биологических наук

 Н. А. ПЕТРОВА

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность проблемы. Семейство Baetidae является самым крупным из 20 семейств отряда поденок (Ephemeroptera) и, в то же время, это наиболее трудная и слабо изученная группа поденок в фауне СССР.

Личинки бэтид обитают в разнообразных по условиям пресноводных водоемах и имеют широкий спектр морфоэкологических адаптаций. Обычно они многочисленны в водоемах, играют большую роль в трофических цепях, являясь в основном детрито- и фитофагами, служат кормом многих рыб, в том числе ценных промысловых (молодь лососей, хариус и др.). В связи с этим детальное изучение бэтид оказывается необходимым при исследовании кормовой базы лососевых рыб и решении других вопросов, связанных с исследованием фауны пресных вод. Имеются данные о том, что личинки поденок могут служить промежуточными хозяевами некоторых видов паразитических червей. В последние годы определились перспективы использования личинок поденок, в том числе бэтид, как индикаторов чистоты вод.

Несмотря на важную роль в природе и для человека, семейство Baetidae остается недостаточно изученным как в мире, так и на территории СССР: лишь западноевропейские виды изучены вполне удовлетворительно, в последнее десятилетие начато изучение бэтид в Северной Америке. На территории СССР до настоящего времени были отмечены 25 видов, известных в основном из Западной Европы, и описаны ещё 42 вида бэтид. При этом 24 вида были описаны по одной стадии развития — по личинкам или по имаго, а для 5 видов имаго описаны под одним названием, личинки — под другим.

Недостаточно разработаны признаки, по которым виды объединяются в роды, в семействе многие роды являются явно сборными группами: *Centroptilum*, *Baetis*, *Pseudocloeon*, *Procloeon* и др. Недостаточная изученность бэтид обусловлена их мелкими размерами, сходством видов между собой, однообразием признаков и в разной степени выраженной тенденцией к редукции многих деталей строения имаго (редукция заднего крыла, поперечных жилок переднего крыла, наружных частей гениталий), у личинок нередко редуцируется парацерк.

Таким образом фауна Baetidae СССР изучена недостаточно:

сведения о видах, для которых известны личинки и имаго, нередко фрагментарны, ещё не все виды описаны, многие известны только по одной стадии развития, отсутствуют удовлетворительные определительные таблицы, не разработаны критерии оценки признаков, удобных для разграничения родов и видов.

Цель и задачи исследования. Целью работы было изучение видов бэтид фауны СССР. В связи с этим решались следующие задачи: изучение морфологических признаков имаго и личинок бэтид на основе их достоверной ассоциации путем выведения имаго из личинок; выделение диагностически значимых морфологических признаков; выявление филогенетически важных этологических признаков; составление полного видового списка бэтид фауны СССР. При решении этих задач вполне естественными явились попытки выяснения филогенетических связей между представленными в СССР палеарктическими группами бэтид, выяснение закономерностей географического распространения видов и групп видов, составление определительных таблиц для имаго и личинок бэтид фауны СССР.

Научная новизна. Описано 15 новых для науки видов и 3 подвида. Для 65 видов путем выведения достоверно ассоциированы личинки и имаго. На основании ассоциации названия 8 видов сведены в синонимы и для 11 видов описаны ранее неизвестные стадии. Впервые для СССР указываются 5 видов, известных ранее из Западной Европы или Юго-Восточной Азии. В результате проведенной ревизии видов на территории СССР зарегистрирован 81 вид бэтид.

Обнаружены новые диагностические признаки имаго и личинок, впервые для бэтид выявлено значение этологических признаков для систематики, на их основании проведена ревизия палеарктических родов бэтид (все они представлены в СССР), в результате которой вместо 10 родов выделяются 3 рода и внутри них 14 подродов. Для родов даются диагнозы, а для подродов и групп близкородственных видов - характеристики по личинкам и имаго. Составлена и обоснована филогенетическая схема палеарктических групп бэтид. Проанализированы закономерности географического распространения некоторых групп бэтид и отдельных видов, для некоторых из них составлены карты ареалов. Составлены определительные таблицы родов и видов бэтид фауны СССР по личинкам и имаго. Сделаны рисунки деталей строения и окраски для большинства изученных видов.

