

Свой первый труд
посвящаю памяти
А. С. ДАНИЛЕВСКОГО

УДК 595.734 : 591.174 : 591.498

A. K. Бродский

**ОРГАНИЗАЦИЯ ПОЛЕТНОЙ СИСТЕМЫ ПОДЕНКИ
EPHEMERA VULGATA L. (EPHEMEROPTERA)**

[A. K. BRODSKY. ORGANIZATION OF THE FLIGHT SYSTEM
OF EPHEMERA VULGATA L. (EPHEMEROPTERA)]

Рядом работ Э. Г. Беккер (1952, 1954, 1956) привлек внимание к далекой от окончательного решения проблеме происхождения крыла насекомых. Его теория выгодно отличается от двух ранее существовавших (гипотеза Окена-Гегенбаура; «паранотальная» гипотеза Мюллера) тем, что прослеживает последовательность развития «крыловидного органа» многоножек в анатомически обособленное крыло. Один из этапов развития крыла насекомых осуществляется, по мнению Беккера, в крыловом аппарате поденок. На основании своих исследований Беккер приходит к выводу, что плейральная (субаллярная) мускулатура поденок, которую он считает гомологичной плейральной мускулатуре *Sympyla*, «всесильно обслуживает полет». К сожалению, иллюстрации статей Беккера оставляют некоторые сомнения по поводу действительной функции мышц среднегруди поденок. Так, например, рисунки 64 и 68 в работе Беккера (1954) дают неверное представление о положении и работе субаллярных мышц.

В связи с выяснением особенностей строения среднегруди поденок представляется возможным решить вопрос о положении отряда *Ephemeroptera* в системе отрядов других насекомых. Мартынов и Шванович расходятся в оценке этого отряда. Первый, основываясь на положении крыльев в покое, относит отряд *Ephemeroptera* к древнекрылым, тогда как Шванович принимает за основу наличие или отсутствие перекрестной крыловой мускулатуры и объединяет поденок с прочими новокрылыми. Третий вариант решения вопроса дает Беккер, который делит всех *Pterygota* на три отдела: *Palaeoptera*, *Mesoptera*, *Neoptera*. Отдел *Palaeoptera* представлен отрядом *Odonata*, отдел *Mesoptera* отрядом *Ephemeroptera*, отдел *Neoptera* включает всех прочих *Pterygota*. Таким образом, мы имеем три различных теории о положении отряда *Ephemeroptera* в системе крылатых насекомых.

Кроме этого, изучение полетного аппарата поденок представляет существенный интерес для выяснения характерных черт примитивного типа полета. Аэродинамические условия полета насекомых однообразны, однако, несмотря на жесткость этих условий, проблема полета решается разными группами насекомых по-разному. Каждая полетная система является адаптацией к конкретному типу полета и безусловно представляет собой результат дифференциации единой исходной схемы. Естественно искать примитивный тип полета в группах, функция полета которых не изменилась или изменилась незначительно во времени (в геологическом смысле). Знание же особенностей примитивного типа полета значительно облегчает решение проблемы возникновения крыла.

Удобным объектом для изучения морфологии и функции крыловых мышц оказался вид *Ephemera vulgata* L.: сравнительная доступность

материала, крупные размеры (16 мм), хорошо дифференцированный субалярный склерит. В целях сравнения (объектом Беккера был род *Siphlonurus*) общие принципы были прослежены по всему отряду.

Для обозначения элементов скелета и мускулатуры была использована номенклатура, принятая в работе Нокс (Knox) (Needham, 1935).

Автор выражает глубокую благодарность А. С. Данилевскому, ныне покойному, чьи ценные указания легли в основу настоящей работы.

