

УДК 595.734 : 591.499

А. К. Бродский

ЭВОЛЮЦИЯ КРЫЛОВОГО АППАРАТА ПОДЕНОК
(EPHEMEROPTERA)

[A. K. BRODSKY. EVOLUTION OF THE FLIGHT APPARATUS OF EPHEMEROPTERA]

При изучении путей формирования и эволюции крылового аппарата насекомых различные авторы часто обращаются к строению грудного отдела поденок (Dürken, 1907; Беккер, 1954, 1956; Бочарова-Месснер, 1965, и др.). Однако существует сравнительно небольшое количество работ, претендующих на полное описание морфологии грудного отдела этих насекомых (Кнох, 1935; Маки, 1938; Matsuda, 1956; Tsui, 1970). Использование в качестве объекта исследования разных видов, занимающих различное положение в системе отряда, привело к возникновению противоречивых взглядов на некоторые моменты организации крылового аппарата поденок. Так, в настоящее время не существует единой точки зрения по поводу строения аксиллярного аппарата, гомологии целого ряда крыловых мышц и принципа действия всего крылового аппарата. В связи с этим возникла необходимость проведения сравнительно-морфологического исследования птероторакса поденок с целью выявления единой для отряда картины и выяснения путей его эволюции.

При выполнении данной работы была изучена морфология крылового аппарата у 17 видов поденок, принадлежащих следующим семействам: *Ametropodidae*, *Baetidae*, *Behningiidae*, *Caenidae*, *Ephemerellidae*, *Ephemeridae*, *Heptageniidae*, *Metretopodidae*, *Oligoneuriidae*, *Palingeniidae*, *Polymitarcidae*, *Siphonuridae*. Для обозначения частей скелета была использована номенклатура, разработанная Снодграссом (Snodgrass, 1935) и усовершенствованная Мацуда (Matsuda, 1970). Для обозначения мускулатуры была разработана оригинальная номенклатура, основанная на топографии мышц.

АКСИЛЛЯРНЫЙ АППАРАТ

Первый аксиллярный склерит обычной схемы аксиллярного аппарата (Snodgrass, 1935) несет основную нагрузку в передаче движения тергита на крыло: с переднего крылового выступа тергита на второй аксиллярный склерит и субкостальную жилку. Третий аксиллярный склерит ориентирован своей длинной осью перпендикулярно продольной оси тела. Этот склерит расположен между задним крыловым выступом тергита и системой анальных жилок. Кроме того, третий аксиллярный склерит имеет контакт со вторым аксиллярным склеритом, лежащим на плевральном выросте.

Взяв за основу этот принцип строения аксиллярного аппарата, можно показать, что у поденок в области сочленения крыла с тергитом среднегруди находятся три типичных аксиллярных склерита, гомологичных склеритам обычной схемы аксиллярного аппарата (рис. 1). Специфичным для поденок является утрата связи первого аксиллярного склерита

