

УДК 595.734 : 577.95 : 591.471.2 + 591.473.2

## ОНТОГЕНЕЗ СКЕЛЕТА И МУСКУЛАТУРЫ ГРУДНОГО ОТДЕЛА У *BAETES SP.* (BAETIDAE, EPHEMEROPTERA)

О. М. БОЧАРОВА-МЕССНЕР

*Институт морфологии животных Академии наук СССР (Москва)*

При решении вопроса о путях формирования и эволюции летательного аппарата *Pterygota* большой интерес представляют особенности строения и развития его у древнекрылых насекомых.

Поденки — один из двух ныне живущих отрядов этой группы с конца палеозоя развивались не по линии совершенствования органов и функций полета, а в направлении биологической и экологической специализации нимфальных стадий развития. Полет в жизни группы имеет небольшое биологическое значение, он мало активен, в строении летательного аппарата — большое число архаичных черт.

Особенности строения скелета и мускулатуры грудного отдела у крылатых форм поденок разбирались неоднократно (Grandi, 1947; Беккер, 1954, 1956; Matsuda, 1956 и др.). Данных же о постэмбриональном развитии скелета и мускулатуры практически нет. Правда, Э. Г. Беккер (1952, 1956) ссылается на некоторые черты строения скелета нимф, однако неизвестно, с какими возрастными он имел дело.

Задачей настоящего исследования является описание онтогенетического развития скелета и мускулатуры грудного отдела поденок, как представителей древнекрылых насекомых. Объект исследования — мелкая ручьевая форма *Baetes sp.*<sup>1</sup>

Сбор материала проводился летом 1959 и 1960 гг. в окрестностях Кропотовской биологической станции АН СССР. Начальные стадии развития получены в лабораторных условиях из яиц, выдавленных из готовых к яйцекладке самок. Последующие стадии развития собирали через каждые 3—5 суток в ручье (левом притоке р. Оки) в строго постоянных местах. Нимф разного возраста смывали пипеткой с вынутых из воды камней. Кисточкой из ванночки их переносили в фиксаторы (жидкость Буэна или смесь 4%-ного раствора КОН с 96%-ным спиртом в отношении 1:1). В лаборатории весь собранный материал разбирался по возрастам и по величине головных капсул. Всего собрано 14 нимфальных возрастов, субимаго и имаго. Скелет изучался на выщелоченных объектах, мускулатура — после фиксации жидкостью Буэна.

### ПОСТЭМБРИОНАЛЬНОЕ РАЗВИТИЕ СКЕЛЕТА

С I нимфального возраста в еще очень нежном скелете каждого грудного сегмента четко диагностируются тергальный, стернальный и плеуральный щиты.

Для начального периода развития характерна хорошо выраженная гомономность всех элементов по сегментам, которые одинаково подвижны друг относительно друга. Только постепенно среднегрудной сегмент становится доминирующим отделом, а переднегрудной и заднегрудной редуцируются. Подвижность ранее всего теряется между средне- и заднегрудью.

<sup>1</sup> Определение О. А. Черновой.

За время нимфальной жизни значительно все изменяются тергалные отделы скелета. У нимфы I спинки всех трех грудных сегментов представляют собой прямоугольные нерасчлененные пластинки, изогнутые дугообразно и слегка нависающие над плейритами, так что образуются небольшие тергоплейральные складочки (рис. 1, А).

Переднеспинка мало изменяется по форме, только все более уменьшаются относительные ее размеры (относительно других сегментов) и почти полностью редуцируются тергоплейральные складочки (рис. 1, А—З). Наоборот, относительные размеры среднеспинки у последова-

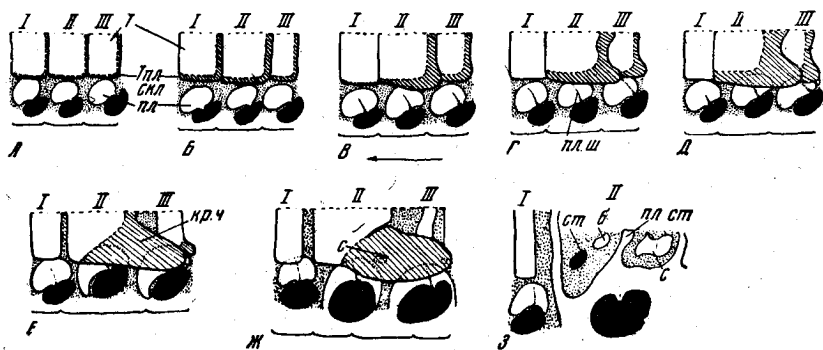


Рис. 1. Онтогенез тергалных и плейральных отделов грудных сегментов

А — нимфа I возраста, Б — нимфа III возраста, В — нимфа VI возраста, Г — нимфа VII возраста, Д — нимфа X возраста, Е — нимфа XII возраста, Ж — нимфа XIV возраста, З — имаго; кр.ч. — крыловой чехлик, б. — базаларный склерит, п.л. — плейрит, п.л. ст. — плейральный столбик, с. — субаларный склерит, т. — тергит, Т.п.л. скл. — терго-плейральная складка, п.л. ш. — плейральный шов; заштрихованы «терго-плейральные» и «охватывающие» складочки и крыловой чехлик. Пунктиром отмечены перепончатые части. Стрелка показывает направление к голове