СПЕЦИАЛЬНАЯ ЧАСТЬ

Скелет. Скутум подвешен спереди узким прескутумом к фрагме проторакса. Сопряжение прескутума со скутумом обеспечивает вертикальное качание последнего. Медиальная поверхность скутума склеротизована слабо; линиям приложения основных сил соответствуют продольные эндоскелетные складки: первая парапсидная (*Par₁*), вторая парапсидная (*Par₂*) — фокусируют натяжение кутикулы, вызываемое тергостернальной мускулатурой, в точку *A* (рис. 1, *A*),¹ складка, отделяющая параскутеллярный выступ от скутума, фокусирует действие тергококсальной мускулатуры. Относительно скутума подвижен скутеллум, соединенный с ним шарнирно по скутеллярному шву, который в крайней степени выражения может быть представлен щелью. Таким образом, в среднегруди *E. vulgata* осуществляется три типа движения тергита: качание скутума вверх и вниз как единой негибкой системы, вращение скутеллума относительно скутума и движение скутума вперед и назад. Плечо скутеллума несет задний крыловой вырост (*t. C* на рис. 1, *A*), передний же находится на параскутеллярном выступе (*t. B* на рис. 1, *A*). Со скутеллумом тесно связана фрагма мезоторакса, переходящая латерально в постнотум.

Скелет среднегруди *E. vulgata* представлен легким каркасом с большими участками тонкой кутикулы между скелетными складками (рис. 1, *B*). Линии наибольшего напряжения стенки соответствует плейральный столбик, который тянется снизу косо вверх и назад. Его нижний конец приходится на опорный склерит тергостернальной мускулатуры, которая является самой мощной мускулатурой, поднимающей крыло. Этим и определяется своеобразное положение плейрального столбика, так как по этой линии существенна угроза выгибания стенки тела. Функцию опоры ноги плейральный столбик теряет. Точки *A* и *B* (рис. 1, *B*) — наиболее склеротизованные. От точки *B* под прямым углом назад тянется ребро, соединяющее плейральный столбик с постнатальным мостом; под углом 45° отходит слабый отросток, сочленяющий плейральный столбик с тазиком. Плейральный крыловой вырост венчает склерит сложной формы, который имеет возможность ограниченного вращения вокруг вертикальной оси. Эпистернит и эпимерит низведены до небольших участков кутикулы, прилегающих к столбику.

Стернит слагается пятью склеритами (рис. 1, *B*): узким базистернумом, двумя опорными склеритами тергостернальной мускулатуры и двумя опорными склеритами субалярной мускулатуры.

Аксиллярный аппарат. Выяснение схемы аксиллярного аппарата затруднено из-за отсутствия единой плоскости расположения элементов, а также образования комплексов слившихся склеритов. Более ясную

¹ Обозначения к рисункам 1—5: *An* — основная анальная жилка, *Ax* — аксиллярный склерит, *AWP* — передний крыловой вырост, *B* — скоба, *Ba* — базалярный склерит, *Bs* — базистернум, *C* — костальная жилка, *Cx* — кокса, *Fu* — фурка, *H* — плечевая пластиинка, *LE* — скутеллярный шов, *Par* — парапсидные складки (*Par₁* и *Par₂* — 1-я и 2-я складки), *Ph* — фрагма, *PLA* — плейральные крыловые выросты, *PN* — постнотум, *Ps* — прескутум, *PWP* — задний крыловой вырост, *R* — радиальная жилка, *Sa* — субалярный склерит, *SC* — субкостальная жилка, *Sc* — скутум, *Sct* — скутеллум, *Sp* — дыхальце, *Tr* — вертлуг; остальные обозначения смотрите в тексте.

картину представляет аксиллярный аппарат нимфы поденки последнего возраста. Незадолго перед линькой на субимаго, когда крыло еще плотно упаковано в крыловом чехлике и занимает типичное положение назад, а базалярный и субалярный склериты не выражены, аксиллярный аппарат представлен пятью элементами (рис. 2). Строение аксиллярного аппарата наиболее специализированных форм (сем. *Caenidae*) дает осно-

