

Санкт-Петербургский государственный университет

НАСЕКОМЫЕ-ПОДЕНКИ (ОТРЯД ЭМЕМЕРОПТЕРА)

Методические указания
к лабораторным занятиям по курсу
"Систематика насекомых"

Часть I
ОБЩИЕ СВЕДЕНИЯ

Санкт-Петербург 1992

ЭРИКАТЕ ЛЮКАС
DR. WILLIAM L. BECKER

Утверждено на заседании
кафедры энтомологии

Составитель Н.Ю.Кляге
Рецензент доц.А.А.Добровольский

СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие	I
Строение личинок	2
Строение имаго и субимаго	7
Развитие	II
Питание	16
Географическое и биотопическое распространение	16
Геологическая история отряда	19
Направления эволюции поденок	20
Филогения поденок	24

НАСЕКОМЫЕ-ПОДЕНКИ (ОТРЯД EPHEMEROPTERA)

Методические указания к лабораторным занятиям по курсу
"Систематика насекомых"

Часть I. Общие сведения

ПРЕДИСЛОВИЕ

Отряд поденки (Ephemeroptera) включает более 2600 видов в мировой фауне. Он относится к классу Insecta, подклассу (или инфраклассу) Pterygota. На основании симплезиоморфного признака — отсутствия в основании крыльев механизма, обеспечивающего складывание крыльев в покое, поденки объединяются с отрядом стрекоз (Odonata) в парафилетический таксон Palaeoptera — древнекрылые. По особому типу метаморфоза, в котором имеются две крылатые стадии, отряд Ephemeroptera может быть противопоставлен всем прочим Pterygota, у которых в цикле развития всегда имеется лишь одна крылатая стадия. Отряд Ephemeroptera выделяется в отдельный надотряд Ephemeropteroides. Этот отряд и надотряд характеризуется целым комплексом апоморфных признаков и, бесспорно, является монофилетическим.

Представители отряда поденок сохраняют в своем строении некоторые древнейшие черты, утраченные другими современными крылатыми насекомыми. Благодаря своему особому положению в системе насекомых отряд поденок привлекает внимание исследователей, занимающихся вопросами происхождения и эволюции насекомых.

В цикле развития поденок наиболее важной стадией является личинка, поэтому характеристика отряда начинается с описания признаков личинок.

СТРОЕНИЕ ЛИЧИНОК (рис. I-20)

Форма тела личинок поденок самая разнообразная.

Голова гипогнатная (у примитивных представителей) или прогнатная. Имеется пара фасеточных глаз и три простых глазка. Антенны всегда примитивного строения, щетинковидные, с неопределенным количеством члеников (рис. 7). Ротовой аппарат грызущий (рис. I-6), либо в той или иной степени модифицированный, имеет следующие особенности. Форма мандибул такова, что задний (первичный) мышцелок находится значительно дальше от вершины мандибулы, чем передний (вторичный) мышцелок; такое же положение он имеет у первичнобескрылых насекомых, тогда как у большинства крылатых насекомых первичный и вторичный мышцелки находятся примерно на равном расстоянии от вершины мандибулы. Как у всех насекомых, у поденок мандибулы цельные, не расчлененные, но они в большей или меньшей степени сохраняют примитивную сложную форму (рис. 2, 3, 8, 9). На вершине мандибулы находятся зубцы или клыки: апикальный клык, являющийся непосредственным продолжением корпуса мандибулы, и субапикальный клык, неподвижно слитый с корпусом мандибулы, но отделенный от него более или менее заметным швом. Оба клыка зазубрены. Не исключено, что субапикальный клык произошел от подвижного членика. На внутреннем крае мандибулы непосредственно проксимальнее клыков имеется неподвижный, но отделенный швом придаток, называемый простека. Существует представление о том, что это рудимент мандибулярной лацинии, но можно предположить, что это лишь группа щетинок, слившихся в своих основаниях. Внутренне-проксимальный угол мандибулы образует обычно хорошо выраженную молу с теркообразной поверхностью; лишь у некоторых специализированных хищных видов мола подвергается редукции. Максиллы (рис. 4) состоят из короткого кардо и длинного членика, представляющего собой результат слияния стипеса и жевательных лопастей и несущего щупик. При различных модификациях ротового аппарата личинок поденок максиллы имеют очень различное строение и по-разному функционируют, но при этом у них всегда отсутствует расчленение на стипес, галеа и лацинию. Вероятно, такое строение максилл у всех современных поденок связано с какой-то древней, ныне утраченной

специализацией их общего предка. Гипофаринкс (рис.6), помимо непарной вентральной доли - лингвы имеет хорошо развитую дорсальную парную долю - суперлингву.

Из трех сегментов груди наиболее сильно развита среднегрудь, что связано с переднемоторностью имаго. Как и у имаго, криптостерния отсутствует, тазики ног расставлены. Зачатки крыльев направлены вершинами назад, верхней стороной дорсально и костальным краем латерально. Такое положение крыловых зачатков напоминает положение покоя крыльев новокрылых насекомых, тогда как взрослые поденки такого положения своим крыльям придать не могут. Положение крыловых зачатков личинок никак не связано с положением крыльев взрослых насекомых и эволюционирует независимо от него. У личинок примитивных ископаемых поденок сем. *Protetrismatidae* (рис.37) крыловые зачатки торчат в стороны (как распростертые крылья имаго), а в ходе дальнейшей эволюции они приобретали более компактное положение, поворачиваясь назад и срастаясь своим задним краем с задним краем нотума (рис.10). В некоторых продвинутых группах поденок (*Saenoides*, *Ephemeroelloidea* и др.) происходит дальнейшее слияние крыловых зачатков передних крыльев: они срастаются своими внутренними краями (соответс зующими наружному краю крыла) (рис.11,12). У *Proseripatometidae* эта тенденция к слиянию крыловых зачатков и нотума привела к тому, что зачатки передних крыльев и мезонотум слиты в сплошной грудной щит, прикрывающий сверху большую часть брюшка. Относительные размеры зачатков передних и задних крыльев соответствуют относительным размерам передних и задних крыльев имаго, так что зачатки передних крыльев всегда значительно (не менее чем вдвое) крупнее зачатков задних крыльев и у личинок последнего возраста полностью закрывают их. В случае полной редукции задних крыльев у имаго, личиночные зачатки задних крыльев у одних видов полностью отсутствуют, у других видов сохраняются в виде очень маленьких рудиментов.

Ноги всех современных личинок поденок имеют нерасчлененную лапку и один коготок; лишь у наиболее примитивных из них (сем. *Siphonuridae*) на лапке имеются слабо заметные следы сочленений (рис.13); наиболее обычное положение лапки - на одной прямой с голенью. На голени заметен рудиментарный косой прерывистый шов, отделяющий проксимальную часть - пателлу от собственно голени -

тиба. Обычно этот пателло-тибиальный шов хорошо развит на средних и задних ногах и недоразвит на передних ногах, иногда на всех ногах недоразвит, а в сем. *Beetidae* и у *Rhithrogena s. str.* (сем. *Heptageniidae*) одинаково хорошо развит на всех ногах.

Брюшко состоит из десяти сегментов. Все тергиты и I-IX стерниты цельные, X стернит состоит из пары склеритов - парапроктов (рис.16). IX стернит обычно с выступающей назад пластинкой - зачатком стилигера и форцепсов у личинки самца (рис.16) и постгени- тальной пластинкой у личинки самки (в сем. *Beetidae* эта пластинка у обоих полов не развита). На I-VII сегментах брюшка имеются парные подвижно приращенные придатки - тергалии, обычно называемые "трахейные жаберы", "жаберные листки" или "жаберные лепестки". В некоторых таксонах поденок тергалии первых и последних пар подвергаются редукции вплоть до полного исчезновения, так что остается не 7, а лишь 6 или 5 пар тергалий, в редких случаях (у некоторых тропических *Ephemeroelloides* 4 или 3 пары, а у южноамериканской *Murphiella neehami* Lest. тергалии редуцированы совсем. Тергалии приращаются по бокам заднего края тергита, почти всегда на дорсальной стороне тела (рис.14), лишь в редких случаях их основания вместе с боковым краем тергита смещены на вентральную сторону; у некоторых специализированных крышечножаберных личинок основания тергалий задних пар смещены вперед далеко от заднего края тергита, то же наблюдается у роющих личинок сем. *Ephemeridae*. Тергалии всегда имеют подвижное сочленение с телом, приращены к нему узким основанием и приводятся в движение тергалиальными мышцами, расположенными внутри сегмента (внутри самих тергалий мышцы отсутствуют) (рис.14). Тергалиальные мышцы являются самой латеральной группой мышц сегмента, находятся латеральнее дорсовентральных мышц и тянутся от основания тергалии наискось вперед и вентрально, к вентральной стенке сегмента - стерноплейриту. В случае очень мощного развития тергалиальных мышц их вентральное основание может выступать медиальнее дорсовентральных мышц. В некоторых случаях у каждой тергалии имеется лишь одна тергалиальная мышца (рис.14), в других случаях от основания каждой тергалии к стерниту тянется пучок из 2-4 параллельных мышц, которые могут работать как антагонисты. У личинок многих поденок тергалии способны к быстрым ритмическим колебаниям и используются ими для со-

здания тока воды вокруг тела личинки (подвижные тергалии). Такая способность создавать ток воды очень важна для обеспечения дыхания личинок, обитающих в стоячих водоемах, но не имеет практического значения для реофильных личинок, обитающих в быстрых потоках. У некоторых реофильных личинок тергалии также подвижные, у других они способны лишь к медленным движениям и не могут создавать ток воды (малоподвижные тергалии). Подвижность тергалий - важный систематический признак на уровне семейств, триб и родов. В целом характер мускулатуры и места прикрепления тергалий на брюшке личинок поденок соответствует мускулатуре и местам прикрепления крыльев на средне- и заднегруди взрослых *Pterygota*, так что тергалии, по всей видимости, являются сериальными гомологами крыльев. При этом пучек тергалиальных мышц соответствует сложно дифференцированному комплексу крыловых мышц прямого действия, включающему мышцы, идущие от субальярного, базальярного и аксиллярного склеритов к фурке, стерниту и плейриту.