Теоретическая и практическая ценность работы. Результаты исследования являются вкладом в изучение поденок фауны СССР, а филогенетические построения представляют также интерес при изучении всего семейства *Baetidae*. Новая система родов и подродов палеарктических бэтид, предлагаемая в диссертации, необходима для таксономического исследования и составления определительных таблиц видов этого семейства. Точный диагноз бэтид имеет значение при изучении пресноводных биоценозов и кормовой базы промысловых рыб.

Публикации и апробация результатов. По теме диссертации опубликовано 5 работ. Материалы диссертации докладывались на совместном заседании кафедры и лаборатории энтомологии Ленинградского государственного университета (апрель 1986 г., апрель 1987 г.), на заседании Ленинградского отделения Всесоюзного энтомологического общества в Зоологическом институте (март 1986 г.), на научном семинаре лаборатории систематики насекомых Зоологического института АН СССР (май 1987 г.).

Структура и объем работы. Основная часть диссертации состоит из ВВЕДЕНИЯ, семи глав и ВЫВОДОВ, изложена на 141 страницах машинописного текста. Диссертация содержит 60 листов рисунков. Список цитированной литературы из 104 названий (из них 76 - иностранные) занимает 12 страниц. ПРИЛОЖЕНИЕ объемом 56 страниц включает перечень исследованного материала по 78 видам бэтид фауны СССР и определительные таблицы родов и видов по личинкам и имаго.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

ВВЕДЕНИЕ

Обоснована необходимость изучения бэтид фауны СССР.

Глава I. ЛИТЕРАТУРНЫЙ ОБЗОР

I. История изучения семейства *Baetidae*.

Линней делил всех поденок на две группы по числу церков имаго: виды с тремя хвостовыми нитями и виды с двумя хвостовыми нитями. Далее и до 50-х годов 20-го века другими авторами совершенствовалась система поденок, в том числе бэтид, для которых были выделены роды *Cloeon* Leach, 1815, *Baetis* Leach, 1815, *Callibaetis* Eaton, 1883-85, *Centroptilum* Eaton, 1869,

Pseudocloeon Klapálek, 1905, *Acentrella* Bengtsson, 1912, *Procloeon* Bengtsson, 1915, *Pseudocentroptilum* Bogoescu, 1950 и т.д., при использовании следующих основных признаков: наличие или отсутствие заднего крыла или его уменьшенные размеры, число (1 или 2) интеркалярных жилок переднего крыла, окраска тела и глаз, строение гениталий и др. В настоящее время деление на роды по-прежнему осуществляется на основании этих же признаков, хотя в действительности признаки, основанные на редукции крыльев и частей гениталий, не характеризуют родство видов. Названные выше роды по-прежнему считаются отдельными родами, несмотря на сомнения ряда исследователей в правомерности их выделения.

Опубликованы интересные ревизии западноевропейских видов рода *Baetis* (Müller-Liebenau, 1969) и рода *Centroptilum* (Keffermüller, Sowa, 1972). Во многом правильными являются взгляды Р.С.Казлаускаса (Kazlauskas, 1972) на структуру родов и подродов палеарктических бэтид.

2. Изучение поденок семейства *Baetidae* в СССР.

Значителен вклад отечественных ученых О.А.Черновой, К.А.Бродского, Р.С.Казлаускаса, Н.Ю.Клюге и зарубежных исследователей в изучение фауны бэтид СССР. Новым этапом в этой работе является ассоциация личинок и имаго путем выведения, начатая и планомерно осуществляемая Н.Ю.Клюге. Однако имеющаяся литература по бэтидам фауны СССР явно недостаточна и не соответствует современному уровню требований систематики.