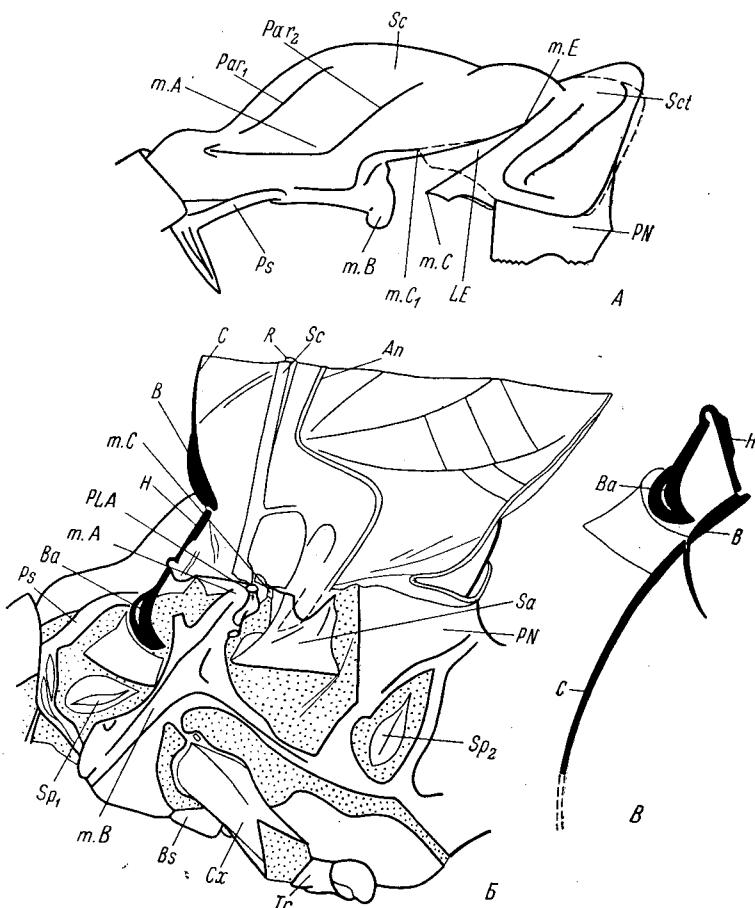


Рис. 1. Скелет среднегруди *Ephemera vulgata* L., левая сторона.
A — тергит, пунктирной линией обозначено положение плеча скутеллума при опущенном крыле; B — плейральная область, крыло поднято, пунктирной линией обозначены границы склерита 3 Ax; В — положение костальной жилки при опущенном крыле.

вание для гомологизации склерита *A* с передним крыловым выростом (Беккер называет его передним аксиллярным склеритом). Склерит *B* морфологически и функционально соответствует первому аксиллярному склериту. По всей длине своей большей стороны он связан со склеритом, который лежит на плейральном крыловом выросте. Состояние второго аксиллярного склерита у личинки поденки дает объективное представление о его форме (форма бумеранга) и связи с остальными склеритами. У имаго второй аксиллярный склерит слит с медиальной пластинкой в морфологически единую систему, поэтому Беккер несправедливо принимает за второй аксиллярный склерит полусферическое утолщение в основании радиальной жилки. Следующий крышеобразный склерит идентифицируется Беккером с третьим аксиллярным склеритом. Морфологически это верно. Доказательством может служить и снабже-

ние третьего склерита плейроаллярной мышцей. Склерит E , принимаемый Беккером за четвертый аксиллярный склерит, — задний крыловой вырост.

В аксиллярном аппарате $E. vulgata$ (рис. 3) передний крыловой вырост шарнирно соединен с гибким параскутеллярным выступом. Жесткость соединения незначительна и не может обеспечить передачу движения спинки на крыло при угле шарнира 90° (угол шарнирно соединенных плоскостей по часовой стрелке от параскутеллярного выступа), но вся система опускается под действием дорсовентральных мышц при небольших углах шарнира. Сочленение: передний крыловой вырост — $1 Ax$ склерит обеспечивает ограниченную свободу движения вокруг двух взаимно перпендикулярных осей в горизонтальной плоскости. Связь $1 Ax$ склерита с $2 Ax$ склеритом допускает лишь некоторое движение вокруг продольной оси. $2 Ax$ склерит неподвижно слит с полусферическим

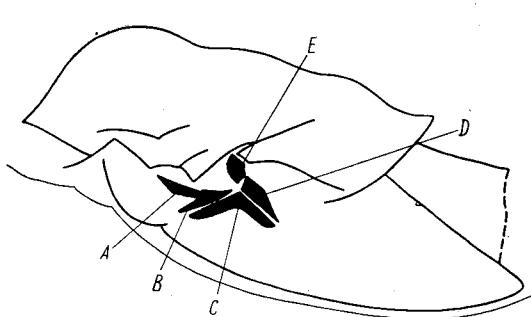


Рис. 2. Среднегрудь нимфы поденки последнего возраста, левая сторона.