Тергалии имеют вид пластинки, их форма и строение разнообразны. Как правило тергалия снабжена двумя склеротизованными ребрами - передним (идущим от основания по переднему краю или отступая от него) и задним (идущим от основания по заднему краю тергалии или отступая от него) (рис. I4), иногда эти ребра редуцированы. Внутри тергалии проходят более или менее развитые трахеи. В отличие от грудных крыльев, у которых трахеи проходят внутри склеротизованных жилок, в брюшных тергалиях личинок поденок трахеи проходят всегда независимо от склеротизованных ребер, так что настоящих жилок у тергалий нет. Функции тергалий разнообразны: у некоторых поденок они создают необходимый для дыхания ток воды, во многих случаях имеют значение как трахейные жабры (т.е. придатки, увеличивающие общую площадь поверхности тела и облегчающие газообмен), могут также выполнять роль органов прикрепления (у некоторых *Heptageniidae* и *Leptophlebiidae*) или защитных жаберных крышек. В ряде случаев тергалии, видимо, не выполняют никакой функции.

На конце X сегмента брюшка имеются 3 хвостовые нити - парацерк и непарный придаток - парацерк (рис. I5, I6). Парацерк развит у личинок большинства поденок (в том числе в тех таксонах, где у имаго парацерк редуцирован), лишь у личинок некоторых спе-

специализированных реофильных ридов и родов парацерк укорочен или рудиментарный (одночлениковый). Хвостовые нити обычно длинные, состоят из большого неопределенного числа члеников, которые постепенно утончаются и удлиняются от основания хвостовой нити к ее вершине. В основании хвостовой нити членики неясно разграничены, более четко выражено каждое 2-е сочленение, еще более четко каждое 4-е; в дистальной части все сочленения четкие. Это связано с непрерывным нарастанием числа члеников за счет деления пополам проксимальных члеников. Несмотря на различное происхождение церков и парацерка, их основания расположены на одном уровне, а строение и вооружение обычно сходные (за исключением случаев редукции парацерка).

Внешний половой диморфизм личинок поденок выражается в форме и размерах фасеточных глаз (в тех случаях, когда диморфизм в строении глаз выражен у имаго), в наличии зачатков форцепсов и пениса у личинок самца (рис.16) (за исключением случаев редукции этих зачатков у личинок *Beetidae* и их слияния в цельнокрайнюю пластинку у личинок *Svenidae*). У личинок *Svenidae* и *Tricorythidae* половой диморфизм выражается в утолщении проксимальной части хвостовых нитей у личинок самцов.

Во внутреннем строении личинок поденок имеются следующие особенности.

Кишечник прямой. Мальпигиевы сосуды многочисленные, каждый сосуд состоит из дистальной доли, закрученной в плоскую спираль (рис.17) или S-образно (рис.18, 19), и очень тонкого канала, который отходит от закрученного внутрь спирали конца дистальной доли и впадает либо непосредственно в кишку (на границе средней и задней кишки), либо в особые отростки кишки (рис.20).

Трахейная система всегда включает только одну пару хорошо развитых продольных трахейных стволов, другие продольные стволы отсутствуют. В френке трахейные стволы проходят вблизи оснований тергалей, от них отходят тергалиальные, дорсальные, вентральные, висцеральные и др. трахеи; в некоторых сегментах могут быть очень тонкие трахейные анастомозы.

СТРОЕНИЕ ИМАГО И СУБИМАГО

Стройные насекомые, крылья всегда развиты, длина переднего крыла примерно равна длине тела (исключение составляет один короткокрылый северосибирский вид); задние крылья, если имеются, не менее чем вдвое короче передних; на конце брюшка 2 или 3 многочлениковые хвостовые нити, которые обычно длиннее тела (иногда в несколько раз), реже (у самок и субимаго *Caenidae* и *Tricorythidae*) могут быть значительно короче тела.

Голова несет хорошо развитые глаза и глазки и рудиментарные антенны. В строении глаз обычно проявляется половой диморфизм: глаза самца значительно крупнее чем у самки и подразделены на два отдела: верхний и нижний (рис. 21, 22). У примитивных поденок это разделение лишь едва намечено (рис. 22), тогда как в некоторых специализированных семействах верхний отдел может быть сильно увеличен и видоизменен (торбанные глаза в сем. *Caetidae* и некоторых *Leptorhalebiidae* (рис. 26)). В некоторых таксонах наоборот, половой диморфизм глаз вторично утрачивается и глаза у самца такие же маленькие, как у самки. Все три простых глазка хорошо развиты, особенно крупными бывают латеральные глазки. Антенны маленькие, с щетинкообразным нерасчлененным жгутиком, либо его расчленение едва намечено.

Ротовой аппарат всегда отсутствует. То место, где он должен находиться, представляет собой впадину, ограниченную спереди нависающим в виде складки наличником. Из этой впадины выступают мигкие бугорки или довольно длинные отростки, лишенные мускулатуры. По своей форме и расположению эти выросты соответствуют частям ротового аппарата. Некоторые авторы принимали их за рудименты некогда существовавшего ротового аппарата предков поденок и на основании этого считали наиболее примитивными поденками таких, которые обладают наиболее крупными "рудиментами" ротового аппарата. В частности, на основании этого признака был выделен современный род *Palaeoamletus* Lestage (1940) с единственным гималайским видом *P. primitivus* (Traver, 1939). В действительности же выросты, торчащие из ротовой впадины, представляют собой не до конца рассосавшиеся ротовые части личинки. Наиболее крупные

размеры они имеют у тех специализированных поденок, у которых сокращен срок жизни имаго и в связи с этим метаморфоз проходит менее полно (Palingeniidae, Behningiidae).

Грудь имеет пропорции, характерные для переднемоторных насекомых: переднегрудь обычно небольшая, малоподвижно соединенная со среднегрудью; среднегрудь наиболее крупная, заднегрудь уменьшена, неподвижно слита со среднегрудью (рис.22). Одинаково хорошо развиты передняя и задняя пары грудных дыхалец: они очень крупные, имеют вид простых щелей с мембранозными краями (рис.22, Д1, Д2).

Среднегрудь поденок имеет следующие особенности. Скуто-скутеллярный шов (рис.22, ССШ) имеет вид неясного вдавления, таким образом скутум и скутеллум не разделены. Наиболее мощным швом на плейрите является не плейральный шов, а верхняя часть плейрального шва (от плейрального столбика до пересечения с паракосальным швом) и лежащая с ней на одной прямой передняя часть паракосального шва (рис.22, ПЛШ, ПКШ). Этот комбинированный шов придает жесткость плейриту в дорсовентральном направлении, тогда как нижний участок плейрального шва (от пересечения с паракосальным швом и кошкой) у поденок слабый, иногда почти не выражен. Фрагма между средне- и заднегрудью парная, правая и левая половины независимы от самого основания, при этом их передняя и задняя стенки всегда не срослись (лишь у самцов сем. *Ctenidae* произошло вторичное срастание правой и левой половины фрагмы). Вероятно, такое строение фрагмы связано с необходимостью линьки крылатого насекомого.

В крыловой мускулатуре среднегрудки (рис.23, 24) следует отметить, помимо перекрестной мускулатуры непрямого действия, также наличие обычно очень мощного опускателя крыла прямого действия T_{Sm3} . Эта мышца идет от субальярного склерита к фуркастерному. У насекомых других стрядов T_{Sm3} утрачена. Таким образом, в крыловом аппарате поденок сочетается мускулатура прямого и непрямого действия. В семействе *Ctenidae* происходит редукция T_{Sm3} , так что их мускулатура становится сутубо перекрестной мускулатурой непрямого действия. Передача движения с мезонотума на крыло у поденок осуществляется в основном не через передний крыловой выступ, а через задний крыловой выступ, к которому приращен 4-й ак-

аксиллярный склерит, в свою очередь подвижно приращенный к 3-му аксиллярному склериту, который неподвижно слит с базальной пластинкой крыла (рис.25).

В жилковании переднего крыла (рис.27) следует отметить сильно выраженную костализацию и наличие триад. Тесно связаны с корнем крыла обычно только Sc и R; обе эти жилки отходят от базальной пластинки и идут параллельно друг другу к переднему краю крыла до его вершины, обе они не ветвящиеся. Костальная жилка идет по краю крыла, прекостальное поле отсутствует. Всегда имеется дуговидная плечевая жилка, соединяющая основания C, Sc и R. Позади R лежат ветвящиеся и образующие триады RS, MA, MP. Все они, как правило, имеют тонкие, слабые, сходящие на нет основания около корня крыла (исключение составляют специализированные короткоживущие поденки - см. ниже). Триадный принцип жилкования (рис.29) выражается в том, что жилка ветвится дихотомически, а в ее развилке помещается интеркалярная жилка; если продольная жилка и обе ее ветви выпуклые, то интеркалярная жилка вогнутая, и наоборот. Таким образом обеспечивается чередование выпуклых и вогнутых жилок по всей поверхности крыла.

Заднегрудь в связи с уменьшением задних крыльев значительно меньше среднегруды, иногда совсем рудиментарная. Несмотря на то, что задние крылья во многих случаях не играют никакой роли при полете, заднегрудные крыловые мышцы, как правило, довольно хорошо развиты. Они могут сохраняться и в тех случаях, когда задние крылья полностью утрачены.