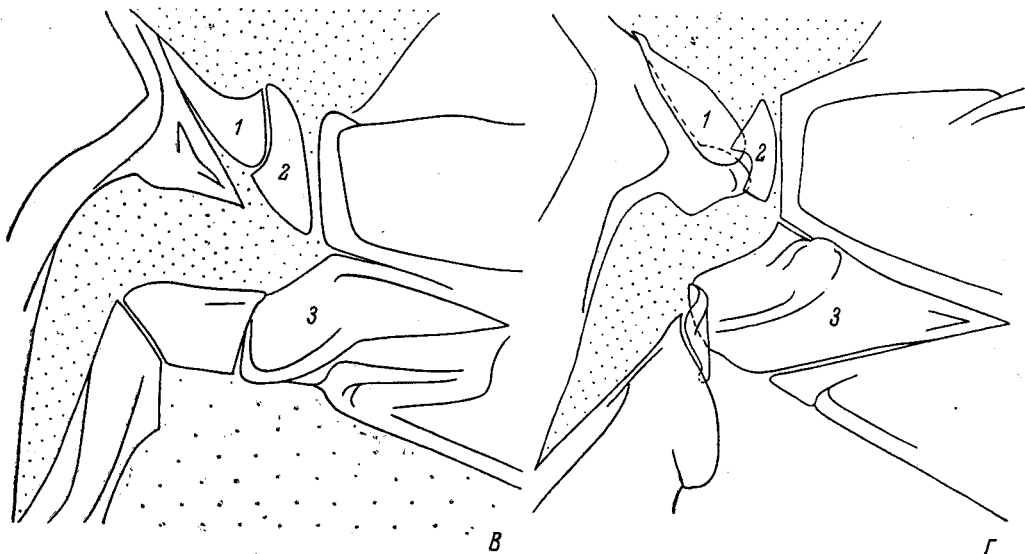
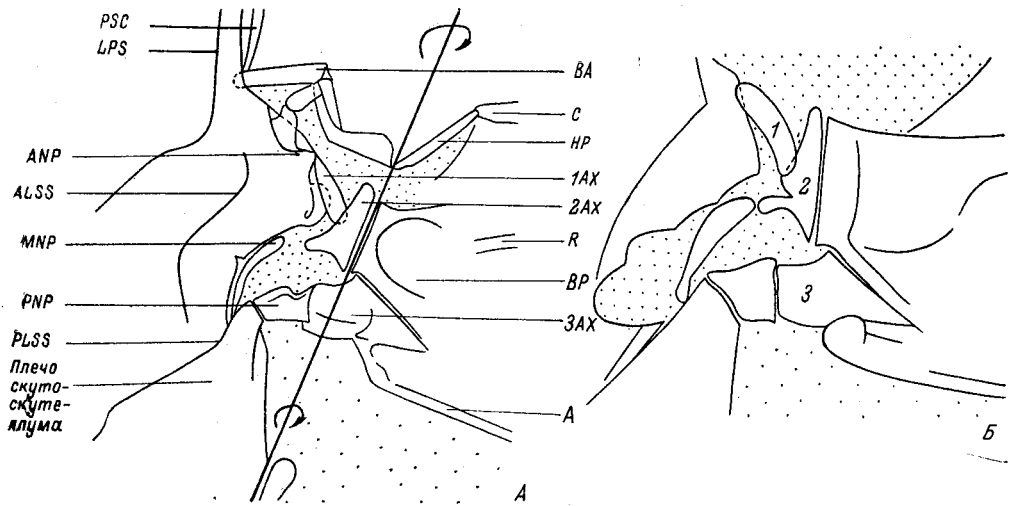


Рис. 1. Правый аксиллярный аппарат среднегруди различных видов поденок.

A — *Metretopus norvegicus* Etn. (A — анальная жилка; ALSS — антеролатеральный скутальный шов; ANP — передний крыловой выступ; AX — аксиллярный склерит; BA — базальный склерит; BP — базальная пластинка; C — костальная жилка; HP — плечевая пластинка; LPS — латеральная парасидная складка; MNP — средний крыловой выступ; PLSS — постеролатеральный скутальный шов; PNP — задний крыловой выступ; PSC — прескутум; R — радиальная жилка, толстой линией показана ось вращения крыла); Б — *Rhythrogena tianschanica* Br.; В — *Palingenia longicaudata* Oliv.; Г — *Behningia lestagei* Mot. et Bas.; Д — *Ametropus eatoni* Br.; Е — *Parametletus chelifer* Bgtn.; Ж — *Heptagenia fuscogrisea* Retz.

с субкостальной жилкой. Третий аксиллярный склерит, несущий у этих насекомых основную нагрузку в передаче движения тергита на крыло (Бродский, 1970), слит с базальной пластинкой и утерял связь со вторым аксиллярным склеритом.