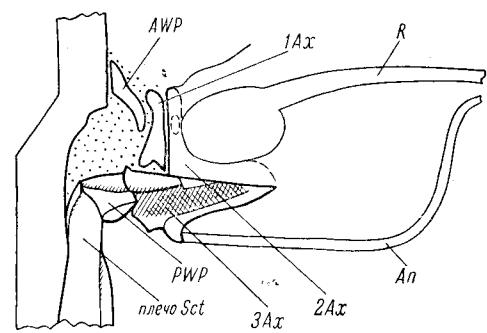
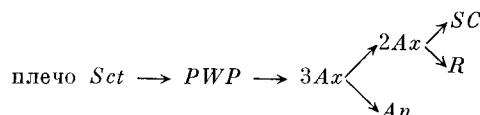


Рис. 3. Правый аксиллярный аппарат *Ephemerella vulgata* L., вид сверху, пунктирной линией обозначены склерит $2 Ax$ и место плейрального крылового выроста.

утолщением в основании радиальной жилки. Плечо $2 Ax$ склерита, перпендикулярное продольной оси тела, жестко связано с $3 Ax$ склеритом. Сочленения: задний крыловой вырост — $3 Ax$ склерит и плечо скутеллума — задний крыловый вырост образуют сложные шарниры так, что при подъеме плеча скутеллума вверх латерально плоскость заднего крылового выроста из вертикальной становится почти горизонтальной. Скручивание происходит передним краем заднего крылового выроста внутрь. Принцип действия сводится к передаче механического усилия по цепи:



Полусферическое утолщение в основании радиальной жилки и резкий изгиб основной анальной жилки есть результат того, что движение спинки на крыло передается через задний крыловой вырост. И поэтому возникает необходимость прочной связи в основании крыла, так как основное аэродинамическое давление приходится на передний край крыла (SC и C).

Мускулатура 1. Первая продольная спинная мышца (Dlm_1). Основная мышца, производящая энергию удара вниз (рис. 4, A). Усилие сокращения через фрагму мезоторакса передается на скутеллум, соединенный со скутумом вращающимся сочленением в точке E (рис. 1, A), и приводит в движение плечо скутеллума, которое из точки C перемещается в точку C_1 , т. е. вверх и в сторону. Одновременно скутум перемещается назад, в результате чего передний и задний

крыловые выросты сильно сближаются, что вызывает вращение 2 Ax склерита вокруг трансверсальной оси. При этом крыло, шарнирно закрепленное в точке B (передний крыловой вырост), опускается и в то же время скручивается передним краем вниз, т. е. пронищает.

2. Вторая продольная спинная мышца (DLm_2). Не описана до сих пор ни в одной полетной системе, хотя функция ее может быть существенной (рис. 4, A). Находится в состоянии тонического сокращения во время работы крыльев. Вероятно, меняет упругие характеристики скутеллума и тем самым приводит плечо скутеллума в «готовность».