Глава II. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал. Изучались личинки и имаго бэтид из коллекций ЗИН АН СССР (сборы Л.А.Жильцовой и других), из коллекции кафедры энтомологии ЛГУ (сборы Н.Ю.Клюге) и кафедры энтомологии МГУ (сборы О.А.Черновой и других). Собственные сборы проводились в 1976-86 годах в Ленинградской, Белгородской, Оренбургской областях, Коми АССР, Таджикистане. Кроме того, изучался материал из районов Кавказа, Казахстана, Средней Азии, Таймырского АО, Восточной Сибири, Дальнего Востока. Почти половина изученных имаго была выведена из личинок. Просмотрены более 3000 личинок, более 1000 имаго и 500 субимаго. Работа

проводилась на кафедре энтомологии ЛГУ во время аспирантуры.

Методики. Сбор имаго и личинок поденок проводился по общепринятым методикам с учетом конкретных условий. Для выведения взрослых бэтид из личинок использовался садок конструкции Н.Клюге, Е.Новиковой (Удостоверение на ращепроложение от 27.II.1986, выданное Ленгосуниверситетом). Поведение личинок поденок изучалось в полевых и лабораторных условиях. Для определения бэтид до вида приготавливались постоянные или временные препараты.

Глава III. ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА СЕМЕЙСТВА

В главе дается характеристика семейства по признакам личинок и имаго. Имаго *Baetidae* специализировались по пути диптеризации и уменьшения размеров тела (подобное наблюдается в некоторых других семействах поденок). Однако строение груди, лапок, жилкование крыльев, а также строение гениталий и глаз самцов бэтид отличают их от других поденок и свидетельствуют о филогенетической целостности семейства. Не встречаются у других поденок и такие признаки личинок, как сближенные основания волосков на хвостовых нитях, строение простеки, удлиненные глоссы и параклоссы. Однако в определительных таблицах личинки бэтид отделяются от других семейств по признакам, характерным для отдельных родов, а не для семейства в целом.

В настоящее время нет возможности провести более или менее полную ревизию родов семейства *Baetidae*, так как богатая и разнообразная внепалеарктическая фауна этого семейства изучена ещё крайне плохо. Все виды фауны СССР распадаются на 3 крупные естественные группы, которые мы считаем родами - *Cloeon*, *Baetorus* и *Baetis*. Более дробное деление на роды кажется нам неоправданным, так как при этом многие роды оказываются с недостаточно четкими диагнозами, что должно приводить к номенклатурной путанице. Сохранение ранее выделенных формальных родов также не целесообразно, поскольку нами обнаружено достаточно много новых признаков для того, чтобы попытаться построить естественную систему.

Глава IV. СИСТЕМАТИКА ПАЛЕАРКТИЧЕСКИХ РОДОВ СЕМЕЙСТВА BAETIDAE

На основании ряда традиционных и новых морфологических

признаков с учетом некоторых эволюционных признаков (плавательные движения, подвижность жабр) нами выделяются три палеарктических рода семейства бэтид: *Vaetopus*, *Cloeon*, *Vaetis*. Для личинок и имаго каждого рода дается диагноз и перечисляются подроды и входящие в них виды фауны СССР. Для подродов даются характеристики по личинкам и имаго, для новых видов дается описание, обсуждается систематическое положение, приводится характеристика условий обитания и распространение.

1. Род *Vaetopus* Keffermüller, 1960

Типовой вид: *Vaetopus wartensis* Keffermüller, 1960. Род выделяется на основании признаков личинки (булавовидные максиллярный и лабиальный щупики, строение пателло-тибиального шва на голени, неподвижные жабры и др.) и имаго (высота груди, способ слияния парасидных швов среднеспинки, строение гениталий, строение головы самки и др.). В составе рода подрод *Vaetopus* Keff. (в СССР - I вид) и подрод *Raptovaetopus* Müller-Liebenau, 1978, считавшийся ранее отдельным родом (в СССР - I вид).

2. Род *Cloeon* Leach, 1815

Типовой вид: *Ephemera diptera* Linnaeus, 1761.