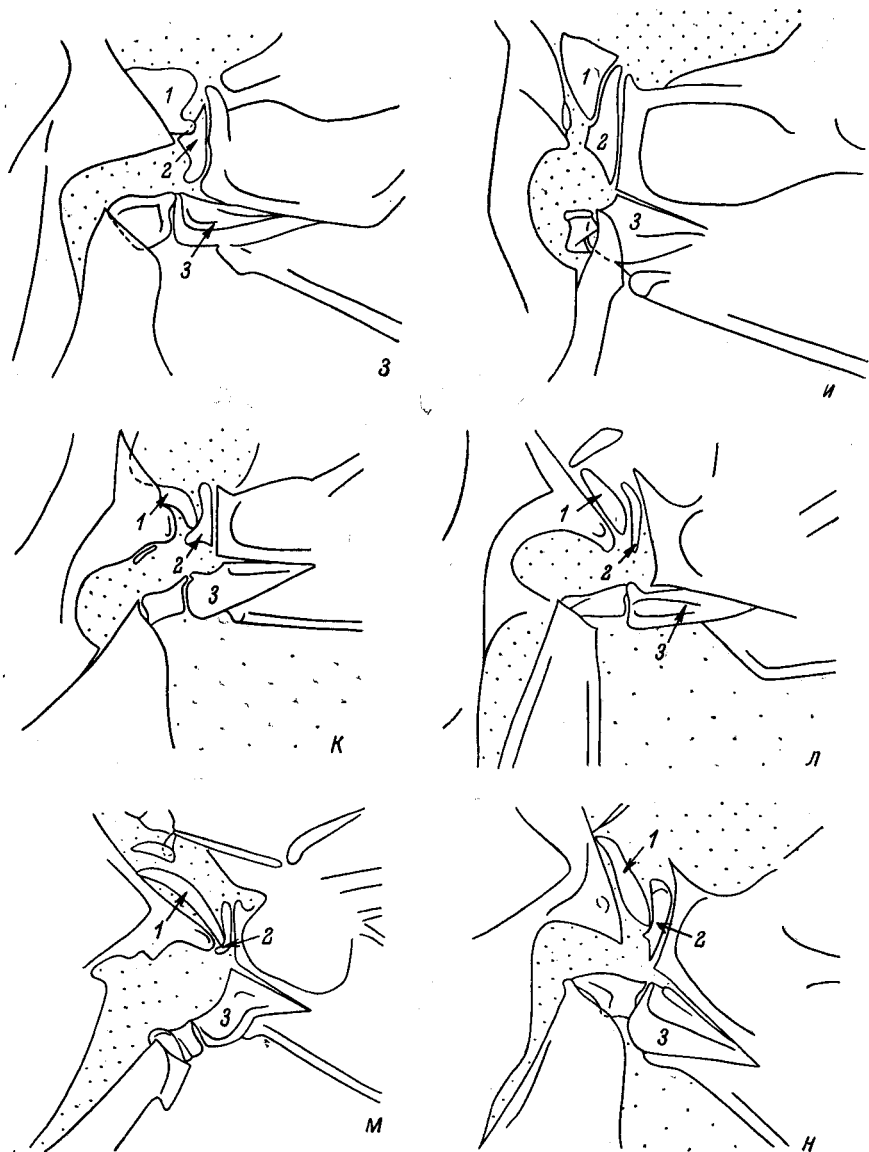


Рис. 1 (продолжение).

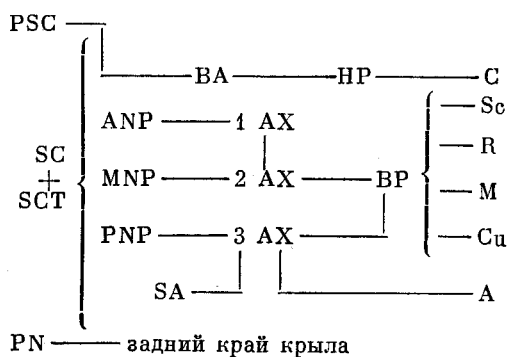
З — *Baetis vernus* Curt.; И — *Leptophlebia pacifica* McDunn. (по Tsui, 1970, с изменениями); К — *Ephemera ignita* Poda; Л — *Caenis undosa* Tiens.; М — *Oligoneuriella rhenana* Imh.; Н — *Polymitarcus nigradorsum* Tshern. Цифры на рис. Б—Н соответствуют аксиллярным склеритам.