тельных возрастов все более увеличиваются, а тергоплейральные складочки все более углубляются. Начиная с нимфы VI возраста, с боков и на заднем крае среднеспинки появляются небольшие торчащие назад крыловые лопасти, и в единую, охватывающую тергит складочку, объединяются углубляющиеся тергоплейральная и заднетергалная складки (рис. 1, В). С нимфы VI по нимфу XI идет образование крылового чехлика за счет «охватывающей» складки и все более увеличивающихся крыловых лопастей. До нимфы XI (рис. 1, В—Д) можно еще говорить о крыловой складке, поскольку тергоплейральная складка, участвующая в образовании крылового зачатка, простирается на весь боковой край тергита. Только с нимфы XII зачаток крыла оказывается смещенным назад примерно на  $\frac{1}{3}$  длины сегмента, т. е. мы имеем дело уже с «крыловым чехликом», который у последней нимфы сужается в основании (рис. 1, Е, Ж).

У последней нимфы на тергалном щите в основании крылового чехлика образуются очаги склеротизации в местах, соответствующих максимально склеротизированным участкам у крылатых форм. Намечаются первая и вторая «аксиллярии» и задний крыловой отросток спинки, на щите появляются продольные бороздки — будущие парасидальные и V-образный швы.

В течение последнего нимфального возраста под экзувием происходят интенсивные морфогенетические процессы, обуславливающие за короткий период дифференциацию тергалного отдела, образование элементов корня крыла и крыловой пластинки.

Заднеспинка в процессе постэмбрионального развития изменяется аналогично среднеспинке. Только развитие крылового зачатка идет несколько медленнее: крыловые лопасти появляются только у нимфы VIII (рис. 1, Г), а крыловые чехлики формируются у нимфы XIII. Относи-

тельные размеры заднеспинки с развитием все более уменьшаются, у нимфы XIV узкая с небольшими крыловыми чехликами заднеспинка оказывается полностью скрытой под среднеспинкой (рис. 1, Ж).

Плейральные отделы скелета за время развития изменяются в меньшей степени. С I возраста на всех трех грудных сегментах это свободнолежащие неправильно округлые, слабо склеротизованные пластинки с сочленением для кокс (рис. 1, А).

С возрастом степень склеротизации несколько увеличивается. С нимфы V на поверхности всех склеритов появляются нитевидные утолщения (в направлении от коксального сочленения вверх и вперед), теряющиеся у всех нимф, не достигнув верхних краев склеритов. Эти утолщения гомологичны плейральным швам, которые при линьке на субимаго становятся более четкими, простираясь всегда через весь исходный плейрит.

В переднегрудном сегменте изменения плейритов за время развития незначительны: у имаго они мало чем отличаются от нимфальных (рис. 1, З). В крылоносных сегментах с возрастом изменяется форма склеритов — из полукруглой в охватывающую основания ног — серповидную (рис. 1, Ж). Соотношения размеров по сегментам вплоть до последней нимфы константные, плейриты всех сегментов примерно одинаковой величины. У нимфы XIII в среднегрудном и у нимфы XIV в заднегрудном сегментах над плейральными склеритами в перепонке появляются очаги склеротизации — будущие субаларные склериты (рис. 1, Ж). У нимфы XIV в среднегрудном сегменте субаларный склерит уже хорошо дифференцирован и имеет выраженную аподему.

Дефинитивное состояние плейральных отделов сегментов так же, как и для тергитов, формируется в течение последнего нимфального возраста (нимфа XIV): образуются преаларные мосты, базаларный скелет и плейральный столбик (рис. 1, З). При линьке на имаго происходит только интенсивное увеличение перепонки, располагающейся над исходными плейральными склеритами.

Стернальные отделы скелета поденок за время развития меняются еще менее. С I нимфального возраста во всех сегментах это прямоугольные плоские, слабо хитинизированные пластинки без каких-либо швов или эндоскелетных образований. Стернальные апофизы появляются в виде небольших полых, торчащих в полость тела бугорков в переднегрудном сегменте с нимфы III и в заднегрудном с нимфы IV.

С возрастом величина стернальных апофизов все более увеличивается при сохранении формы и относительных размеров склеритов. Только у последней нимфы стернит среднегрудки увеличивается по своим относительным размерам, и намечается деление стернита на две составные части.

Таким образом, несмотря на большое количество возрастов, в процессе нимфального развития изменения всех элементов скелета по линии имагинизации признаков невелики. Главное — исходная гомонность сегментации все более теряется за счет непропорционально интенсивного развития среднеспинки, и постепенно формируются крыловые зачатки. Перестройка на имаго всего скелета грудного отдела происходит в сжатые сроки в течение последнего нимфального возраста.