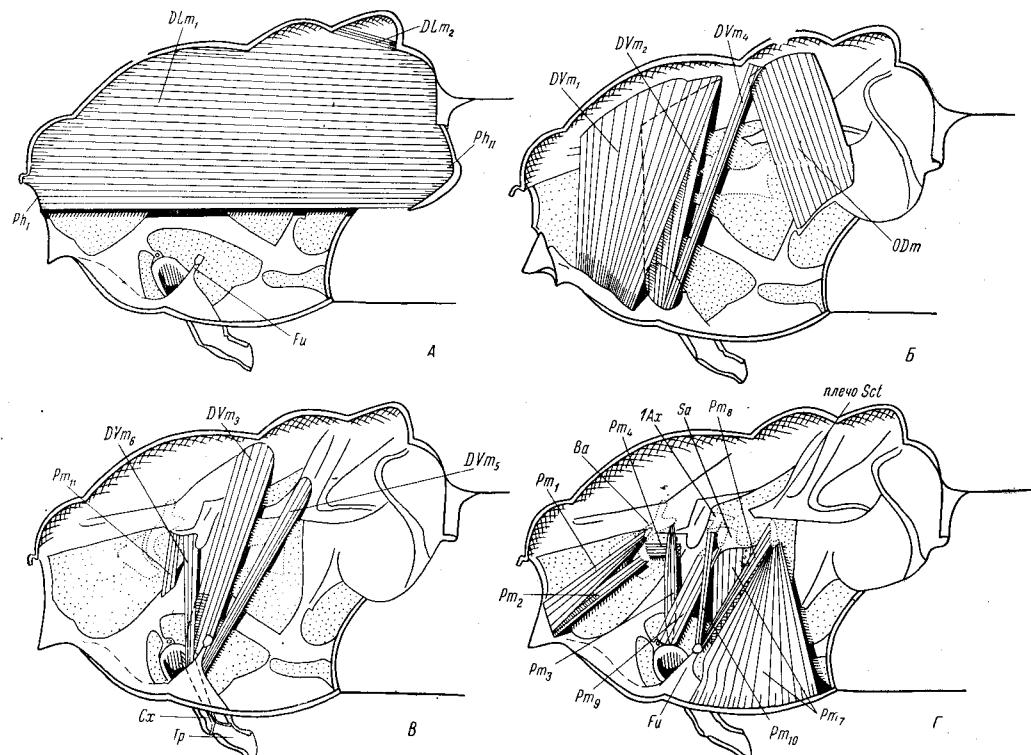


Рис. 4. Мускулатура среднегруди *Ephemera vulgata* L., продольный разрез, правая сторона, вид изнутри.

A, Б, В, Г — различные группы мышц.

3. Косая спинная мышца (ODm). Вентральное причленение — на постнотуме, дорсальное — на скутуме. Выяснение конкретной функции затруднено, так как при движении постнотума ODm будет являться депрессором крыла, а при движении скутума — леватором (рис. 4, Б).

4. Дорсовентральные мышцы (DVm_1 , DVm_2 , DVm_3 , DVm_4 , DVm_5 , DVm_6). Тергостеральная (DVm_1) основная мышца, продуцирующая энергию удара вверх, что соответствует ее сильному развитию (рис. 4, Б). Вентральное причленение — на стерните, дорсальное — на скутуме латеральное первой парапсидной складки.

Три тергококсальные мышцы (DVm_2 , DVm_4 , DVm_5) лишены бифункционального значения. Точка опоры ноги — плейральное сочленение коксы — переместилась выше точки прикрепления мышц, поэтому все три мышцы могут выступать только как аддукторы тазика, являясь антагонистами упругих сил деформации плейрального сочленения. В отношении крыла мышцы DVm_2 , DVm_3 , DVm_4 являются синергистами тергостеральной мышцы. Мышца DVm_5 регулирует степень закрытия

скутеллярной щели плечом скутеллума и таким образом может задерживать естественную пронацию крыловой пластинки при движении крыла вниз. Терготрохантеральная мышца DVm_6 (рис. 4, В) отводит крыло, т. е. выступает в несколько необычной роли, являясь синергистом передней тергоплейральной мышцы.