В аксиллярном аппарате некоторых видов был найден еще один склерит, расположенный между плечом скутоскутеллума и проксимальным отростком второго аксиллярного склерита (Grandi, 1947; Matsuda, 1956). Основываясь на топографии этого склерита у *Siphonurus columbianus* McDunn., Мацуда (Matsuda, 1956) гомологизирует его с третьим склеритом обычной схемы аксиллярного аппарата. Если это действительно так, то рассматриваемый склерит, кроме того, должен иметь контакт с системой анальных жилок и задним крыловым выступом тергита или

хотя бы только с одним из этих элементов. Этого, однако, не наблюдается ни у одного из исследованных видов. Кроме того, существенно, что данный склерит присутствует в аксиллярном аппарате видов, относящихся к наиболее генерализованным родам: *Siphonurus* Etn., *Parameletus* Bgt. и т. д. Среди видов сем. *Leptophlebiidae* этот склерит найден в аксиллярном аппарате среднегруди *Aprionyx tricuspидatus* Crass (Tsui, 1970). Характерно, что род *Aprionyx* Barn. является одним из наиболее примитивных в сем. *Leptophlebiidae* (Peters, Edmunds, 1970). Таким образом, рассматриваемый склерит встречается в аксиллярном аппарате наиболее примитивных поденок.

На основании вышеизложенного можно следующим образом представить образование данного склерита. Известно, что тергит тизанурообразных предков крылатых насекомых был представлен нерасчлененной пластиной с двумя швами на переднем крае (Matsuda, 1970). В связи с приобретением крыльев на тергите появляется ряд дополнительных швов, одним из которых является парный постеролатеральный скутальный шов (рис. 2). В эволюции крылового аппарата поденок этот шов приобретает особенно большое значение, так как благодаря ему появляется возможность вращения части тергита, расположенной позади шва и латерально несущей задние крыловые выступы, относительно передней части. Вертикальное же качание передней части тергита осуществляется, не вовлекая в это движение заднюю часть. Дальнейшее увеличение подвижности частей тергита определяется образованием щели на месте постеролатерального скутального шва. В свою очередь этот процесс связан с мембранизацией отделов тергита, расположенных в дистальных частях этого шва. Таким образом, рассматриваемый склерит, расположенный именно в этом месте, представляет собой участок тергита, оставшийся на месте ранее однородно склеротизованного отдела. Принимая во внимание положение этого участка тергита, он может быть обозначен как средний крыловой выступ. Связь каждого из аксиллярных склеритов с соответствующим крыловым выступом тергита, как нам кажется, является состоянием, близким к исходному в развитии крылового аппарата насекомых. Следует отметить, что средний крыловой выступ поденок не гомологичен «среднему крыловому выступу» насекомых других отрядов (La Greca, 1947), так как последний сочленяется с первым аксиллярным склеритом.

Для тех видов поденок, у которых сохраняется средний крыловой выступ, схема связи элементов скелета в горизонтальной плоскости выглядит следующим образом:



Сохранение среднего крылового выступа у некоторых видов поденок объясняется тем влиянием, которое он оказывает на характер деформации тергита, вызываемой сокращением продольной спинной мускулатуры. Редукция среднего крылового выступа не меняет общего принципа связи и функционирования элементов аксиллярного аппарата, но отражается на форме просвета постеролатеральной скутальной щели.