#### МУСКУЛАТУРА ИМАГО

Прежде чем говорить об онтогенезе мышц грудного отдела, коротко остановимся на составе и расположении их у имаго (рис. 2), так как рассматриваемая форма несколько отличается от описанных ранее (Кпox, 1935; Maki, 1938; Matsuda, 1956).

В дорсальной части среднегрудного сегмента имеются три мышцы. Мощная продольная спинная мышца спереди прикрепляется к акротергиту и по медиальной линии скутума, сзади — к фрагме между средне-

и заднегрудью (рис. 2, А, 1). Крупная косая спинная мышца спереди прикрепляется к скутеллumu, сзади — к нижней части той же фрагмы (рис. 2, А, 2). Небольшая короткая мышца, для других поденок не описанная, соединяет предкрыловой мост с передней частью прескутума (рис. 2, Б—Г, 3).

В стеральной области имеется одна мышца небольшого диаметра, соединяющая вершины передне- и среднегрудных стеральных апофиз (рис. 2, А, 4).

Дорсо-вентральных мышц — шесть. Первая терго-стерральная мышца очень сильная, пирамидально расширяющаяся в дорсальном направлении. Сверху прикрепляется к латеральным частям скутума, снизу — перед основанием ног (рис. 2, А, 5). Вторая терго-стерральная мышца слабая, лентообразная, сверху прикрепляется к переднему крыловому отростку спинки, снизу — к вершине стеральной апофизы (рис. 2, Б, В, 6). Первая терго-коксовая мышца сильная, сверху прикрепляется на скутуме впереди V-образного шва, снизу — на передней части коксы (рис. 1, Б, 7). Вторая терго-коксовая мышца несколько слабее, сверху прикрепляется на скутуме вблизи V-образного шва, как и предыдущая, снизу — к передней части коксы (рис. 2, В, 8). Третья терго-коксовая мышца сильная, сверху прикрепляется к нижней части скутеллума, снизу — к задней боковой части коксы (рис. 2, Б, 9). Терго-трохантеральная мышца средней силы, проходит от бокового края скутума позади переднего крылового отростка к трохантеру (рис. 2, В, 10).

Мускулатура, связанная с плеиральной частью сегмента, представлена девятью мышцами. Первая субаларная мышца очень сильная, пирамидально расширяющаяся книзу, сверху прикрепляется к значительной части субаларного склерита, снизу — широко ко всей вогнутой поверхности фуркастернита (рис. 2, А, 11). Вторая субаларная мышца слабее, сверху прикрепляется к нижней части субаларного склерита, внизу — непосредственно за основанием ноги (рис. 2, Б, 12). Третья субаларная мышца средней силы, сверху прикрепляется к передне-нижнему углу субаларного скелета, идет косо вниз и вперед, прикрепляется к эпимере у основания таза (рис. 2, В, ВГ). Четвертая субаларная мышца небольшого диаметра, сверху прикрепляется к аподеме субаларного склерита, снизу — к вершине стеральной апофизы (рис. 2Б, В, 14). Мышца, отходящая от плеирального ребра в основании плеирального столбика, прикрепляется к верхней части преаларного моста. Мышца слабая, плоская, из параллельного ряда волокон (рис. 2, Г, 15). Базаларная мышца короткая, несколько расширяющаяся кверху, соединяет верхнюю часть базаларного склерита с основанием плеирального столбика (рис. 2, В, Г, 16). Терго-плеиральная мышца короткая, средней силы, сверху прикрепляется к переднему крыловому отростку, направляется вниз, прикрепляясь к плеиральному столбику несколько выше предыдущей (рис. 2, Г, 17). Плеиро-аксиллярная мышца слабая, отходит от II аксиллярного склерита, прикрепляется к плеиральному столбику позади предыдущей (на рисунке не отмечена). Плеиро-коксовая мышца короткая, плоская, из параллельного ряда волокон, сверху прикрепляется к плеиральному ребру непосредственно под основанием плеирального столбика; снизу — к основанию таза вблизи коксального сочленения (рис. 2, Г, 19). Плеиро-трохантеральная мышца лентообразная, небольшого диаметра. Сверху прикрепляется рядом с предыдущей, снизу — к трохантеру (рис. 2, Г, 20). Кроме того, в корне крыла располагается слабая, плоская мышца, состоящая из параллельного ряда волокон, она соединяет II аксиллярный склерит с задним крыловым выростом тергита.