В покое крылья не складываются и не сдвигаются назад, обычно подняты вверх, реже распростерты в стороны.

Ноги стройные. Передние ноги самца сильно удлиненные (исключение составляют только *Oligoneurinae*), особенно вытянуты членики лапки, часто также голень. Передние ноги самца служат для удержания самки во время спаривания, которое происходит в полете.

Брюшко стройное, равномерно сужается от основания к вершине. Брюшные дыхальца обычно не развиты; если на некоторых сегментах имеются, то по размеру значительно уступают грудным. У самца IX стернит продолжается назад в виде пластинки - стилигера, который несет пару подвижных членистых придатков - гоностилей, или фор-

цепсов. Форцепсы приводятся в движение мышцами, находящимися в утолщенных латеральных частях стилигера, они служат для удержания конца брюшка самки во время копуляции. У большинства поденот: форцепс состоит из короткого первого членика, слитого с длинным вторым члеником, и двух подвижно приращенных вершинных члеников. В некоторых таксонах происходит уменьшение числа члеников, реже происходит вторичное увеличение числа вершинных члеников. От мембраны между IX и X стернитами отходит пенис. Парой изогнутых склеротизованных рук он приращен к заднебоковым углам IX стернита под стилигером. Пенис парный, его левая и правая доли могут быть полностью обособлены, либо в той или иной степени слиты в основании, иногда полностью слиты до самой вершины. Половые протоки парные, открываются на пенисе парой половых отверстий. Иногда пенис имеет простое строение, иногда сложное, с собственной мускулатурой и парными выдвижными шипами — титилляторами. Форма пениса крайне разнообразна и во многих таксонах служит надежным видовым признаком (рис.30-33, 36).

У самки IX стернит обычно продолжается назад в виде постгенитальной пластинки. Половые отверстия самки парные, открываются между VII и VIII стернитами брюшка. Обычно в этом месте не видно никаких морфологических образований, иногда бывает более или менее заметное утолщение. У некоторых *Leptophlebiidae* имеется непарный вторичный яйцеклад: мягкий трубковидный отросток заднего края VII стернита (рис.35).

Последний, X сегмент брюшка имеет нормально развитый цельный тергит, а его стернит имеет вид пары округлых мягких пластинок-парапроктов. От конца X сегмента отходят хвостовые нити — длинные утончающиеся к вершине церки с большим неопределенным числом члеников и такого же строения парацерк. Во многих таксонах парацерк редуцирован, но во всех случаях сохраняется хотя бы маленький одночлениковый рудимент (рис.30, 31, 34).

РАЗВИТИЕ

Поденки имеют особый тип метаморфоза, называемый архиметаболия, или прометаболия, и выражающийся в том, что имеется две крылатые стадии - неполовозрелое субимаго и половозрелое имаго, тогда как у всех остальных насекомых крылатая стадия может быть только одна.

Ранние возраста личинок поденок изучены лишь для небольшого числа видов. Из яйца вылупляется личинка, отличающаяся от личинок старших возрастов и поэтому иногда называемая личиночной, или ларвулой. Эта личинка первого возраста всегда лишена крыловых зачатков и брюшных тергалей, ее жгутики антенн, церки и парацерк состоят из небольшого числа члеников. Степень развития парацерка у нее не обязательно соответствует тому, что имеет место у зрелой личинки. Например, у личинок рода *Ereogon* (сем. *Heptageniidae*) имеется относительно длинный многочлениковый рудимент парацерка, тогда как у зрелых личинок рудимент парацерка становится очень маленьким, одночлениковым. У личинок сем. *Beetidae*, наоборот, парацерк не развит, тогда как у зрелых личинок он может быть такой же длины, как церки. Строение ротовых придатков, ног и других частей тела может также значительно различаться у личинок и личинок старших возрастов. Со второго или более позднего возраста появляются тергалей. При этом форма тергалей, их относительные размеры и количество могут существенно различаться у личинок разных возрастов. Например, в некоторых случаях превизорные тергалей бывают палочковидные, двухчлениковые, и развиты не на всех I-VII сегментах, а лишь на некоторых из них, и только с последующими линьками они превращаются в листовидные тергалей. В других случаях сразу появляются листовидные тергалей. Число члеников антенн и хвостовых нитей увеличивается с каждым возрастом. Как и у прочих насекомых с неполным превращением, в процессе развития личинки появляются крыловые зачатки, относительные размеры которых увеличиваются с каждой последующей линькой. Личинок, имеющих крыловые зачатки принято называть нимфами. Кроме того был предложен термин "наяды" для обозначения нимф поденок и стрекоз, чтобы подчеркнуть не свойственное большинству других *Hemimetabola* наличие резких морфологических различий между этими нимфами (т. е.

"наядами") и имаго. Степень развития половых придатков IX стернита самца (форцепсов и пениса) у личинок сильно различается в разных таксонах поденок. В некоторых случаях (например у *Ephemeriidae*) хорошо выраженные зачатки появляются почти одновременно с появлением зачатков крыльев и у зрелой личинки развиты почти так же, как у имаго. В других случаях (например в сем. *Saenidae*) даже у личинки последнего возраста наружные половые зачатки не выражены.

Вопрос о числе линек у личинок поденок мало изучен, так как лишь для немногих видов удалось проследить развитие от яйца до имаго. У *Cloeon simile* (сем. *Veetidae*) личинки, выведенные из яиц, отложенных одной самкой и развивавшиеся в одинаковых условиях, претерпевали от 21 до 30 линек. Так что по крайней мере у некоторых поденок число линек неопределенное. В то же время есть данные о том, что у других поденок число линек фиксированное, например описано 15 возрастов личинок у *Ephemera ignita*.

Процесс превращения личинки последнего возраста в крылатое субимаго представляет особый интерес, так как при этом в ходе одной линьки происходит не менее глубокое изменение строения тела, чем у многих *Holometabola*, но, в отличие от *Holometabola*, этот процесс не сопровождается состоянием покоя. В отличие от *Holometabola*, у поденок все придатки субимаго развиваются непосредственно из соответствующих придатков личинки. Ноги субимаго закладываются внутри покровов ног личинки таким образом, что бедра, голень, лапка и коготки субимаго закладываются внутри покровов соответственно бедра, голени, лапки и коготка личинки, а мышцы субимаго образуются в результате преобразования соответствующих мышц ног личинки. Благодаря этому насекомое сохраняет подвижность в продолжении всего периода перед линькой и после нее, обездвиживаясь лишь на короткий момент во время сбрасывания личиночной шкурки. Такое прямое превращение происходит несмотря на то, что ноги личинки могут по своей форме, размерам и пропорциям члеников очень резко отличаться от ног крылатого насекомого. Личинки последнего возраста, готовящиеся к линьке на субимаго, утрачивают способность питаться, так как у них происходит рассасывание мускулатуры ротовых частей и атрофия пищеварительной системы. Тер-

галиальные мышцы, наоборот, остаются функционирующими до линьки и тергалии могут создавать необходимый для дыхания ток воды вплоть до того момента, когда они обрываются и сбрасываются вместе с личиночным экзусием. Рассасывание тергалиальных мышц происходит лишь на стадии субимаго (это относится и к видам с малоподвижными, не функционирующими тергалиями).

При превращении личинки в субимаго происходят не только резкие морфологические изменения, но и резкая смена сред обитания: личинка часто не приспособлена даже к кратковременному пребыванию вне воды, тогда как субимаго, наоборот, способны жить только в воздушной среде и, случайно попав в воду, намокают и гибнут, не будучи в силах оторвать от воды крылья. Чаще всего личинки линяют на субимаго на поверхности воды, где личинка либо свободно плавает, либо держится за выступающий из воды предмет. Перед самой линькой под отслоившейся кутикулой личинки скапливается газ, который позволяет личинке держаться на плаву. Линька в этом случае происходит очень быстро, за несколько секунд или почти мгновенно. Раскрывающаяся по спинному шву личиночная шкурка плавает, как лодка, и субимаго успевает взлететь с нее до того, как вода захлестнет и утопит эту шкурку. Быстрая линька особенно важна для личинок, обитающих в бурных горных потоках. Личинки некоторых поденок (сем. Siphonuridae, Isonychidae, Baetiscidae) для линьки на субимаго вылезают из воды по торчащим из воды предметам, но поднимаются не так высоко над водой, как это делают личинки стрекоз и веснянок, так как двигаться вне воды эти личинки поденок могут лишь с большим трудом. Видимо, такой способ линьки вне воды является примитивным для поденок. У некоторых специализированных реофильных поденок из сем. Heptageniidae линька происходит под водой.

Субимаго. Эта стадия развития по своему строению очень сходна с имаго. Крылья субимаго по размеру, форме и жилкованию абсолютно идентичны крыльям имаго. Субимаго отличается от имаго следующими особенностями. Тело в большей части покрыто микротрихиями — равномерно и густо расположенными мелкими (порядка 0,01 мм) щетинками. Крылья всегда сплошь покрыты микротрихиями, благодаря чему выглядят замутненными. По этому признаку можно отличить суб-

имаго от имаго, так как у имаго поверхность крыльев всегда голая (но иногда крылья бывают окрашены или замутнены). Первичные и вторичные половые признаки у самцов субимаго выражены менее сильно, чем у имаго: форцепсы и пенис меньше, часто иной формы, передние ноги и хвостовые нити не так сильно удлиннены, турбанные глаза (у *Baetidae*) не такие крупные. По форме груди субимаго почти не отличаются от имаго, но склеротизация груди у них иная, границы склеритов у субимаго и имаго могут не соответствовать.