МУСКУЛАТУРА

В первую таблицу сведены данные по изучению мускулатуры среднегруди, во вторую — мускулатуры заднегруди. Сильное (rs) или слабое (rw) развитие той или иной мышцы оценивалось относительно соответствующей мышцы *Siphonurus linnaeanus* Etn. Исключение составляет мышца Tm3, степень развития которой сравнивалась с соответствующей мышцей *Ephemera vulgata* L. В таблицы включены только мышцы, имею-

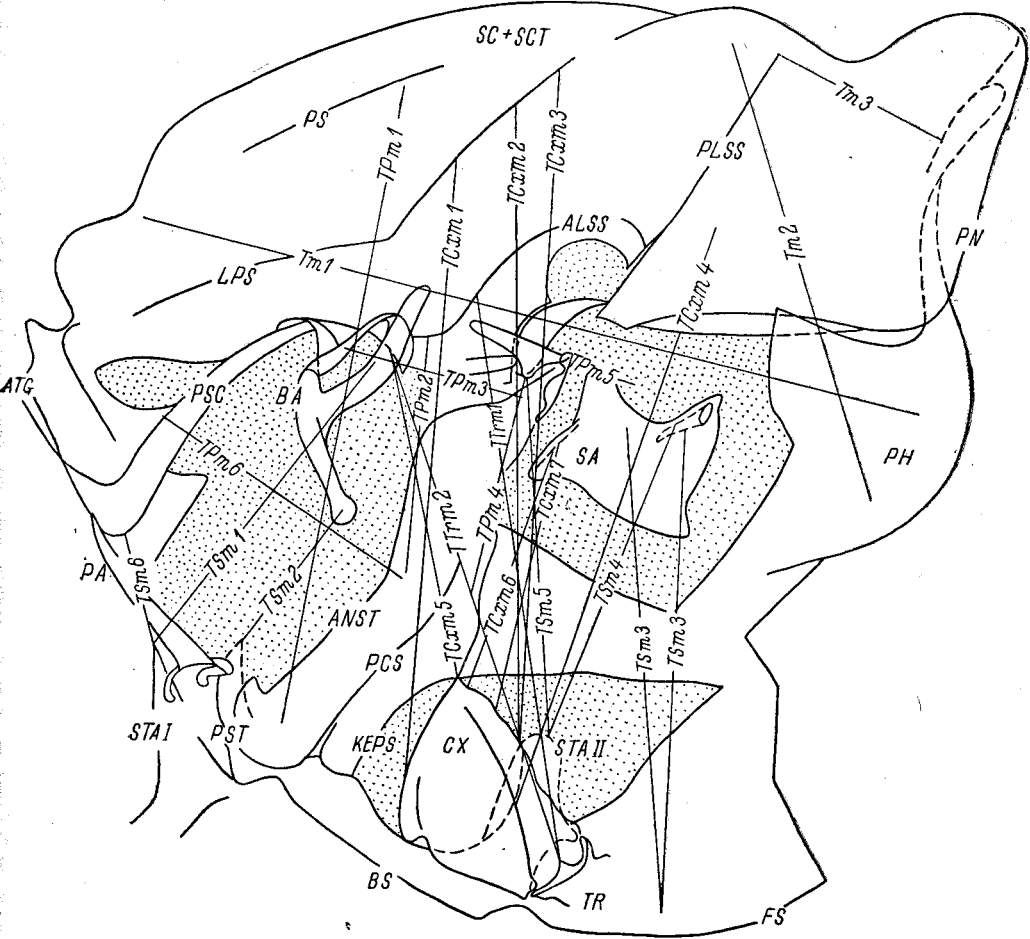


Рис. 2. Схема мускулатуры генерализованного крылоносного сегмента поденки.

ANST — анаэпистернум; ATG — акротергит; BS — базистернум; CX — кокса; FS — фуркастернум; KEPS — катэпистернум; PA — преаларный мост; PCS — паракоксальный шов; PH — задняя фрагма; PN — постнотум; PS — парасидальная складка; PST — престернит; SA — субаларный склерит; SC + SCT — скутоскутеллум; STAI — стернальный апофиз проторакса; STAII — стернальный апофиз мезоторакса; TR — трохантер; остальные обозначения см. на рис. 1.