Как мы видим, специфическими характерными для рассматриваемого представителя являются мышцы 3, 13 и 15. Отсутствуют отмеченные

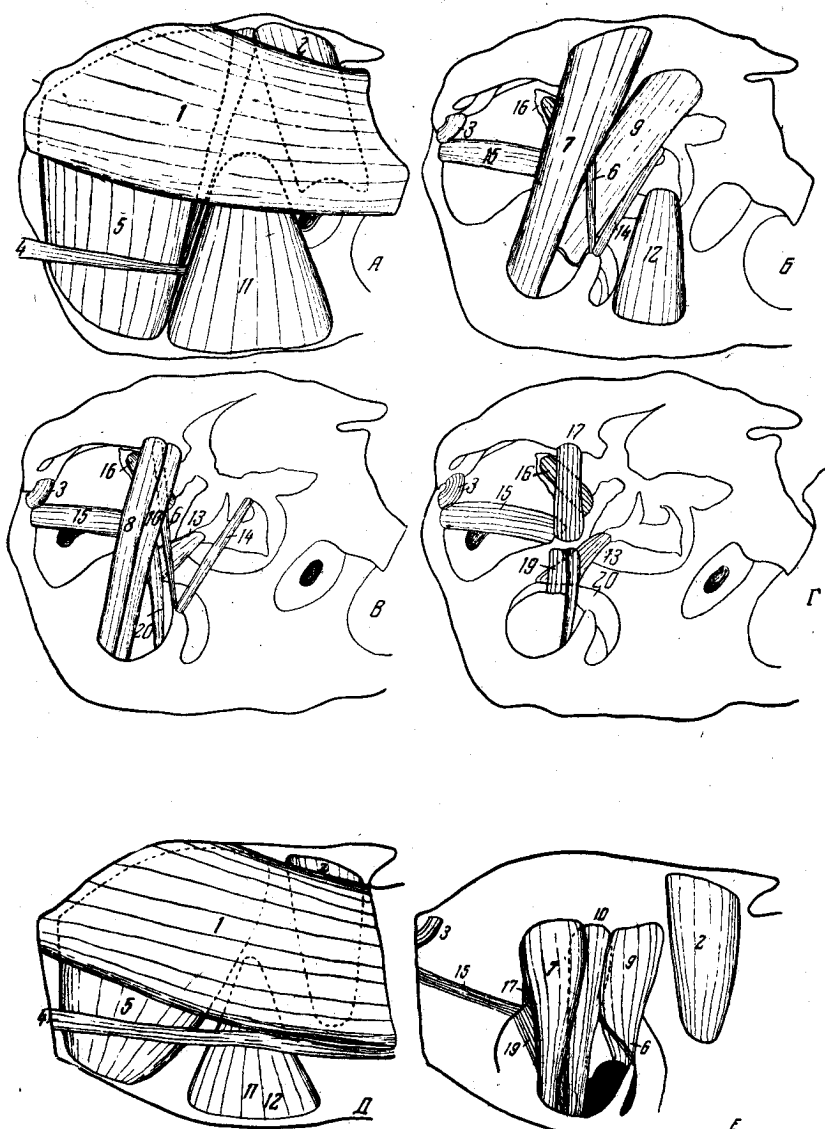


Рис. 2. Онтогенез мускулатуры среднегрудного отдела

А — Г — у имаго (с послыоним удалением мышц), Д — З — у нимф XIII—XIV возрастов, И — М — у нимф V—VII возрастов, Н — Р — у нимф I и II возрастов; 1 — продольная спинная мышца, 2 — косая спинная мышца, 3 — мышца, соединяющая преаларный мост с прескутумом, 4 — мышца, соединяющая стернальные апофизы передне- и заднегруды, 5 — первая терго-стернальная мышца, 6 — вторая терго-стернальная мышца, 7 — первая терго-коксальная мышца, 8 — вторая терго-коксальная мышца, 9 — третья терго-коксальная мышца, 10 — терго-трохантеральная мышца, 11 — первая субаларная мышца, 12 — вторая субаларная мышца, 13 — третья субаларная мышца, 14 — четвертая субаларная мышца, 15 — мышца, соединяющая преаларный мост с основанием плейрального столбика, 16 — базаларная мышца, 17 — терго-плейральная мышца, 18 — плейро-коксальная мышца, 20 — плейро-трохантеральная мышца

у *Siphonurus* две базаларные мышцы, соединяющие базаларный склерит с преаларным мостом (у *Baetes* sp., видимо, их заменяет мышца 15). Меньше, чем у других представителей, мышц, непосредственно связанных с аксиллярными склеритами. У *Siphonurus* sp. их четыре по Мацу-да (1956) и три по Э. Г. Беккеру (1954); у *Hexogenia* — четыре (Кнох, 1935). У поденок наиболее изменчивой, таким образом, оказывается мускулатура, связанная с субаларным и аксиллярным склеритами.