Иногда бывают и другие морфологические отличия субимаго от имаго. Принципиальным является то, что субимаго являются неполовозрелыми, что и заставляет рассматривать их как особую стадию развития.

Субимаго не питается, развитие субимаго продолжается чаще всего около суток, но при высокой температуре может сокращаться до нескольких часов, а при низкой - удлиняться до нескольких дней. У некоторых поденок срок развития субимаго сокращен до нескольких минут (*Saenidae*), а у самцов поденок с нефункционирующими ногами у имаго - до нескольких секунд (у самок таких поденок линька субимаго на имаго утрачена).

Линька субимаго на имаго происходит на каком-либо субстрате. При этой линьке сбрасывается вся кутикула, включая покровы крыльев (исключение составляют некоторые короткоживущие поденки).

"Биологический смысл" стадии субимаго отсутствует. Эта стадия, как и имаго, не питается, но, в отличие от имаго, не размножается, летает хуже чем имаго (так как имеет более тяжелые и более мягкие крылья, которым предстоит еще раз линять). Из-за неспособности складывать крылья субимаго не могут прятаться в укрытия. Так что субимаго - наименее приспособленная к выживанию стадия в развитии поденок. На стадии субимаго поденки часто гибнут, не оставив потомства: поедаются хищниками, сбиваются ветром в воду и там тонут, и т.п. Линька субимаго на имаго представляет трудности, часто поденки гибнут из-за того, что шкурка застревает на крыльях и такое имаго не способно летать, а, следовательно, и спариваться. В то же время субимаго нельзя рассматривать как промежуточную стадию, необходимую для превращения личинки в имаго, так как морфологически субимаго почти не отличается от имаго. Все это заставляет считать, что субимаго - не имеющая никакого адаптивного значения реликтовая стадия развития, унаследованная

поденками от древнейших крылатых насекомых и утраченная всеми остальными Pterygota.

Имаго. Основной функцией имаго является расселение и размножение. Крылатые поденки могут довольно далеко, на много километров, улетать от мест выплода. В горных потоках так же важен компенсаторный полет — полет крылатых насекомых вверх по течению, компенсирующий постоянный снос личинок вниз по течению.

Встреча полов и спаривание происходит в воздухе. Самцы роятся, т.е. летают, держась примерно на одном месте и при этом иногда собираясь более или менее густыми скоплениями. У многих видов поденок роящиеся самцы совершают характерные танцы: взлетают вверх, а затем парашютуют, держа крылья V-образно, расставив под углом хвостовые нити и вытянув вперед длинные передние ноги. У других видов роящиеся самцы летают горизонтально зигзагообразно.

В большинстве своем поденки обоеполе, но у некоторых видов встречаются партеногенетические пидуляции, состоящие из одних самок.

При откладке яиц самка в большинстве случаев просто бросает яйца в воду, летая низко над водой или садясь на ее поверхность. У видов рода *Baetis* (сем. Baetidae) самки для откладки яиц забираются под воду, делают плоские кладки на нижней поверхности камней и там же погибают.

Яйца поденок обычно очень мелкие, овальные. Поверхность хориона может быть гладкой, либо с характерной скульптурой. В некоторых случаях на поверхности яиц имеются якорьки, или арканчики, различных конструкций. В исходном положении они скручены компактно уложены на яйце, но способны приклеиваться к поверхности другого яйца и, раскручиваясь, превращаться в длинную нить. Такие нити соединяют яйца, сброшенные в воду одной самкой, в единый рыхлый комок.

У видов подрода *Cloeon s.str.* (сем. Baetidae, род *Cloeon*) наблюдается живорождение.

Общая продолжительность цикла развития у поденок такая же, как у большинства насекомых: в умеренных широтах большая часть поденок дает одно или два поколения в год. У некоторых поденок (например, в сем. Ephemeridae) развитие продолжается два года.

Среди поденок есть как моновольтинные, так и поливольтинные виды. Вылет крылатых насекомых у разных видов может происходить либо равномерно в течение всего года, либо в течение всего теплого времени года, либо в какой-то более или менее короткий период. Английское название поденок "mayflies" подразумевает, что поденки должны летать непременно весной. Однако на самом деле разные виды поденок летают в разное время, с ранней весны до поздней осени. Зимуют либо личинки в активном состоянии, либо яйца.

ПИТАНИЕ

Питающейся стадией у поденок являются только личинки. В большинстве своем они не специализированы в отношении пищи и употребляют различные одноклеточные и многоклеточные водоросли, гниющие остатки высших растений, мертвых насекомых и др. Многие личинки пропускают через свой кишечник большое количество грунта, либо отфильтрованных из воды взвешенных частиц. Лишь немногие виды являются активными хищниками. Обычно хищничество связано со специфическими морфологическими адаптациями у личинок. Это либо хватательные передние ноги (подрод *Drunella* рода *Ephemera* сем. *Ephemerelellidae*), либо специализация ротового аппарата (отдельные виды и роды семейств *Heptageniidae*, *Baetidae* и др.).

ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ И БИОТОПИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ

Поденки распространены всемирно, за исключением Антарктиды и островов Океании. В отличие от многих других групп насекомых, в тропиках не наблюдается заметного преобладания числа видов по сравнению с умеренными широтами (рис. 40). Многие голарктические виды поденок заходят далеко на север, так что и в Заполярье имеется довольно разнообразная фауна поденок.

Характеры ареалов поденок имеют свою специфику, свойственную вообще ареалам амфиботических насекомых, и схемы зоогеографического районирования, принятые для наземных групп животных, для поденок мало приемлемы. Поскольку главной стадией жизненного цикла поденок является личинка, для того или иного вида поденок возмож-

ность обитать на данной территории определяется почти исключительно экологическими потребностями личинки. На обитавших в водоемах личинок поденок практически не оказывают влияния такие важные для наземных насекомых факторы среды, как температура воздуха, влажность, характер наземного растительного покрова. Поэтому может не быть, например, принципиальных различий в фауне поденок лесного и пустынного ландшафтов. В то же время поденки, будучи амфибиотическими насекомыми, по характеру своих ареалов отличаются и от водных животных (моллюсков, ракообразных, рыб и др.). У водных животных границы ареалов часто проходят по водоразделам, поскольку их расселение происходит в основном по потокам рек. Амфибиотические же насекомые расселяются на стадии крылатых имаго, которые легко преодолевают водоразделы, так что водоразделы не являются для них препятствием и не служат границами ареалов.

Важнейшими факторами среды для поденок являются скорость течения и характер грунта в водоеме. Поскольку личинки поденок дышат растворенным в воде кислородом, большинство из них не способны обитать в стоячих бедных кислородом водоемах и такие водоемы населены лишь немногими специализированными к этим условиям видами (например, в Палеарктике в мелких стоячих лужах встречаются почти исключительно виды подрода *Cloeon s. str.* (сем. *Beetidae*) и отдельные виды рода *Saeniv* (сем. *Saenidae*). В быстрых потоках личинки поденок не испытывают недостатка в кислороде, но они должны иметь специальные приспособления для того, чтобы не быть унесенными потоком. В этом случае для них важен характер грунта, так как личинки должны иметь приспособления, позволяющие им удерживаться на данном грунте. В частности, в бурных горных потоках обитают личинки поденок, приспособленные к удержанию на поверхности камней.

По требованию к скоростям течения и характеру грунта поденки могут быть условно разделены на равнинных и горных (с большим числом промежуточных вариантов между типично равнинными и типично горными). Характер распространения равнинных и горных групп в Голарктике различен.

Для равнинных видов, как и для наземных животных, наиболее существенными границами, препятствующими их широтному распростра-

нению являются океаны (Атлантический и Тихий), а распространение в меридиональном направлении ограничено определенными климатическими поясами. Так что применительно к равнинным группам поденок целесообразно использовать деление Голарктики на Палеарктику и Неарктику. Довольно большое число равнинных видов имеет транспалеарктическое распространение.

Для горных видов серьезным препятствием для расселения служат широкие равнины, где на большом пространстве отсутствуют пригодные для обитания этих поденок быстрые потоки с каменистым грунтом. Такие равнины оказываются даже более серьезным препятствием, чем Берингов пролив. Так что для горных групп поденок удобнее принять схему зоогеографического деления Голарктики, разработанную специально для амфибиотических насекомых ритрона. При этом Голарктика подразделяется на Западно-Палеарктический сектор, Амфиоцифический сектор и Восточно-Американский сектор. Граница между Западной Палеарктикой и Амфиоцифическим сектором проходит по Западно-Сибирской низменности и Восточно-Европейской равнине, далее на юг по степям и пустыням Казахстана, Туркмении и Ирана. Из поденок, связанных с быстрыми каменистыми потоками, на этой обширной территории встречаются лишь сравнительно немногочисленные наиболее широко распространенные виды, проникающие из Западной Палеарктики и из Амфиоцифического сектора. Подобным же образом границей между Амфиоцифическим сектором и Восточной Неарктикой служат Великие Равнины Северной Америки. В пределах Западной Палеарктики наблюдаются глубокие различия между фауной Западной Европы и Кавказа. В пределах Амфиоцифического сектора очень резко разделены фауны Нижне-Азиатской подобласти (включающей горы Средней Азии и Гималаи) и Восточно-Сибирской подобласти (включающей весь Алтай, всю территорию восточнее Енисея, всю Монголию и внетропический Дальний Восток), при этом фауна поденок обширной Восточно-Сибирской подобласти довольно однородна.