Род выделяется на основании признаков личинок (строение мандибул, максиллярного и лабиального щупиков, пателло-тибиального шва на голени, коготков, жаберных листков, хвостовых нитей, способа укладки субимагинальных форцепсов под экзвием личинки, подвижные жабры и др.) и имаго (высота груди, расположение парасидных швов, строение гениталий самца, головы самки и др.).

В этот род мы помещаем виды, относимые прежде к родам *Cloeon*, *Centroptilum* и *Procloeon*. Обсуждается непригодность признаков (наличие или отсутствие заднего крыла, пропорции лапки имаго и др.), по которым ранее разделялись эти роды.

На основании сходства ряда признаков у личинок и имаго нами выделяются 6 подродов (в скобках - количество видов в СССР): *Cloeon* Leach, 1915, (4); *Centroptilum* Eaton, 1869, (2); *Similicloeon* subgen. n., (2); *Mesocloeon* subgen. n. (3); *Procloeon* Bengtsson, 1915, (8); *Centroptilonotum* Kazlauskas, subgen. n. (1).

Виды, относимые прежде к *Procloeon* близки по признакам личинок и имаго к группе *pennulatum* рода *Centroptilum*, вследствие чего мы объединяем их, придавая им ранг подрода. После вынесения группы *pennulatum* из рода *Centroptilum*, в нем остается группа *luteolum*, которую мы относим к подроду *Centroptilum*. Однако подродовая принадлежность многих внепелеарктических (американских, африканских и южноазиатских) видов, относившихся прежде к *Centroptilum* остается неясной.

Род *Cloeon* в принимавшемся прежде объеме так же является гетерогенной группой, поэтому его следует разделить на два подрода: *Cloeon* (включающий группу *dipterum*) и *Similicloeon* subgen. n. (включающий группу *simile*). Кроме того, нами выделяется особый подрод *Mesocloeon* subgen. n., промежуточный по своим признакам между *Similicloeon* и *Procloeon*.

3. Род *Baetis* Leach, 1815

Типовой вид: *Ephemera fuscata* Linnaeus, 1761.

Род выделяется на основании признаков личинок (строение мандибул и других ротовых органов, пателло-тибиального шва и коготков, отсутствие шпиков на боковых краях брюшка, одиночных неподвижных жабр, имеющих ребро на переднем и заднем крае и др.) и имаго (невysокая грудь, парные интеркалярные жилки, строение гениталий самца и головы самки).

В этот род мы помещаем виды, относившиеся прежде к родам *Baetis*, *Pseudocloeon*, *Acentrella*, *Baetiella*, которые разделялись ранее по имаго степени редукции задних крыльев и по личинке наличием или отсутствием парацерка и некоторыми другими признаками. Как теперь установлено, задние крылья редуцируются независимо в разных, порой далеких друг от друга, группах *Baetis*: *Labiobaetis*, *Acentrella* и др.

Мы разделяем род на 6 подродов: подрод *Baetis* Leach, 1815 включающий группы видов *vernus* (8), *transiliensis* (2), *ursinus* (I вид с 2 подвидами), *buceratus* (1), *rhodani* (13), *pseudothermicus* (1), *lutheri*) (5 видов, из них *B. petrovi* с 3 подвидами); подроды *Acentrella* Bengtsson, 1912 (12), *Baetiella* Ueno, 1931 (2), *Takobia* subgen. n. (1), *Nigrobaetis* Kazlauskas, subgen. n. (9), подрод *Labiobaetis* subgen. n., включающий группы *atrebatinus* (с I видом с 2 подвидами), *propinquus* (2), *desertus* (1). При этом виды, относимые прежде к роду *Pseudo-*

cloeon, попадают частью в подрод Acentrella, частью в подрод Baetiella.