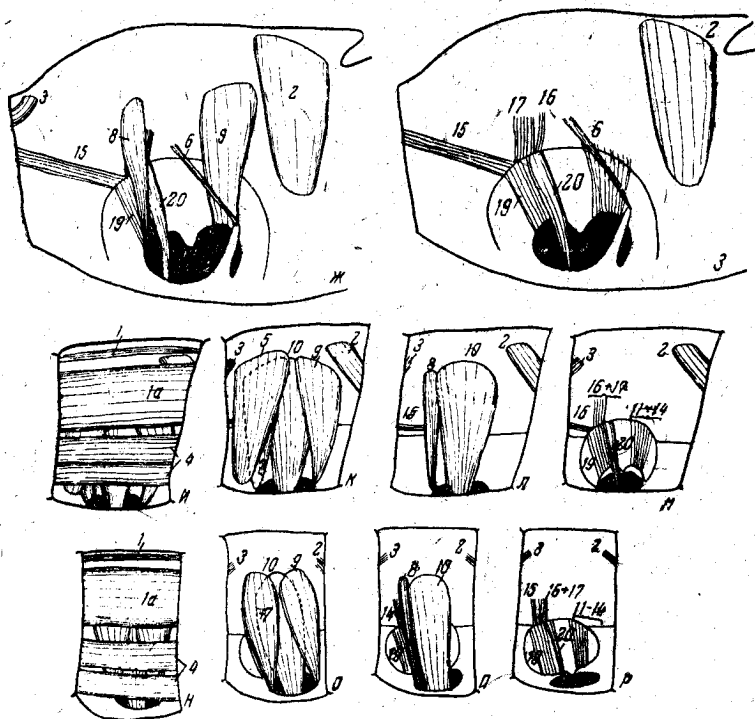


Рис. 2, Ж—Р

### ФУНКЦИОНАЛЬНОЕ ЗНАЧЕНИЕ МЫШЦ ГРУДНОГО ОТДЕЛА

Функциональное значение мышц грудного отдела поденок в настоящее время трактуется двояко. По общепринятой точке зрения, продольная спинная и дорсо-вентральная мускулатура, аналогично тому, что имеет место у всех Neoptera, является непрямой крыловой мускулату-

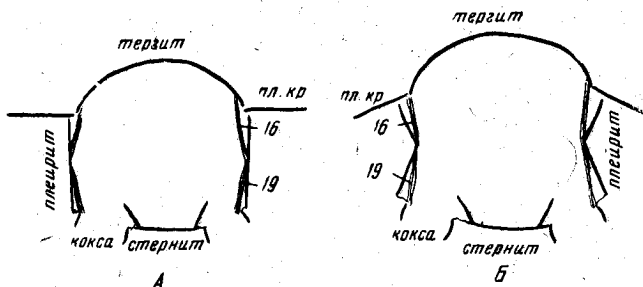


Рис. 3. Вероятный механизм действия плеиральной мускулатуры (мышцы 15, 16, 19)

А — при несокращенных мышцах, Б — при сокращенных мышцах; плеирит изгибается — перемещается плеиральный столбик — изменяется положение пластинки крыла; пл.кр. — пластинка крыла; 16 — базальная мышца; 19 — плеиро-коксальная мышца

рой. Однако Э. Г. Беккер (1954), разобрав характер склеротизации бокового края скутума, устройство и механизм действия аксиллярного аппарата, пришел к выводу, что изменения конфигурации спинки передаваться, как у Neoptera, на крыло не могут. Мышцы, выпрямляющие и выгибающие спинку, по этому автору (Беккер, 1956), обеспечивают интенсивные дыхательные движения в грудных сегментах, подъем же и спуск крыла связаны с действием субаларной мускулатуры, в то время

как регуляция положения крыловой пластины в полете обеспечивается мышцами, прикрепляющимися к аксиллярным склеритам.

Непосредственные наблюдения за реакциями частей скелета на подтягивание пинцетом различных мышц позволяют считать более вероятной точку зрения Э. Г. Беккера. Для окончательного решения вопроса следует провести более точные эксперименты.

Особенности строения скелета плеирального отдела, характер расположения мышц 15, 17, 19 (рис. 2, Г) и реакция крыла на подтягивание этих мышц позволяют предположить, кроме того, что крыло может менять свое положение и в результате смещения вершины плеирального столбика (рис. 3). Вершина плеирального столбика смещается при перегибе последнего у основания в результате совместного действия мышц, прикрепляющихся примерно в одном месте (мышцы 15, 17, 19) и идущих в трех разных направлениях: вперед, вверх и вниз. Если это действительно так, эти мышцы являются своеобразными мышцами прямого действия.

### ПОСТЭМБРИОНАЛЬНОЕ РАЗВИТИЕ МУСКУЛАТУРЫ

У нимф различаются два типа мышц: 1. Мышцы функционирующие, обеспечивающие движение сегментов друг относительно друга и разнообразные движения конечностей, поскольку при любой биологической специфике, нимфы поденок при передвижении изгибают тело и в полной мере используют ноги для передвижения и закрепления на субстрате. Функционирующие мышцы всегда значительного диаметра, относительно бедны ядрами, имеют хорошо выраженную поперечную исчерченность, в них редко наблюдаются митозы.

2. Мышцы не функционирующие у нимф и функционирующие только у имаго. Диаметр их, как правило, мал, волокна располагаются рыхло, число их невелико, ядра в большом количестве, поперечная исчерченность отсутствует.