ГЕОЛОГИЧЕСКАЯ ИСТОРИЯ ОТРЯДА

Судя по особенностям строения и развития современных поденок (наличие стадии субимаго, парные половые протоки, наличие брюшных тергаллий у личинки и др.), предки этого отряда должны были обособиться раньше, чем произошло разделение прочих отрядов крылатых насекомых. Поденок принято считать древнейшим отрядом насекомых. Однако современный облик поденок с присущими этому отряду апоморфными признаками (переднемоторность имаго, одночлениковые лапки с одиночным коготком у личинки и др.) сформировались довольно поздно, и в этом смысле отряд поденок можно считать молодым.

Карбон. В то время как из карбоновых отложений известно большее число разнообразных крылатых насекомых, включая представителей таких современных отрядов, как стрекозы, тараканообразные, равнокрылые и скорпионицы, достоверных остатков карбоновых поденок практически нет. Имеется лишь отпечаток одного экземпляра из верхнего карбона, описанный как *Triplonoba pulchella*. У этого вида две пары крыльев, имеющих одинаковый размер и сходное жилкование; жилка RS имеет примитивное положение, она отходит от R (в отличие от всех прочих известных поденок, у которых она в основании независима от R и связана с M). На основании этого признака было предложено выделять *Triplonoba* в особый подотряд *Proterphemeroptera*, а всех прочих поденок объединять в подотряд *Plectoptera*. Однако тех признаков, которые видны на отпечатке *Triplonoba*, вероятно, недостаточно, чтобы категорично утверждать о принадлежности этого насекомого к отряду поденок.

Пермь. Из пермских отложений описано несколько разных гомоннскрылых насекомых, помещаемых в отряд *Ephemeroptera* и выделяемых либо в подотряд *Permoplectoptera*, либо в инфраотряд *Permoplectoptera* в составе подотряда *Plectoptera* (отличительный признак этого подотряда или инфраотряда - гомонность крыльев). Наиболее изучено из них семейство *Protereismatidae* (=Kukalovidae, Jermiliidae, Oboriphlebiidae). Известны и отпечатки частей взрослых насекомых (крыльев, ног), и хорошо сохранившиеся отпечатки личинок (рис.37), причем принадлежность личинок и взрослых к одному семейству установлена на основе соответствия жилкования крыльев имаго и жилкования крыловых зачатков личинок. Про-

tereismatidae имеют комплекс плезиоморфных признаков, отличающих их от всех современных, а также от ископаемых мезозойских и кайнозойских поденок. Это гомономные крылья, торчащие в стороны крыловые зачатки личинок, расчлененная лапка с двумя ноготками у личинки и наличие у личинки тергалей не только на I-VII, но также на VIII и IX сегментах брюшка.

Мезозой. Триассовая фауна поденок известна мало. Представляет интерес личинка *Mesopteropteran longipes*, имеющая, в отличие от *Protereismatidae*, несколько укороченные зачатки задних крыльев. Из Юрских отложений описано довольно много разнообразных поденок, причем в отличие от палеозойских представителей, они принадлежат к настоящим поденкам (*Eupteroptera*), т.е. имеют характерные для отряда черты: передноторные крылья с выраженным задним углом на переднем крыле, у личинки 7 пар тергалей, повернутые назад крыловые зачатки, одночлениковая лапка и одиночный коготок. Среди мезозойских поденок есть виды, относимые к современному примитивному (и, по-видимому, парафилетическому) семейству *Siphonuridae*, а также виды, выделяемые в особые семейства *Hexogenitidae*, *Ereogomimidae* и др. Из меловых отложений, кроме того, описаны представители современного надсемейства *Ephemeroidea* и современного семейства *Oligoneuridae*. В литературе указывается на нахождение в мезозое представителей и других современных таксонов, но сохранность этих ископаемых остатков не всегда позволяет достоверно определить их систематическое положение.

В кайнозойских отложениях присутствуют представители многих современных таксонов поденок.

НАПРАВЛЕНИЯ ЭВОЛЮЦИИ ПОДЕНОК

В большинстве таксонов отряда *Ephemeroptera* имаго имеют довольно сходный облик, который можно назвать генерализованным. У таких генерализованных имаго задние крылья равны по длине $1/3 - 1/2$ длины переднего крыла, при этом крылья имеют форму, близкую к треугольной, с хорошо выраженным задним углом - топусом, их задний край (от основания до торнуса) равен переднему краю заднего крыла, так что при сцепленных крыльях заднее крыло геометриче-

ски дополняет переднее; в жилковании выдерживается триадный принцип, имеется полный набор продольных и интеркалярных жилок и большое число поперечных жилок (рис.27, 28); ноги нормально развиты; переднее и заднее грудные дыхальца затянуты мембраной с щелевидным отверстием (рис.22); глаза самца сильно увеличены по сравнению с самкой (рис.21, 22). Наиболее обычные размеры тела генерализованных поденок 10-15 мм, реже 5-20 мм.

В некоторых таксонах поденок наблюдаются изменения в сторону диптеризации, связанные, как правило, с общим уменьшением размеров (обычно 5-10 мм, самые мелкие 2 мм). Эта тенденция независимо проявляется в сем. *Beetidae*, сем. *Leptophlebiidae*, надсем. *Ephemeroelloidae*, сем. *Caenidae*. При диптеризации заднее крыло уменьшается вплоть до полного исчезновения, в связи с этим на передних крыльях задний угол смещается к основанию, становится более тупым и пропадает, так что передние крылья приобретают овальную (у *Beetidae*) или веерообразную (у *Caenidae*) форму. Имеется тенденция к уменьшению числа поперечных жилок.

Другая специализация, также независимо проявляющаяся в разных таксонах (*Oligoneuriidae*, *Behningiidae*, *Palingeniidae*, *Polymitarsycidae* и др.) - это короткоживущие имаго с нефункционирующими ногами. Если генерализованные имаго обычно живут несколько дней, то короткоживущие могут прожить лишь около двух часов, все это время находясь в непрерывном полете. Их переднее и заднее грудные дыхальца выглядят необычайно большими, так как не прикрыты мембраной, зияющие; ноги (за исключением передних ног самца) мягкие, не способны функционировать, иногда подвергаются большей или меньшей редукции; продольные жилки не утоньшены в основаниях, сливаются своими основаниями с основанием R, что придает крылу жесткость. Независимо в трех группах короткоживущих поденок у *Oligoneuriidae*, *Behningiidae* и *Palingeniidae* проявляется тенденция к геминации жилок. Это выражается в том, что продольные жилки сближаются попарно (у *Oligoneuriidae* образуются иные пары, чем у *Behningiidae* и *Palingeniidae*). При наиболее сильной геминации крыло становится похожим на крыло летучей мыши: пары крепких жилок служат каркасом, на котором как тряпка натянута потерявшая самостоятельную жесткость крыловая мембрана. У самок короткоживущих поденок утрачена линия между субимаго и

имаго. У самцов при линьке с субимаго на имаго либо сбрасывается лишь часть шкурки (у *Oligoneuridae*), либо происходит полная линька, но тогда субимаго имеют функционирующие ноги и способны садиться на землю для линьки (у *Polymitarcyinae*).

В отличие от имаго личинки разных таксонов поденок очень сильно различаются по форме тела, строению ротового аппарата, ног, тергалей, хвостовых нитей и др., так что вопрос о том, какое строение личинок является для отряда наиболее примитивным, не такой простой, как в случае имаго.

Бесспорно, ископаемые пермские *Protereismatidae* примитивнее всех современных поденок (см. выше). Но наряду с явно примитивными признаками их личинки имеют и хорошо выраженную специализацию (рис. 37): тело у них стройное, с длинным брюшком и недлинными хвостовыми нитями, густо опушенными в одной плоскости, причем парацерк опушен с обеих сторон, а церки - только с внутренней стороны; ноги некрупные. Такая же специализация характерна и для некоторых современных групп поденок - сем. *Siphonuridae* и др. и называется сифонуroidной. Сифонуroidная специализация является приспособлением к быстрому плаванию: благодаря длинному брюшку личинка может делать энергичные волнообразные движения в дорсо-вентральной плоскости, при этом хвостовые нити вместе с их опушением выполняют ту же функцию, что хвостовой плавник у китообразных. Сифонуroidные личинки способны, прижав ноги к телу и работая брюшком, стремительно плыть на небольшие расстояния (рис. 38). Подобный способ плавания не встречается у других водных насекомых (например, личинки веснянок и равнокрылых стрекоз при плавании всегда двигают брюшком из стороны в сторону, независимо от их формы тела и характера опушения). Ископаемые личинки поденок сифонуroidного типа в большом количестве найдены в мезозойских отложениях. Так что можно предположить, что эта специализация, возникнув у пермских *Protereismatidae*, сохранилась у их мезозойских и современных потомков.

В различных семействах поденок древняя сифонуroidная плавательная специализация вторично утрачивается. Это происходит при переходе личинок к малоподвижному образу жизни на дне (например, в случаях приспособления личинок к обитанию в быстрых горных потоках, где они цепко держатся на нижней стороне камней и лишены

возможности плавать). Но и в этих случаях личинки многих поденок сохраняют способность плавать, двигая брюшком вверх-вниз. Они повторяют движения своих сидионуройдных предков, несмотря на то, что их форма тела, приспособленная к донному образу жизни, делает эти движения малоэффективными (рис.39).