5. Базалярные мышцы (Pm_1 , Pm_2 , Pm_3 , Pm_4). Базалярный склерит занимает свое обычное место и морфологически представлен трехплечим рычагом (рис. 4, Г), который снабжен двумя парами тонких мышц. Роль базалярного комплекса сильно отличается от таковой в обычной схеме крылоносного сегмента. Это, по-видимому, обусловило принятие базалярного склерита Беккером за тегулу. Действительно, базалярный склерит связан с крылом через плечевую пластинку (рис. 1, Б), один конец которой соченен с дистальным плечом базалярного склерита, а другой — со скобой (Вгасе) крыла (В-с Беккера). Оба соплеления имеют свободу вращения в противоположных направлениях. Подобная связь базалярного склерита с крылом не может обеспечить передачу усилия на костальную и субкостальную жилки крыла, но лимитирует движение продольной оси крыла. На рис. 1, Б и 1, В показано положение элементов трехчленной цепи (Ва—Н—В) при поднятом и опущенном крыле соответственно. Этим обеспечивается, как указывает Беккер, укорочение переднего края крыла при движении его вниз. Эффект сокращения базалярных мышц проявляется в движении дистального плеча базалярного склерита. Первая базалярная мышца Pm_1 (рис. 4, Г) отводит дистальное плечо, четвертая Pm_4 (рис. 4, Г), являясь неполным синергистом первой, частично отводит и вращает дистальное плечо вперед. Вторая Pm_2 и третья Pm_3 базалярные мышцы врашают его назад. Вклад этих мышц вероятен в изменение положения крыла поднятого и в покое.

6. Субалярные мышцы (Pm_7 , Pm_8 , Pm_9). Субалярный склерит несет в задней части пальцеобразный вырост (основное плечо), к которому прикрепляется третья субалярная мышца Pm_8 (рис. 4, Г) и одна из головок (*insertio*₁, рис. 5, Б) первой субалярной мышцы Pm_7 (рис. 4, Г). Вторая головка первой субалярной мышцы (*insertio*₂) прикрепляется к верхнему краю пластины. Спереди, к полукруглой аподеме (переднее плечо) присоединяется вторая субалярная мышца Pm_9 (рис. 4, Г). Под склеритом лежит область тонкой мембранны, перекрываемая пластииной склерита при перемещении заднего края склерита вниз; передне-верхний край пластины неподвижно закреплен на плейрите (точка С, рис. 1, Б). При сокращении первой субалярной мышцы основное плечо опускается и одновременно разворачивается проксимальным концом вниз. В свою очередь оно своим дистальным концом и при помощи связки (рис. 5, А) разворачивает вершину З Ax склерита, а вместе с ним и все крыло вниз. Продольная ось крыла при этом сильно отклоняется назад. Одновременное сокращение третьей субалярной мышцы ставит плоскость субалярного склерита перпендикулярно главной оси тела. Вторая субалярная мышца, по-видимому, уравновешивает первую.

7. Мышца первого аксилярного склерита (Pm_{10}). Тонкая мышца, прикрепляющаяся к проксимальному выступу 1 Ax склерита (рис. 4, Г). Возможен вклад этой мышцы в контроль угла атаки.

8. Передняя тергоплейральная мышца (Pm_{11}). Слабая мышца (рис. 4, В). Является абдуктором крыла.

9. Плейронаальная мышца (Pm_{14}) *Origo* — на плейральном столбике (т. С на рис. 1, Б, 5, А), хотя оно морфологически соответствует *insertio*, которое приходится на 3 Ax склерит. Содействует контролю плоскости удара. *Insertio* ниже *origo*, когда крыло в покое, выше при опущенном крыле, и на одном уровне — при поднятом.

Обсуждение. На основании разбора элементов мезоторакса *E. vulgata* можно представить себе функциональный вклад отдельных частей в создание подъемной силы и силы тяги. Энергия сокращения первой продоль-

ной спинной мышцы, передаваясь через плечо скутеллума и задний крыловый вырост, опускает крыло; этому соответствует изменение угла атаки, который в данном случае зависит от механических свойств системы и отнюдь не является оптимальным. Движение крыла вверх продуцируется дорсовентральной мускулатурой, действующей через передний крыловый вырост. На мышцу $1Ax$ склерита и тергококсальную мышцу DVm_5 ложится функция контроля угла атаки при движении крыла вниз, т. е. вариация его таким образом, чтобы каждой конкретной фазе движения крыла соответствовал оптимальный угол атаки. Достигается это противодействием естественному пронационному движению крыла. Супинацию крыловой пластинки при движении крыла вверх эти мышцы обеспечить не могут. Супинация, подразумевающая в данном случае торможение зад-