С I нимфального возраста вплоть до линьки на имаго хорошо развита продольная спинная и продольная вентральная мускулатура, которая у младших возрастов в средне- и заднегрудных сегментах образует почти сплошной слой, плотно прилегающий к кишке (рис. 2, И, Н, 1а, 4). Продольная спинная мускулатура в крыловых сегментах представлена двумя мышцами: мышцей небольшого диаметра, располагающейся в сегменте вдоль медиальной линии и по всем признакам не функционирующей (рис. 2, И, Н, 1), и широкой, лентовидной, явно функционирующей мышцей, располагающейся латеральнее (те же рисунки, 1, а).

Обе мышцы соединяют межсегментные складочки последовательных сегментов. Первая мышца и по положению и по дальнейшей судьбе соответствует  $d1m_1$  прочих Pterygota. Без изменений она остается вплоть до нимфы XIII, когда начинается интенсивное увеличение ее диаметра за счет увеличения как диаметра, так и числа составляющих волокон. Интенсивный рост мышцы наблюдается в течение всего XIV нимфального возраста, когда формируется и имагинальный скелет. Перед линькой на субимаго в мышце уже хорошо различается поперечная исчерченность, уменьшается количество ядер, снижается митотическая активность, т. е. мышца становится функционирующей и занимает дефинитивное положение.

Вторая мышца гомологична  $d1m_2$ <sup>2</sup>, типичной для Thysanura, и отсутствует у всех имаго крылатых насекомых (Tiegs, 1955).  $d1m_2$  в противоположность  $d1m_1$ , с ослаблением подвижности между сегментами на старших возрастах, все более редуцируется. В течение последнего ним-

<sup>2</sup>  $d1m_2$  — это не косая спинная мышца, как считает Б. Н. Шванвич (1949), а мышца, соединяющая, как и  $d1m_1$ , межсегментные перепонки соседних сегментов.

фального возраста происходит ее полный гистолиз, у субимаго она всегда отсутствует.

Вентральная продольная мышца (рис. 2, А, Д, И, Н, 4) в течение всего постэмбрионального развития хорошо выражена, однако у младших нимф она относительно крупнее, чем у старших, и тем более, у крылатых форм. У младших нимф она широкая и плоская, прикрепляется непосредственно к средним частям стернитов. С развитием стернальных апофиз мощность ее все более уменьшается, а место прикрепления изменяется на дефинитивное.

Начиная с нимфы I, в среднегрудном сегменте хорошо диагностируется будущая косая спинная мышца (рис. 2, О, П, Р, 2). Вначале она очень короткая и располагается между задним краем тергита II и межсегментной складкой. С возрастом длина мышцы увеличивается. Переднее место ее прикрепления передвигается все далее на спинку, заднее — все более книзу (рис. 2, Ж), а с развитием фрагмы — на последнюю. В течение развития мышца по всем показателям — функционирующая.

В тергальной области у нимф всех возрастов имеется небольшая короткая слабая мышца (из однородного слоя параллельно расположенных волокон), начинающаяся на заднем крае тергита, медиально от предыдущей, направляющаяся назад и прикрепляющаяся тут же к межсегментной перепонке (те же рисунки, 3). Ее можно отнести к функционирующим мышцам и по положению сопоставить с мышцами линек, описанными у саранчовых Эвером (D. W. Ewer, 1954). Однако во время линьки на имаго мышца не редуцируется, как у *Locusta migratoria*, а становится мышцей, соединяющей преаларный мост с прескутумом (рис. 1, Б, В, Г, III).

Что касается дорсо-вентральной мускулатуры, то доля IX—X нимфального возрастов характерна гомономность в топографии и силе мышц, функционально связанных с конечностями. В каждом сегменте имеются три терго-коккальные мышцы (рис. 2, О, 7, 9; рис. 2, П, 8) плейро-коккальная мышца, терго-трохантеральная (рис. 2, О, 10) и плейро-трохантеральная мышцы (рис. 2, Р, 20). Максимально развиты у младших возрастов терго-трохантеральная мышца, что позволяет говорить о большом значении в движении конечностей коксо-трохантерального сочленения.

С возрастом сегментальная гомономность так же, как и для скелета, все более теряется. К нимфе XII при мало изменившемся составе мышц заметно меняется относительная мощность мышц. Максимально развитой оказывается мускулатура среднегрудного отдела, причем, хотя терго-трохантеральная мышца все еще остается одной из наиболее крупных дорсо-вентральных мышц, в среднегрудном отделе с ней может конкурировать уже сильно увеличивающаяся первая терго-коккальная мышца (рис. 2, Е, 7). На последнем нимфальном возрасте относительные размеры терго-трохантеральной мышцы во всех сегментах и особенно четко в переднегрудном сокращаются как за счет выраженных дегенеративных процессов, так и за счет интенсивного увеличения (в среднегрудном отделе) мощности других функционально важных у имаго мышц (рис. 2, В). Все ножные мышцы приобретают по массе подчиненное значение за счет доминирующих: продольной спинной (1), терго-стернальной (5), субаларных (11 и 12) и косой спинной мышц (2).