Глава V. РАЗНООБРАЗИЕ И ЭВОЛЮЦИЯ ПЛАВАТЕЛЬНЫХ И ДЫХАТЕЛЬНЫХ ДВИЖЕНИЙ ЛИЧИНОК

Этологические признаки личинок бэтид (способы плавания, дыхательные движения и другие) тесно связаны с филогенией. В некоторых случаях они более четкие и стабильные, чем иные морфологические признаки, и могут быть использованы для диагностики видов, в том числе по живым личинкам (Клюге, Новикова, Бродский, 1984).

Способы плавания. Личинки бэтид плавают двумя основными способами - с вытянутыми назад ногами (роды *Vaetopus*, *Cloeon*, многие *Baetis*, обитающие в стоячих или медленно текущих водах и приспособленные к активному плаванию) и со свободно свисающими ногами (подроды *Acentrella*, *Baetiella*, группа *ursinus* рода *Baetis*, обитающие на каменистом грунте потоков и приспособленные к удержанию на поверхности камней на течении). Способ плавания и морфология личинок взаимосвязаны.

Позы пассивного погружения. Для большей части видов свойственно парашютирование с разведенными ногами и хвостовыми нитями, для другой - падение в компактной позе, когда ноги и хвостовые нити прижаты к телу.

Дыхательные движения. Подвижность жабр является существенным систематическим признаком. Среди палеарктических родов бэтид лишь виды рода *Cloeon* обладают подвижными жабрами, которые ритмичными колебаниями создают ток воды вокруг тела личинки и тем самым обеспечивают дыхание. Малоподвижными жабрами обладают виды рода *Baetis*, личинки их обитают в текущих водах, где обычно достаточно кислорода. Однако, оказавшись в стоячей воде с недостаточным содержанием кислорода, они совершают дыхательные движения из стороны в сторону брюшком (*Baetis rhodani*, *B. vernus* и др.) или всем телом (*Baetis muticus* и др.). В других группах поденок такие движения не обнаружены.

Наиболее древним и исходным для других типов плавания было передвижение при помощи брюшка с вытянутыми назад ногами, характерное для личинок "сифлуноидного" облика, имеющих удлиненное брюшко, обтекаемое тело, недлинные опушенные хвостовые

нити, образующие хвостовой плавник. Такие личинки принадлежат к современному семейству Siphonuridae, личинки такого же облика известны из мезозоя (Mesobaetis, Ephemeroptis и др.).

Личинки рода Cloeon имеют сходный с сифлонуридами образ жизни и габитус тела, обладают наибольшим среди палеарктических родов бэтид числом примитивных признаков, их способы плавания и дыхания наиболее близки к исходным.

Личинки подродов Acentrella и Baetiella из рода Baetis в связи с переходом к донному образу жизни приобрели новые адаптивные черты и утратили исходную способность к свободному быстрому плаванию.

Анализ этологических и морфологических признаков позволяет считать, что свободноплавающие предки бэтид были обитателями стоячих или медленно текущих вод и были приспособлены к недостатку кислорода благодаря подвижным жабрам с густой трахеей и тонкими краями. Такие жабры встречаются в большинстве крупных систематических групп поденок, тогда как малоподвижные жабры имеются лишь в отдельных специализированных группах. При адаптации личинок к жизни в быстрых потоках жаберные листки утратили свою подвижность независимо в разных группах реофильных видов: Ameletus (Siphonuridae), Isonychia (Isonychiidae), Baetis (Baetidae), у наиболее реофильных Heptageniidae.

Глава VI. ФИЛОГЕНИЯ СЕМЕЙСТВА БАЕТИДАЕ

При обсуждении родственных связей¹⁶ Baetidae используются морфологические признаки как некоторые традиционные (парные или одиночные интеркалярные жилки переднего крыла, строение гениталий и др.), так и найденные нами новые: положение субимагинальных форцепсов под экзувием личинки последнего возраста, строение головы, груди, ног личинки и имаго и другие, а также подвижность жабр. Для каждого рода имеется свой набор апоморфных признаков, свидетельствующий о монофилетическом происхождении каждого из них. Родственные связи трех родов пока неясны. Возможно, роды Cloeon и Baetis имеют некоторое родство, что отразилось в сходстве некоторых признаков Cloeon и примитивных Baetis (подроды Nigrobaetis и Takobia). В роде Cloeon наиболее специализированным является подрод Cloeon, личинки которого адаптированы к жизни в стоячих водое-

Что же означает такая схема:
 разделение единого ветвления на
 морфологическую ~~структуру~~ ^{структуру} или
 схему ~~дифференциации~~ ^{дифференциации} ~~групп~~
 по местобитанию?