Личинки поденок специализируются в самых разных направлениях. Некоторые исследователи выделяют морфоэкологические типы личинок поденок - роющие, плоскотельные быстринные, длиннокоготковые обитатели песчаных грунтов, ползающие с цепкими ногами, крышечно-жаберные и др. Однако эти классификации морфоэкологических типов не охватывают всего разнообразия личинок. Как правило, в каждой филогенетической ветви личинки имеют свое особое направление специализации. Лишь в некоторых случаях наблюдается конвергентное возникновение сходных структур: независимо одна из пар тергалий преобразуется в жаберные крышки у *Gaenocidea*, некоторых *Ephemellioidea*, *Oniscigasterinae*; независимо возникает одинакового строения тергалиальный присасывательный диск у *Rhithrogena*, *Epeorus* (сем. *Heptageniidae*) и *Lepocurus* (сем. *Leptophlebiidae*); независимо появляются фильтрующие щетинки на голеньях *Oligoneuriidae*, некоторых *Leptophlebiidae* и др.

Личинки и крылатые поденки очень резко отличаются друг от друга, и можно говорить отдельно об эволюции личинок и эволюции имаго. Однако в некоторых случаях эволюционные преобразования разных стадий развития взаимосвязаны. Например, имеется тенденция к удлинению церков личинки при утрате плавательной специализации (т.е. церки личинки изменяются в сторону большего сходства с церками имаго); у имаго *Oligoneuriidae* и *Prosoptomatidae* вторично появляется ранее редуцированный парацерк, что возможно благодаря тому, что развитый парацерк сохранился у их личинок; некоторые особенности формы головы, переднегруди, ног и брюшка имаго, характерные для некоторых таксонов, появились как результат неполного преобразования при метаморфозе личиночных органов.

ФИЛОГЕНИЯ ПОДЕНЕК (рис. 40)

Современные поденки распадаются на два подотряда - *Posteritorna* и *Anteritorna*. В обоих этих подотрядах, в отличие от гомотеромных *Permoplectoptera*, крылья гетерономны, в связи с чем на передних крыльях выражен задний угол (торнус). Но если у *Posteritorna* задний угол находится позади A_1 , то у *Anteritorna* он находится между CaA и CaP (рис. 27). Отсюда можно сделать вывод, что гетерономность крыльев современных поденок возникла в этих двух подотрядах независимо. У некоторых представителей *Anteritorna* задние крылья подвергаются дальнейшей редукции, в результате чего передние крылья вторично утрачивают торнус.

Подотряд *Posteritorna* представлен единственным маленьким надсемейством *Vaetiscoidea*. Личинки этого надсемейства очень своеобразны, их сильно специализированные тергалии полностью скрыты под разросшимся мезонотумом. Относящееся сюда семейство *Prosopistomatidae*, кроме того, имеет ряд других апоморфных черт у личинки и сильно специализированных короткоживущих имаго с необычным жилкованием крыльев.

Представители парафилетического инфраотряда *Pisciforma* сохраняют многие плезиоморфные признаки. Крупное и явно монофилетическое семейство *Vaetidae* характеризуется целым рядом апоморфий у имаго (которые имеют мелкие размеры и тенденцию к редукции задних крыльев), тогда как личинки примитивных представителей этого семейства сходны с личинками семейства *Siphonuridae*.

Представители инфраотрядов *Setisura* и *Furoatergalla* крайне разнообразны, но их происхождение от единого предка доказывается наличием синапоморфий в строении личиночных максилл.

Несколько семейств, различным образом специализированных, объединяются в монофилетический инфраотряд *Setisura* из-за наличия у них некоторых синапоморфий в строении личинок и яиц. При этом у *Neptagenidae* личинки адаптированы к жизни на нижней стороне камней в быстрых потоках, они плоскотельные, со специализированными скребущими лабиальными щупиками (а у представителей трибы *Rhithrogenini* также и максиллярные щупики являются скребущими). У *Arthropleidae* личинки имеют необычайно длинные специализированные фильтрующие щупики. Семейства *Isoonychidae* и *Oli-*

goueuriidae сходны между собой по строению личинок, имеющих длинные фильтрующие щетинки на передних ногах, максиллярные жаберы, сходного строения специализированный ротовой аппарат и другие особенности. При этом у Isonychiidae имаго генерализованные, почти не отличаются от имаго Siphonuridae, тогда как у Oligoneuriidae имаго крайне специализированные, короткоживущие, с нефункционирующими ногами и необычными крыльями (все интеркалярные жилки утрачены, а продольные жилки почти от самого основания слились попарно).

Инфраотряд Furcatergalia является также монофилетической группой и характеризуется рядом синапоморфий. У личинок тергалии обычно двуветвистые или произошли от двуветвистых (с чем связано название инфраотряда). Первичное плавательное опушение хвостовых нитей обычно отсутствует, сохраняется только у Ephemeroidea (при этом у всех Ephemeroidea кроме первичного, имеется вторичное опушение на наружном крае церок). У имаго первый членик лапки слит с голенью и сильно укорочен (исключение составляют короткоживущие имаго с нефункционирующими ногами и некоторые Suenidae у которых лапки видоизменены). В то время как у большинства Psepheniforma, Pisciforma и Setisura на крылатых стадиях парацерк обычно сильно укорочен или рудиментарный, у крылатых Furcatergalia парацерк обычно такой же, как церки, и лишь в отдельных родах некоторых семейств происходит его редукция.

Надсемейство Ephemeroidea характеризуется своеобразным изгибом Sc_1 и MP_2 переднего крыла имаго и двуветвистыми перистыми тергалиями II-VII пар у личинки. У всех Ephemeroidea, кроме Behningiidae, личинки имеют бивни - массивные выросты передней стороны мандибул. Личинки многих Ephemeroidea (кроме Potamanthidae и Euthyplociidae), роющие, во многих случаях бивни используются ими для рытья. Бывает и другое использование бивней: у Aethenopodinae (сем. Polymitarcyidae) они похожи на клыки мандибул и функционально замещают их. У Behningiidae личинки также роющие, но они не имеют характерных для других роющих Ephemeroidea копатальных ног и бивней и используют для рытья совсем другой принцип - проталкивание тела в толще грунта. В связи с этим у некоторых Behningiidae необычная специализация ног достигает крайней степени. Имаго Potamanthidae и Ephemeroidea имеют генерали-

зованный облик, тогда как имаго Behningiidae, Polymitarcyidae и Pelingeniidae специализированные, короткоживущие, с нефункционирующими ногами. Не вызывает сомнения происхождение Pelingeniidae из Ephemeridae. Эти семейства имеют синаноморфии в строении личинок и, кроме того, существует североамериканский вид *Pentagenia vittigara*, у которого личинка неотличима от типичных Pelingeniidae, тогда как имаго имеют генерализованный облик и сходны с Ephemeridae.

Надсемейство Caenoidea характеризуется крышечножаберной специализацией личинок, имеющих единое для всего надсемейства своеобразное строение тергалей. Имаго семейства Caenidae крайне специализированные, мелкие, двукрылые, с очень крупной и своеобразной среднегрудью. С семейством Neoephemeridae связано много недоразумений, поскольку личинки Neoephemeridae имеют явное и глубокое сходство с личинками Caenidae, в то время как имаго Neoephemeridae генерализованные, не имеют ничего общего с Caenidae и по жилкованию крыльев неотличимы от Ephemeroides.

В надсемействе Ephemerelloidea личинки также специализированные, некоторые из них крышечножаберные, но строение тергалей у них отличается от Caenoidea. В семействе Ephemerellidae имаго сохраняют генерализованный облик. В семействе Tricorythidae имаго более или менее специализированные, двукрылые или с рудиментарными задними крыльями, имеют большое сходство с имаго Caenidae.

Надсемейство Leptophlebioidea включает единственное семейство Leptophlebiidae. Личинки этого семейства по большей части неспециализированные или малоспециализированные, как и у других Furcatergalia, они утратили первичную сифонуройдную специализацию. Это семейство считалось парафилетическим, предковым для Ephemeroides или для всех Furcatergalia, однако у Leptophlebiidae имеются апоморфии (например в строении максиллы), указывающие на то, что это семейство монофилетическое.

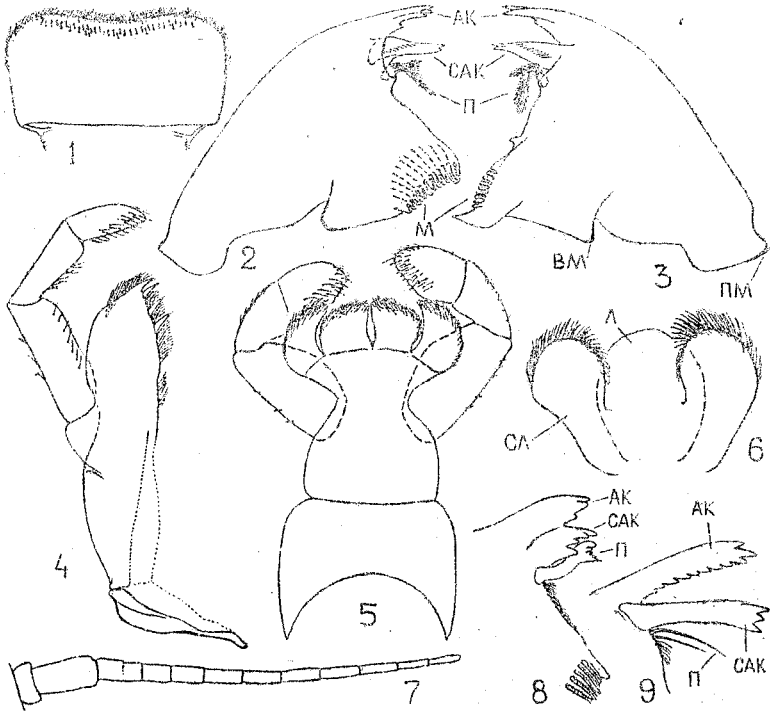


Рис. I-9. Придатки головы личинок.