Терго-стернальная мышца (5), столь мощная у субимаго и имаго, на первых нимфальных возрастах вообще не диагностируется. В виде тонкого одно-двухрядного слоя волокон она появляется в среднегрудном отделе только у нимф V и VI возрастов (рис. 2, К, 5), отходя от лежащей непосредственно под ней терго-коккальной мышцы (7). Начиная с этого возраста, мышца все более увеличивается, в ней наблюдается боль-



шое число митозов; увеличивается объем волокон, увеличивается и количество в них миофибрилл. Однако только у последней нимфы тергостернальная мышца становится главенствующей среди дорсо-вентральной мускулатуры, в ней появляется ясно выраженная поперечная исчерченность, сокращаются количество митозов и плотность ядер — мышца становится функционирующей.

Все субаларные мышцы диагностируются как единый мышечный слой в задней части плейрального отдела, начиная с I нимфального возраста (рис. 2, P, 11, 14). Вплоть до нимфы XII включительно зачаток субаларных мышц представляет собой параллельный ряд волокон, идущих от верхнего края плейры к основанию коксы. Только у нимфы XIII с развитием зачатка субаларного склерита места прикрепления этих мышц перемещаются на свое дефинитивное положение, мышцы четко обособляются друг от друга. Функционально субаларные мышцы окончательно формируются так же, как и другие имагинальные мышцы, в течение XIV нимфального возраста.

Мускулатура, связанная у имаго с основанием плейрального столбика (рис. 2, 15—17), появляется в виде двух тонких слоев параллельно расположенных мышечных волокон (рис. 2, P, 15—17). Снизу оба прикрепляются рядом к верхнему краю плейрального склерита непосредственно над верхним местом прикрепления плейро-коксальной мышцы. Передняя (15) направляется косо вверх и вперед и прикрепляется к боковой части тергита, далеко не доходя до переднего края последнего. Задняя (16—17) направляется почти вертикально вверх и прикрепляется к боковой части тергита.

Только у нимф X и XII передняя мышца удлиняется и передним местом своего прикрепления перемещается на передний край тергита (рис. 2, M, 15). В остальном положение и мощность мышц с возрастом меняются мало. Только у XIV нимфы, когда происходит формирование плейрального ребра, мышцы принимают дефинитивное положение, из заднего зачатка дифференцируются три мышцы: базаларная (16), плейро-тергальная (17) и плейро-аксиллярная (на рисунке не изображена).

Таким образом, последняя группа мышц в своем развитии все время связана с краем исходного плейрального склерита.

Формирование в онтогенезе мышцы, располагающейся в корне крыла, проследить на имеющемся материале не удалось.

Развитие имагинальной мускулатуры в передне- и заднегрудных сегментах происходит в основном также в течение последнего нимфального возраста. В переднегрудном сегменте дегенерирует терго-трохантеральная мышца и сильно редуцируются терго-коксальные. За счет продольной спинной мускулатуры развиваются отдельные слабые мышцы, связанные с шейным склеритом, головной капсулой и акротергитом среднегруды. В заднегрудном сегменте развитие идет аналогично тому, что имеет место в среднегрудном сегменте. Детали генезиса отдельных мышц не разобраны.

#### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Подводя итоги по развитию грудного отдела у поденок, следует прежде всего напомнить, что эволюция группы шла не в направлении совершенствования функций полета, а по линии биологической и экологической специализации нимф.

Биологическая специфика нимф наложила определенные вторичные адаптивные изменения на структурные особенности скелета и мускулатуры. Это прежде всего касается положения у нимф крыловых зачатков, которые, как мы видели, у старших возрастов тесно связаны с задним краем тергитов. Такое положение можно связывать с развитием защитной функции скелета и ни в коем случае нельзя считать, как это

делает Э. Г. Беккер (1952, 1954, 1958), исходным, поскольку и у поденок, как и у других изученных в этом отношении насекомых с неполным превращением, в онтогенезе крыловые зачатки появляются в виде терго-плейральных складочек (Бочарова-Месснер, 1959; Pichler, 1957 и др.).

Перестройка скелета и мускулатуры на имаго происходит в течение конца XIII и на XIV нимфальных возрастах. В этот короткий последний этап постэмбрионального развития наблюдаются новообразования и развитие заложенных у нимф имагинальных признаков и дегенерация исключительно нимфальных.

Вероятно, с самых начальных этапов формирования эволюционное развитие крылоносных сегментов и функций полета у поденок шло особым путем. Малая склеротизация плейрального отдела и особое устройство поддерживающего крыло аппарата кажутся, скорее всего, первичными. Данные по онтогенезу плейральной мускулатуры, как было показано, позволяют считать, что плейральное ребро имаго располагается по краю первичного плейрита и, следовательно, как и считает Э. Г. Беккер, оно не гомологично плейральному ребру новокрылых насекомых. Плейральный столбик, субаларный и базаларный склериты, как это считает и Э. Г. Беккер (1956), — новообразования, появившиеся в перепонке у основания крыла, а не отделившиеся части исходно крупных плейральных склеритов (Weber, 1933; Шванвич, 1949).