Условия
 обитания
 личинок

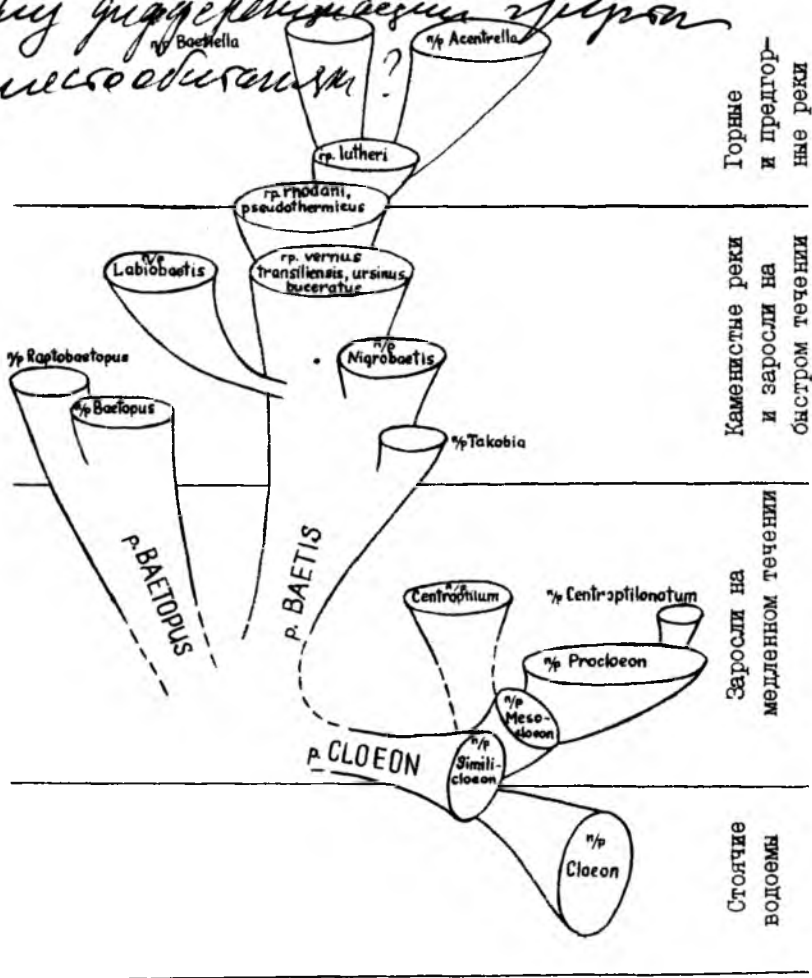


Рис. 1. Схема филогенетических связей палеарктических групп в семействе Baetidae.

мах. В роде *Baetis* эволюция шла по пути перехода от жизни в зарослях растений к обитанию под камнями в потоке. В эволюционном ряду *Takobia-Nigrobaetis-Labiobaetis-Baetis-Acentrella* прослеживается видоизменение ротового аппарата, габитуса, способов движения и других признаков.

На рис. I изображена схема филогении палеарктических родов, подродов и групп видов семейства *Baetidae*, связанная с характером заселяемых личинками биотопов.

Глава УП. ЗАКОНОМЕРНОСТИ ГЕОГРАФИЧЕСКОГО РАСПРОСТРАНЕНИЯ

Родовой состав семейства *Baetidae* в Палеарктике относительно беден, из более чем 20 родов мировой фауны в Палеарктике представлено лишь 3 рода, причем 2 из них - *Cloeon* и *Baetis* - имеют почти всесветное распространение.