I-7 - *Siphonurus* sp. (все в одном масштабе): I - верхняя губа, 2,3 - левая и правая мандибулы, 4 - максилла, 5 - нижняя губа, 6 - гишофаринкс, 7 - антенна; 8 - *Cloeon dipterum* - верхина мандибулы, 9 - *Neptagenia flava* - то же. АК - апикальный клык, ВМ - вторичный (передний) мышцелок, Л - лингва, П - простека, ПМ - первичный (задний) мышцелок, САК - субапикальный клык, СЛ - суперлингва.

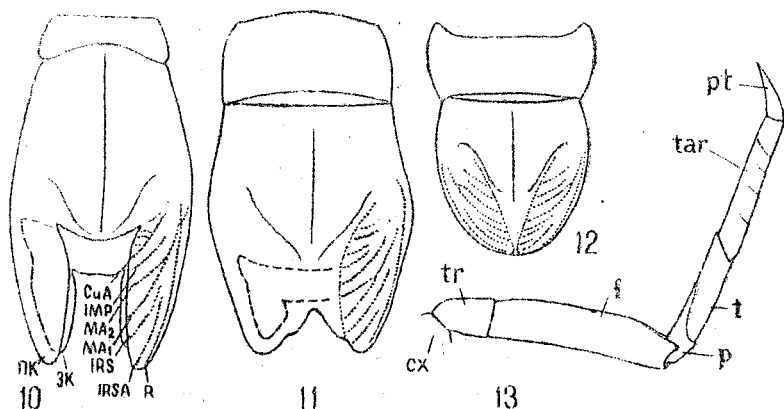


Рис. 10-13. Детали строения груди личинок.

10 - про-, мезо- и метанотум личинки последнего возраста *Siphonurus aestivalis*: на правом переднем крыловом зачатке пунктиром показаны рельефные выпуклые жилки; 11 - то же, *Ephemerella aurivillii*; 12 - то же, *Tricoxethus sp*; 13 - задняя нога *Siphonurus aestivalis* (cx - тазик, tr - вертлуг, f - бедро, p - пателла, t - тibia, tar - лапка, pt - коготок). ЗК - зачаток заднего крыла, ПК - зачаток переднего крыла.

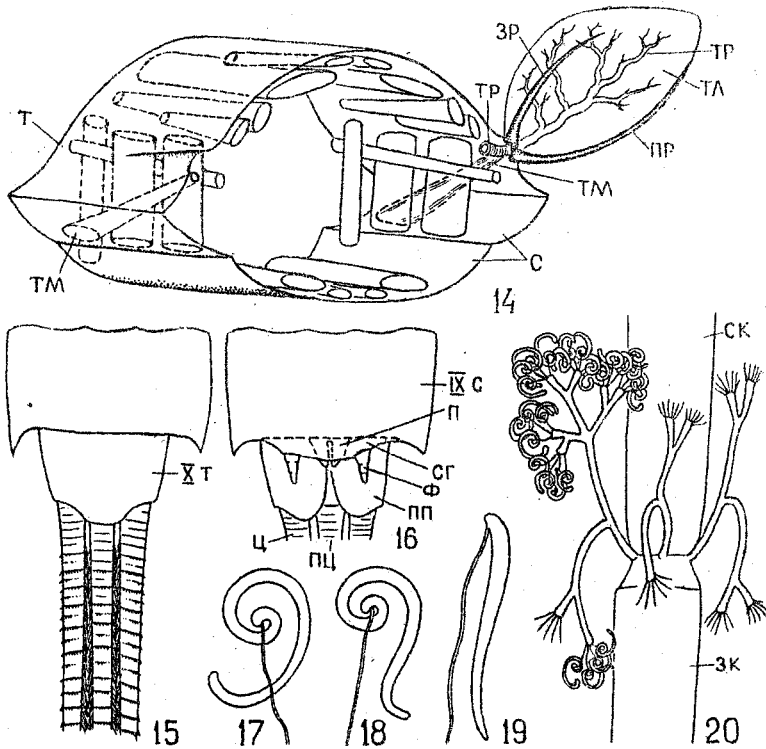
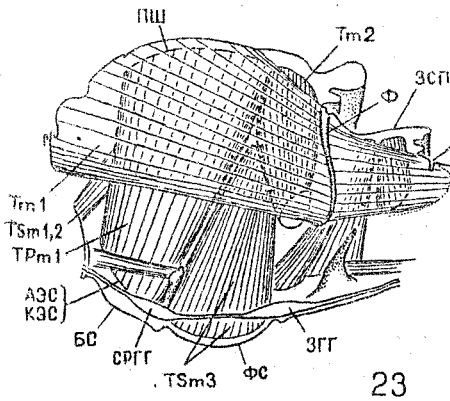
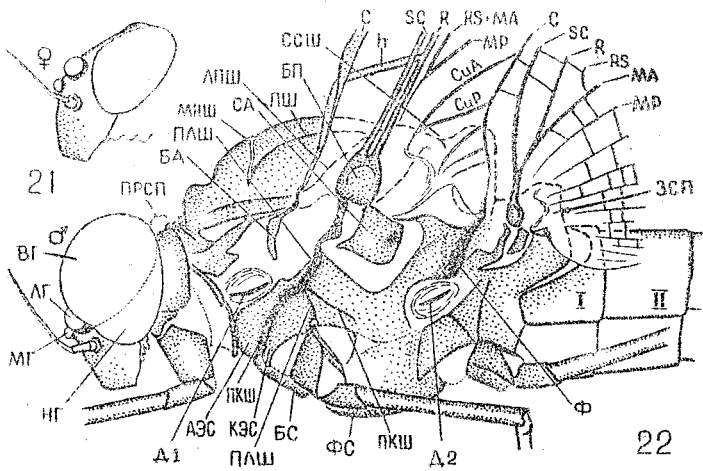
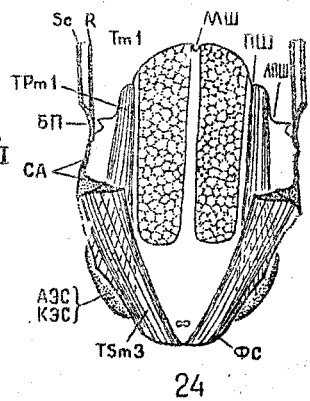


Рис. 14-20. Детали строения брюшка личинок.

14 - схема расположения мышц в брюшном сегменте, вид сзади (левая тергалия удалена), 15 - вершина брюшка *Parameletus chelifer* дорсально, 16 - то же вентрально, 17-19 - мальпигиевы сосуды разных видов, 20 - участок кишки с мальпигиевыми сосудами *Ephemera densica* (часть сосудов удалена). ЗК - задняя кишка, ЗР - заднее ребро тергалии, П - зачаток пениса, III - парапрокт, III - парацерк, СК - средняя кишка, Т - тергит, ТЛ - тергалия, ТМ - тергалиальная мышца, ТР - тергалиальная трахея, Ф - зачаток форцепса, Ц - церка.



23

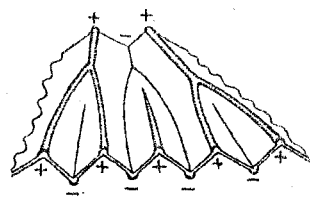
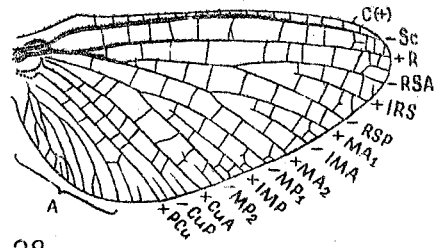
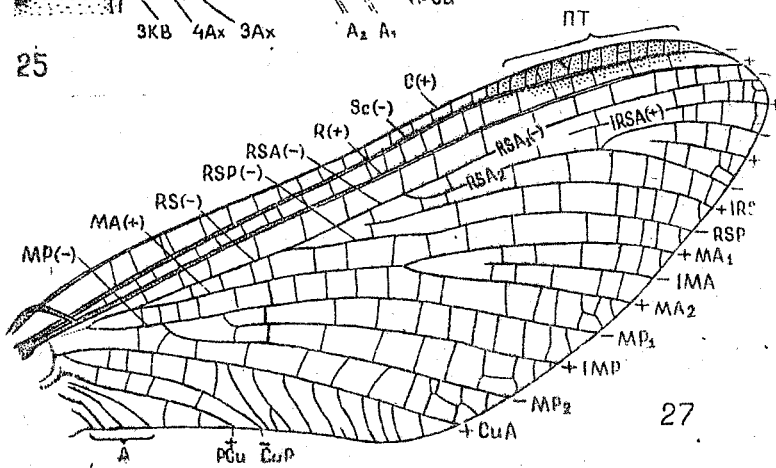
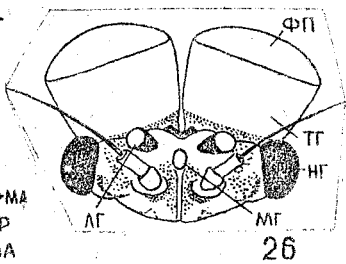
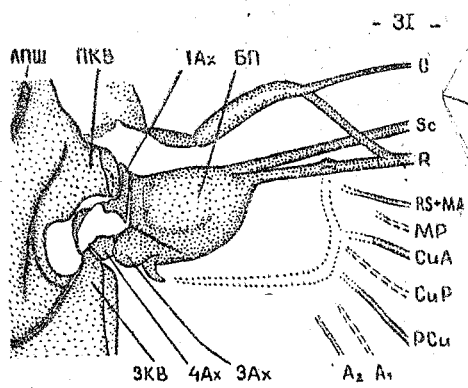


24

Рис. 21-29. Голова и грудь имаго.

21-24, 27, 28 - *Siphonurus cestivalis*; 25 - *Ameletus* sp; 26 - *Gloeon* (*Centroptilum*) *luteolum* (*Baetidae*).