Очевидно, что путь, по которому шли с самого начала поденки, не создал предпосылок для прогрессивного развития полета.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Беккер Э. Г., 1952. К вопросу о происхождении крыла насекомых, ч. 1. Предшественники крыла насекомых, Вестн. Моск. ун-та, № 9.— 1954. К вопросу о происхождении крыла насекомых, ч. 2. К строению, механике и происхождению летательного аппарата поденок. Там же, № 5.— 1956. К вопросу о происхождении и развитии крыла насекомых, ч. 3. Среднегрудь поденок (Ephemeroptera) и эволюция летательного аппарата насекомых, Там же, № 6.— 1958. К вопросу о происхождении крыла насекомых, ч. V. К онтогенезу и филогенезу летательного аппарата прямокрылых Orthoptera s. Saltatoria, Энтомол. обзор., 37, 4.
- Бочарова-Месснер О. М., 1959. Развитие крыла на ранних постэмбриональных стадиях развития стрекоз (отряд Odonata), Тр. Ин-та морфол. животных АН СССР, 27.
- Шванвич Б. Н., 1949. Курс общей энтомологии, М.— Л.
- Ewer D. W., 1954. On the Nymphal Musculature of the Pterothorax of Certain Acrididae (Orthoptera), Ann. Natal Mus., 13: 79—89.
- Grandi M., 1847. Contributi allo studio degli «Ephemeroidei italiani», VIII. Gli scleriti ascellari (Pseudopteralia) degli Ephemeroidei. Zoro Morphologia e Miologia comparate, Boll. Inst. Ent. Univ. Bologna, 16: 85—114.
- Кнох V., 1935. The Body Wall and the Musculature of the Thorax Hexagenia recurvata, in Needham et al. «The biology of mayfly»: 135—178.
- Маки Т., 1938. Studies on the Thoracic Musculature of Insects, Mem. Fac. Sci. Agric. Taihoku, 24, 1: 1—143.
- Матсуда Р., 1956. Morphology of the Thoracic Exoskeleton and Musculature of a Mayfly Siphonurus columbianus Mc. Dunn. (Siphonuridae, Ephemeroptera). A Contribution to the Subcoxal Theory of the Insect Thorax, J. Kans. Entomol. Soc., 29, 3: 92—113.
- Pichler F., 1957. Zur postembryonalen Entwicklung einiger Feldheuschrecken aus der Gattung Podisma Latr., Zool. Anz., 159, 11—12: 291—303.
- Snodgrass R., 1927. Morphology and Mechanism of the Insect Thorax, Smiths. Misc. Coll., 80, 6: 1—108.
- Tiegs O. W., 1955. The Flight Muscles of Insects,— their Anatomy and Histology; with some Observations on the Structure of Striated Muscle in General, Phil. Trans. Roy. Soc. London, 238, 656: 221—346.
- Weber H., 1935. Lehrbuch der Entomologie, Leipzig.

# ONTOGENESIS OF THE THORACAL SKELETON AND MUSCLES OF BAETES SP. (BAETIDAE, EPHEMEROPTERA)

O. M. BOCHAROVA-MESSNER

*Institute of Animal Morphology, USSR Academy  
of Sciences (Moscow)*

## Summary

Ontogenesis of the skeleton and muscles of *Baetes* sp. thorax has been studied. Wing rudiments can be revealed from the I nymphal instar in the form of pleurotergal folds which transform into typical dorso-tergal rudiments of wing cases by the VI nymphal instar only. The pleural suture can be distinguished from the V-VI nymphal instar, being non-homologous to the pleural rib peculiar to the development of the adult insects. In the latter case, it lies along the front edge of the initial pleurite. The subimago and imago skeleton is characterized by mobility of the pleural column at its base. An analysis of the attachment of muscles coupled with the pleural column suggests the existence of a peculiar mechanism controlling the position of the wing plate during flight. Similarly to adult *Thysanura*, the insect of every nymphal instar has two dorsal longitudinal muscles: one of them does not function in nymphae and transforms into the predominant muscle of the mesothoracal segment of the imago during two latest instars; the other is well developed and functions in nymphae, degenerating during moulting for subimago. Dorso-ventral muscles are characterized by an initial homonomy of segments and predomination of tergo-trochanteral muscles which noticeably lose their meaning during two latest instars. The tergo-sternal muscle, prevailing among dorso-ventral muscles of the imago, from the VI nymphal instar develops separating from the first tergo-coxal muscle. Its metamorphosis into the imaginal state mainly occurs during the latest nymphal instar. During this instar muscles coupled with the subalar sclerite and enlarged as a single muscular layer adjoining the pleurite complete their individualization.

---