щие отношение к движению крыльев, т. е. мышцы прямого и непрямого действия, а также мышцы, меняющие упругие характеристики скелета. Плеврококсальная мышца, которая, по предположению Бочаровой-Меснер (1965), является мышцей непрямого действия, не внесена в таблицы ввиду ее одинакового развития у всех исследованных видов.

Поскольку на схеме мускулатуры генерализованного крылоносного сегмента поденки (рис. 2) изображены места прикрепления мышц, подробная их топография не приводится. Необходимо остановиться лишь на тех мышцах, относительно мест прикрепления которых существуют разногласия, приводящие к различному толкованию их функционального значения. При указании мест прикрепления перечисляемых ниже мышц первым указывается ее подвижный конец.

Таблица 1

Мукулатура среднегруды различных видов поденок

Обозначение мышц	<i>Siphonurus colum- bianus</i> McDunn (Matsuda, 1959)	<i>Siphonurus lima- eanus</i> Ehn.	<i>Parametelus chelifer</i> Bgtm.	<i>Ametropus eatoni</i> Br.	<i>Metroporus norvegi- cus</i> Ehn.	<i>Prhmetrella ignita</i> Poda	<i>Leporhobia pact- ifera</i> McDunn. (Tsuji, 1970)	<i>Baetis ternus</i> Curt.	<i>Centropilum lute- olum</i> Müll.	<i>Podopterus hyalinus</i> Ulm. (Maki, 1938)	<i>Podopterus petersoni</i> Lest.	<i>Hertania fusco- grisea</i> Retz.	<i>Rhythrogena tian- schatica</i> Br.	<i>Hexagenia recurvata</i> Morg. (Knoch, 1935)	<i>Ephemera uligata</i> L. (Бродский, 1970)	<i>Polymitarcus nigri- dorsum</i> Tshern.	<i>Palingenia longi- caudata</i> Oliv.	<i>Bembingia testagei</i> Mot. et Bac.	<i>Oligoneurilla the- nana</i> Imh.	<i>Gaetis undosa</i> Tiens.	
Tm1	30	++	++	++	++	++	4	rs	++	20	++	++	rs	Dlm	Dlm1	++	++	++	++	+	+
Tm2	31	++	++	++	++	++	4	rs	++	21	++	++	rw	Dm	ODm	++	++	++	++	+	+
Tm3	—	++	++	++	++	++	—	++	++	—	++	++	rw	—	Dlm2	++	++	++	++	+	+
TPm1	43	++	++	++	++	++	6	++	++	25	++	++	++	Dvm1	Dvm4	++	++	++	++	+	+
TPm2	45	++	++	++	++	++	43	++	++	29	++	++	++	Pm11	Pm4	++	++	++	++	+	+
TPm3	42	++	++	++	++	++	10	++	++	30	++	++	++	Pm5	—	rs	rs	rs	rs	+	+
TPm4	51	++	++	++	++	++	—	++	++	32	++	++	++	—	Pm14	++	++	++	++	+	+
TPm5	53	++	++	++	++	++	22a	++	++	—	++	++	++	—	—	++	++	++	++	+	+
TPm6	44	++	++	++	++	++	7	++	++	—	++	++	++	—	—	++	++	++	++	+	+
TCxm1	32	++	++	++	++	++	41	++	++	36	++	++	++	DVm2	DVm2	++	++	++	++	+	+
TCxm2	33	++	++	++	++	++	19	++	++	39	++	++	++	DVm3	DVm3	++	++	++	++	+	+
TCxm3	34	++	++	++	++	++	—	++	++	40	++	++	++	DVm4	DVm4	++	++	++	++	+	+
TCxm4	35	++	++	++	++	++	21	++	++	—	++	++	++	DVm5	DVm5	++	++	++	++	+	+
TCxm5	50	++	++	++	++	++	48	++	++	31	++	++	++	Pm3	Pm3	++	++	++	++	+	+
TCxm6	37	++	++	++	++	++	23	++	++	41	++	++	++	Pm9	Pm9	++	++	++	++	+	+
TCxm7	—	++	++	++	++	++	22	rw	rw	—	++	++	++	—	—	++	++	++	++	+	+
TSm1	40	++	++	++	++	++	8	++	++	33	++	++	++	Pm1	Pm1	rs	rs	rs	rs	+	+
TSm2	41	++	++	++	++	++	9	++	++	34	++	++	++	Pm2	Pm2	++	++	++	++	+	+
TSm3	38	++	++	++	++	++	5	++	++	26	++	++	++	Pm7	Pm7	++	++	++	++	+	+
TSm4	39	++	++	++	++	++	20	++	++	27	++	++	++	Pm8	Pm8	++	++	++	++	+	+
TSm5	52	++	++	++	++	++	17	++	++	28	++	++	++	Pm10	Pm10	++	++	++	++	+	+
TSm6	—	++	++	++	++	++	2	++	++	8,24	++	++	++	—	rw	++	++	++	++	+	+
TTm1	48	++	++	++	++	++	14	++	++	44	++	++	++	DVm6	DVm6	++	++	++	++	+	+
TTm2	—	++	++	++	++	++	—	++	++	—	++	++	++	Pm3	—	++	++	++	++	+	+