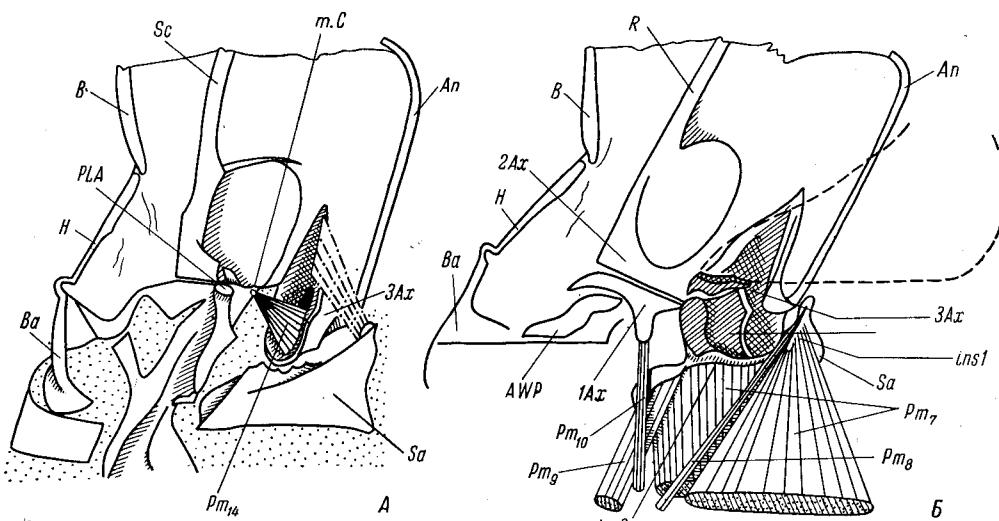


Рис. 5. Основание поднятого крыла *Ephemera vulgata* L.

A — левая сторона (передне-верхний край субаллярного склерита удален); *B* — правая сторона, вид изнутри, пунктирной линией обозначено плечо скутеллума.

него края крыла, может быть обеспечена сокращением косой спинной мышцы в фазе с дорсовентральными. Плоскость удара контролируется плейроаллярной мышцей, изменяющей положение $3Ax$ склерита. Эта мышца настолько слаба, что, вероятно, способна лишь к контролю баланса, тогда как активное изменение плоскости удара ложится на первую субаллярную мышцу, при полном сокращении которой продольная ось крыла отклоняется назад. Это может иметь существенное значение при вертикальных взлетах в брачном танце, так как в противном случае аэродинамическая результирующая стремилась бы опрокинуть насекомое.

Настоящая картина может быть отчасти проверена экспериментально. На базе Лаборатории энтомологии Петергофского биологического института нами была проведена регистрация электрической активности мышц среднегруди самцов *E. vulgata* при фиксированном полете. Толщина вольфрамовых электродов, которыми отводились потенциалы действия, позволяла регистрировать потенциалы от одной моторной единицы. Усиление потенциалов было рассчитано таким образом, чтобы дыхательные сокращения не регистрировались.¹ Мышцы DLm_1 , ODm , DVm_1 , Pm_7 демонстрировали строгие спайки, частота которых совпадает с частотой колебания крыльев (25/сек.). В любом случае величина потенциалов действия, регистрируемых с DLm_1 , коррелирует с амплитудой колебания

¹ Описание методики электрофизиологических и аэrodинамических экспериментов будет дано в другой работе.

крыльев, тогда как величина потенциалов действия Pm_7 с ней не связана, а зависит от сектора, в котором происходит движение крыльев. Так, если крылья колеблются в верхнем секторе, то величина потенциалов действия Pm_7 незначительная, если в среднем, — то она больше, в нижнем секторе — максимальная. При испытаниях в аэродинамической трубе поденка с удаленными субалярными склеритами демонстрировала широкий взмах крыльев, но подъемная сила составляла лишь половину веса тела. Все это говорит о том, что первая субалярная мышца через субалярный склерит блокирует $\mathcal{Z} Ax$ склерит и вместе с ним все крыло при движении его вниз. Таким образом, на Pm_7 ложится функция контроля амплитуды удара крыльев. Наиболее вероятно, что первоначально первая субалярная мышца с успехом могла выступать в роли основного депрессора крыла, но подобное применение ее было ограничено только брачными танцами, которые, возможно, являются наиболее древним режимом полета этого отряда насекомых.