Пояснения см. на следующей стр.



28

29

Пояснения к рис. 21 - 29

21 - голова самки, 22 - голова и грудь самца, 23 - медиальный разрез средне- и заднегруди, 24 - поперечный разрез среднегруди на уровне фуркастернума, 25 - основание переднего крыла сверху, 26 - голова самца спереди, 27, 28 - правое переднее и заднее крыло, 29 - схема, показывающая триадный принцип жлкования.

АЭС - анаэпистернум,	МП - медиальный шов,
БА - базальный склерит,	НГ - нижняя доля сложного глаза,
БП - базальная пластинка крыла,	ПКВ - передний крыловой выступ мезонотума,
БС - базистернум,	ПКШ - паракоксальный шов,
ВГ - верхняя доля сложного глаза,	ПЛШ - плеиральный шов,
Д1, Д2 - переднее и заднее грудные дыхальца,	ПРСШ - переднеспинка,
ЗГГ - заднегрудной нервный ганглий,	ПТ - птеросигма,
ЭКВ - задний крыловой выступ мезонотума,	ШШ - парасидный (медиальный парасидный) шов,
ЭСШ - заднеспинка,	СА - субаларный склерит,
КЭС - катэпистернум,	ССШ - скуто-скутellarный шов,
ЛГ - латеральный глазок,	ТГ - тюрбаный глаз (верхняя доля сложного глаза),
ЛШШ - латеральный парасидный шов,	Ф - фрагмы,
МГ - медиальный глазок,	ФП - фасеточная поверхность тюрбанного глаза,
МШШ - мезонотальный шов,	ФС - фуркастернум.

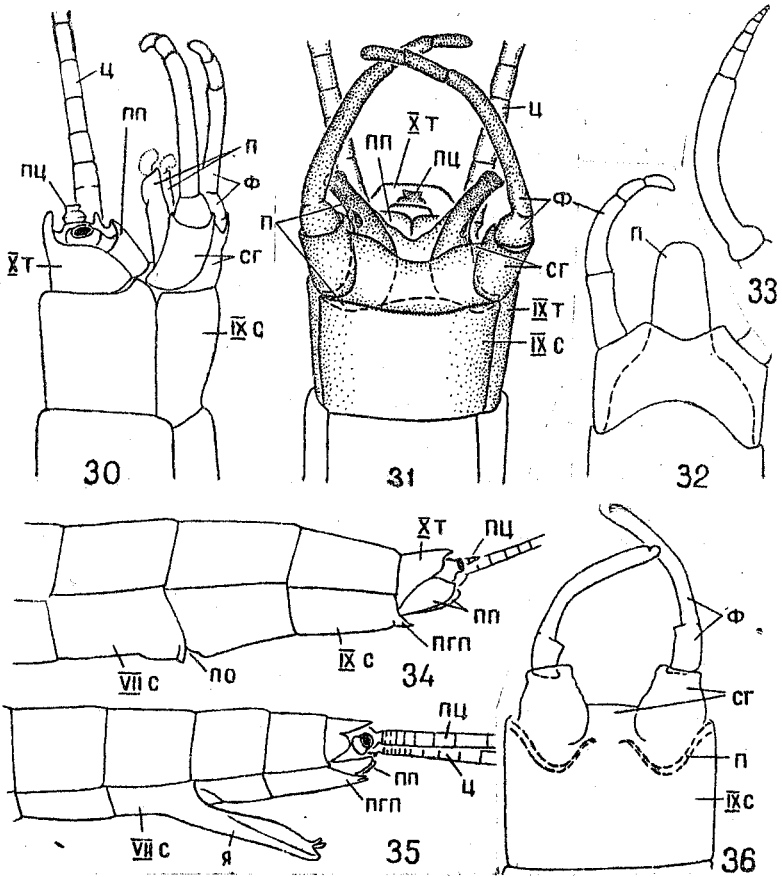


Рис. 30-36. Детали строения брюшка имаго.
 30 - вершина брюшка самца *Rhithrogena tianshanica* (сем. Heptageniidae) собоку (левая церка удалена), 31 - то же вентрально, 32 - гениталии самца *Ametropus fragilis*, 33 - форциты *Palingenia longicauda*, 34 - вершина брюшка самки *Siphonurus aestivalis* (левая церка удалена), 35 - то же *Hagenulus caligetus* (Lep-tophlebiidae), 36 - гениталии *Baetis rhodani*. П - пенис, ПП - постгенитальная пластинка, ПП - парапрокт, Ц - парацерк, С - стилит, СГ - стилигер, Т - тергит, Ф - форцит, Я - вторичный яйцеклад.

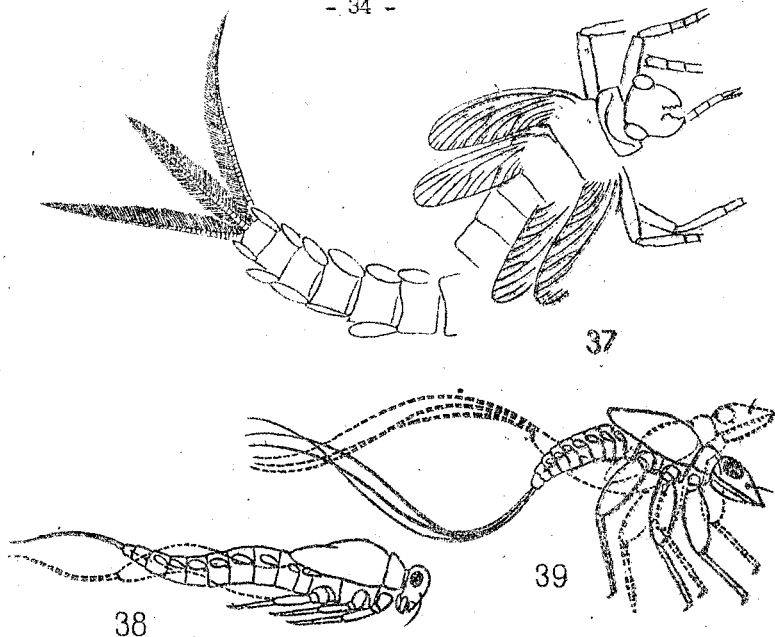
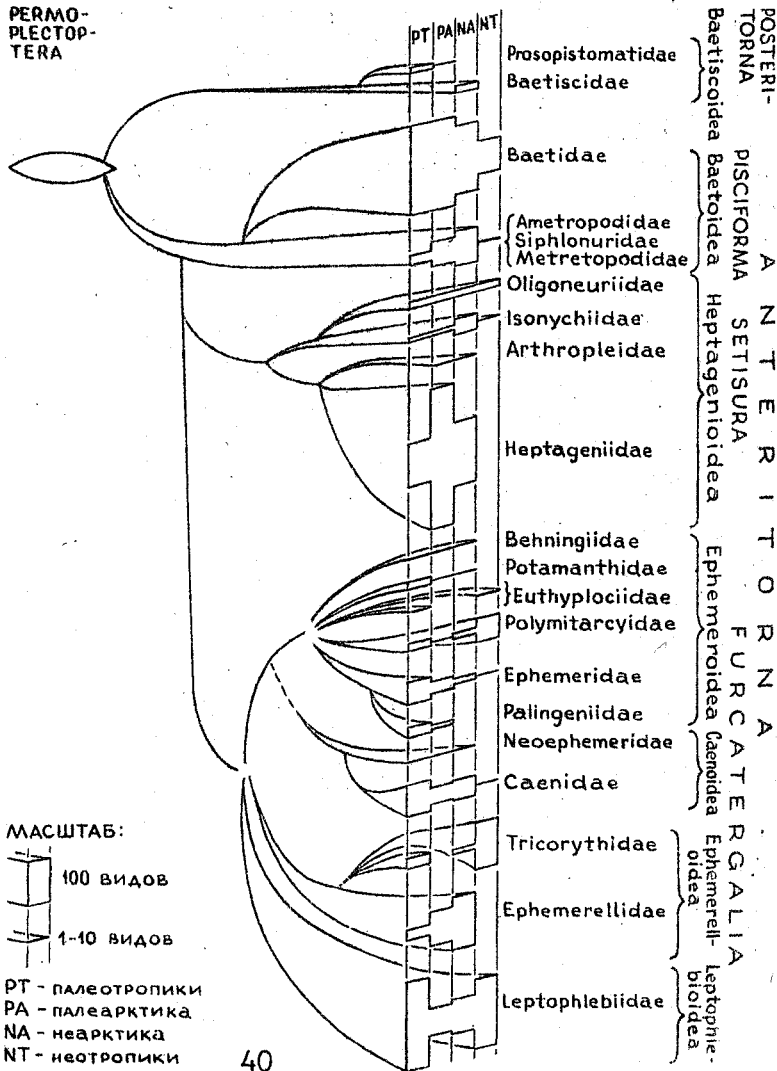


Рис. 37-39

37 - личинка *Kukalova americana* Dem. (сем. *Protereismatidae*, нижн. пермь, Сев. Америка), 38 - плавательные движения личинки *Siphonurus* sp., 39 - плавательные движения личинки *Neptogenia* sp.

PERMO-
PLECTOP-
TERA



Подписано в печать с оригинала-макета 31.12.92. Ф-т 60x90/16.
Печать офсетная. Усл. печ. л. 2,25. Усл. кр.-отт. 2,25.
Уч.-изд. л. 2,18. Тираж 200 экз. Заказ № 36 .
РИО СПбГУ. 199034, С.-Петербург, Университетская наб., 7/9.
ИИИ СПбГУ. 199034, С.-Петербург, наб. Макарова, 6.