Характер распространения ряда конкретных видов, групп видов и подродов тесно связан с экологическими особенностями личинок. Виды, личинки которых приурочены к стоячим или медленно текущим водам, имеют ареалы, вытянутые преимущественно в широтном направлении (роды *Cloeon*, *Baetopus* и многие *Baetis*). Среди них имеется голарктический вид *Baetis* (B.) *propinquus*, циркумполярный *Baetis* (B.) *masani* и более десяти транспалеарктических видов. Виды специализированных горных групп (*Acentrella*, *Baetiella*, многие *Baetis*) имеют иной характер распространения: фауна Западной Палеарктики резко обособлена от фауны Восточной Палеарктики - в этом наблюдается сходство с географическим распространением горных представителей семейства *Heptageniidae*.

ВЫВОДЫ

I. Такие традиционно используемые до сих пор признаки, как отсутствие или наличие заднего крыла имаго или парацерка личинки, для деления родов в семействе *Baetidae* применять не следует. Использование этих признаков приводит к тому, что явно близкие виды, различающиеся по этим признакам, попадают в разные роды, а явно неродственные виды оказываются в одном роде. Вследствие этого роды *Cloeon*, *Centroptilum*, *Baetis*, *Acentrella*, *Pseudocloeon* являлись сборными группами. Редук-

ция заднего крыла имаго или парацерка личинки происходит независимо в разных группах и не отражает родственных связей между родами.

2. Выявлены новые диагностически значимые признаки строения имаго (пропорции груди, расположение парапсидных швов среднеспинки, строение головы самки и др.) и личинок (строение и подвижность жабр, строение головы, груди, пателло-тибиального шва, коготка, концов церков и др.), которые позволяют установить таксоны родового и подродового ранга.

3. На основании выделенных признаков и некоторых традиционных признаков 10 палеарктических родов (*Cloeon*, *Centroptilum*, *Procloeon*, *Pseudocentroptilum*, *Baetopus*, *Raptobaetopus*, *Baetis*, *Acentrella*, *Baetiella*, *Pseudocloeon*) объединяются в 3 рода: *Baetopus* (= *Raptobaetopus*), *Cloeon* (= *Centroptilum*, *Procloeon*, *Pseudocentroptilum*) и *Baetis* (= *Acentrella*, *Baetiella*, *Pseudocloeon*), диагнозы которых даны по личинкам и имаго.

Внутри родов на основании общих признаков личинок и имаго выделены подроды: в роде *Baetopus* - 2 подрода (*Baetopus* и *Raptobaetopus*), в роде *Cloeon* - 6 подродов (*Cloeon*, *Centroptilum*, *Similicloeon* subgen. n., *Mesocloeon* subgen. n., *Procloeon*, *Centroptilonotum*), в роде *Baetis* - 6 подродов (*Baetis*, *Acentrella*, *Baetiella*, *Takobia* subgen. n., *Nigrobaetis* Kazl. subgen. n. и *Labiobaetis* subgen. n.). Кроме того, в подродах *Baetis* и *Labiobaetis* выделены, соответственно, 7 и 3 группы близкородственных видов, из них 6 групп - новые.

4. Описано 15 новых для науки видов и 3 подвида. Для 65 видов достоверно ассоциированы личинки и имаго. На основании выведения имаго из личинок названия 8 видов сведены в синонимы и для 11 видов описаны ранее неизвестные стадии развития. Впервые для СССР указываются 5 видов. В результате ревизии видов семейства *Baetidae* на территории СССР зарегистрирован 81 вид.

5. У личинок семейства *Baetidae* этологические признаки (способы плавания, дыхательные движения) взаимосвязаны с морфологическими признаками и экологией видов. Предки бэтид обитали в зарослях растений в стоячих или медленно текущих водах,

вели свободноплавающий образ жизни. Они имели подвижные жабры, способные к ритмическим колебаниям, обеспечивающим ток воды и, таким образом, дыхание в условиях недостатка кислорода. К исходному типу близки представители рода *Cloeon*.