Значительной особенностью мезоторакса *E. vulgata* является неспособность создания значительного запаса энергии в эластичных структурах за счет воедино слитых частей груди. Однако в субалярном склерите может запасаться энергия упругой деформации. Происходит это при поднятом крыле, когда $\mathcal{Z} Ax$ склерит выгибает пластину субалярного склерита. Тем самым субалярный склерит может контролировать энергию крыла в начале его движения вниз.

Третья субалярная мышца сокращается тонически и может служить для фиксации крыла при опускании поденки в брачном танце.

ВЫВОДЫ

1. Особенность среднегруди *E. vulgata* как полетной системы состоит в следующем:

а) план строения аксилярного аппарата отличен от такового у других отрядов насекомых; основное отличие обусловлено передачей усилия с крыловых мышц на крыло не через передний крыловой вырост, а через задний;

б) роль базалярного склерита в движении крыла несущественна;

в) функция субалярного склерита заключается в активном изменении плоскости удара крыла, а также в контроле высвобождаемой энергии, которая, возможно, регулируется амплитудой взмаха, и в контроле упругих свойств скелета.

2. Энергия движения крыла продуцируется непрямой крыловой мускулатурой. Сильное развитие первой субалярной мышцы может быть объяснено особенностью поведения поденок в воздухе.

3. Принимая за основу тип мускулатуры, продуцирующей энергию движения крыла, отряд *Ephemeroptera* следует поместить среди прочих *Neoptera*. Положение крыльев в покое, видимо, не играет существенной роли в эволюции крылатых насекомых, а имеет характер лишь частной экологической адаптации, которая не связана с общим ходом эволюции насекомых. В среднегруди *E. vulgata* есть все необходимое для складывания крыльев на тергите: $\mathcal{Z} Ax$ склерит, плейроалярная мышца, анальноугольная складка крыла. Однако функция этих образований отлична от таковой у насекомых других отрядов, которые могут складывать крылья на тергите.

ЛИТЕРАТУРА

- Беккер Э. Г. 1952. К вопросу о происхождении крыла насекомых. Часть 1. Предшественники крыла насекомых. Вестн. Моск. университета, 9: 59—68.
 Беккер Э. Г. 1954. К вопросу о происхождении и развитии крыла насекомых. Часть 2. К строению, механике и происхождению летательного аппарата поденок (*Ephemeroptera*). Вестн. Моск. университета, 5: 119—130.

Беккер Э. Г. 1956. К вопросу о происхождении и развитии крыла насекомых.
Часть 3. Среднегрудь поденок (Ephemeroptera) и эволюция летательного аппарата насекомых. Вестн. Моск. университета, 6: 105—110.
Needham I. G., I. R. Traver. Hsu Y.-Chi. 1935. The Biology of Mayflies. Ithaca, New York.

Кафедра энтомологии
Ленинградского государственного
университета,
Ленинград.

SUMMARY

1. The peculiarity of mesothorax of the mayfly *Ephemera vulgata* L. as flight system is:

- a) the general plan of axillary apparatus differs from that of other orders of insects. The main difference is due to the transference of an effort from the wing muscles to the wing, through the posterior wing process — rather than through the anterior wing process;
- b) the role of the basalare in the wing movement is negligible;
- c) the subalare has the following functions: active change of wing stroke plane; a control of an output power, which is possibly under the stroke amplitude regulation; a control of elastic properties of the skeleton.

2. The energy of wing movement is produced by the indirect wing musculature. The powerful development of the 1st subalare muscle can be explained by the peculiarity of the mayflies behaviour in the air.

3. Taking as a base the type of the muscles producing the energy of wing movement the order *Ephemeroptera* should be placed among other *Neoptera*. The wing position when at rest, has no significant role in the evolution of winged insects, but only is an adaptation which is not connected with the general way of insects evolution. The construction of the mesothorax of *E. vulgata* has all the necessary for the wing folding: 3 Ax sclerite, flexor muscle of wing, jugal fold of wing. But the function of these parts are different from that of the insects haveing a possibility to fold the wings horizontally over back.