В роде *Baetis*, представители которого более реофильны, чем *Cloeon*, эволюция определялась переходом к донному образу жизни под камнями в быстрых потоках. Так, в под родах *Acentrella* и *Baetiella* изменился габитус личинок, была утрачена исходная способность к быстрому плаванию. У личинок *Baetis* обладающих малоподвижными жабрами, выработались специфические дыхательные движения - латеральные качания брюшка или всего тела.

6. Выявлены филогенетические связи у палеарктических групп семейства *Baetidae*. В роде *Cloeon* наибольшим числом плезиоморфных признаков обладают виды под рода *Similicloeon*. От этой группы произошли с одной стороны *Cloeon*, а с другой стороны - *Mesocloeon*. Последний является предковой группой для *Procloeon* и *Centroptilonotum*. В роде *Baetopus* наиболее примитивным является под род *Baetopus*; у *Raptobaetopus* происходит специализация ротового аппарата, приспособление его к хищничеству. В роде *Baetis* в связи с переходом от лимнофильного к реофильному образу жизни ряд морфологических и этологических адаптаций был утрачен и приобретены новые адаптации. Род включает примитивные (сходные по ряду признаков с *Cloeon*) под роды *Takobia*, *Nigrobaetis* и специализированные - *Acentrella*, *Baetiella*.

7. В Палеарктике представлены всего лишь 3 рода из более чем 20 родов мировой фауны бэтид, из них *Cloeon* и *Baetis* имеют всеветное распространение. Распространение *Baetopus* изучено недостаточно.

8. У специализированных горных групп *Acentrella*, *Baetiella*, многих *Baetis* характер географического распространения сходен с таковым горных поденок семейства *Heptageniidae*: фауна Восточной Палеарктики резко обособлена от фауны Западной Палеарктики и имеет связи с фауной Неарктики.

Группы бэтид, связанные с равнинными водоемами (*Cloeon*, *Baetopus*, многие *Baetis*) имеют ареалы, вытянутые преимущественно в широтном направлении, среди них известны толарктичес-

кий вид *B. (B.) propinquus*, циркумполярный *B. (B.) masani* и ряд транспалеарктических видов.

ПРИЛОЖЕНИЕ

Для 78 видов бэтид фауны СССР приводится перечень исследованного материала.

Определительные таблицы для имаго и для личинок включают 78 видов бэтид из 3 палеарктических родов, представленных в фауне СССР.

По материалам диссертации опубликованы следующие работы:

- Новикова Е.А. Фауна и фенология поденок (Ephemeroptera) бассейнов Печоры и средней Вычегды // Животные - компоненты экосистем Европейского Севера и Урала. Сыктывкар. 1984. С. 21-31.
- Клюге Н.Ю., Е.А.Новикова, А.К.Бродский. Движения личинок поденок (Ephemeroptera) при плавании, дыхании и чистке // Зоол. журн. 1984. Т.63. Вып.9. С.1345-1354.
- Новикова Е.А. Новый вид поденки (Ephemeroptera, Baetidae) из Амура // Вестник ЛГУ. Сер. 3. 1987. Вып. I. (№3). С. 103-107.
- Новикова Е.А., Н.Ю.Клюге. Систематика рода *Baetis* (Ephemeroptera, Baetidae) с описанием нового вида из Средней Азии // Вестник зоологии. 1987. №4. С. 8-19.
- Новикова Е.А. Поденки группы *Baetis transiliensis* Brod. (Ephemeroptera, Baetidae) Средней Азии // Энтомол. обозрение. 1987. Т.66. Вып. 3. С. 572-577.

М-17353 . Подписано к печати 9. 12. 88 . Заказ 2675
Тираж 100 , формат бумаги 60x84 1/16, 1 печ.л. Бесплатно.
ПО - 3 "Ленуприздата".

191104 Ленинград, Литейный пр., дом № 55.