Мускулатура заднегруди различных видов поденок

Обозначение мышц	<i>Siphonurus co- lumbianus</i> McDunn. (Mat- suda, 1956)	<i>Metretopus nor- vegicus</i> Etn.	<i>Leptoplebia pa- cifica</i> McDunn (Tsui, 1970)	<i>Baetis vernus</i> Curt.	<i>Clocon dipterum</i> L.	<i>Ecdyonurus hya- linus</i> Ulm. (Maki, 1938)	<i>Ecdyonurus pe- terseni</i> Lest.	<i>Heptagenia fusco- grisea</i> Retz.	<i>Hexagenia recur- vata</i> Morg. (Кнох, 1935)	<i>Ephemera vulgata</i> L.	<i>Palingenia longi- caudata</i> Oliv.	<i>Oligoneuriella rhenana</i> Imh.
Tm1	63	+	1	+	+	47	+	+	DLm	+	+	+
Tm2	64	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Tm3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	—
TPm1	71	+	2	+	+	51	+	+	DVm1	+	+	+
TPm2	72	+	6	+	—	54	+	+	Pm2	+	+	+
TPm3	—	—	20	—	—	55	—	—	Pm3	+	+	—
TPm4	76	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
TPm5	—	—	—	—	—	57	+	+	Pm6	+	—	—
TPm6	—	—	5	—	—	—	—	—	—	—	—	—
TCxm1	65	+	4	+	—	59	+	+	DVm2	+	+	+
TCxm2	66	+	12	+	+	62	+	+	DVm3	+	+	+
TCxm3	—	—	—	—	—	63	—	—	—	—	—	—
TCxm4	67	+	17	—	—	—	+	+	—	+	+	+
TCxm5	78	+	15	+	—	56	+	+	Pm1	+	+	+
TCxm6	69	+	16	+	—	—	+	+	Pm5	+	+	+
TCxm7	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
TSm1	—	—	—	—	—	50	+	+	—	—	—	+
TSm2	—	—	—	—	—	—	+	+	—	—	—	—
TSm3	—	+	8	—	—	52	+	+	—	—	+	—
TSm4	70	+	9	+	+	—	—	—	DVm4	+	+	+
TSm5	77	+	11?	—	—	—	—	—	Pm4	+	+	+
TSm6	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
TTrm1	74	+	13	+	+	66	+	+	DVm5	+	+	+
TTrm2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

TPm2 : скутоскутеллум в районе передней трети антеролатерального скутального шва — анаэистернум.

TPm3 : место сочленения базальрного склерита со скутоскутеллумом и прескутумом — плевральный крыловой вырост.

TPm5 : третий аксиллярный склерит — плевральный крыловой вырост.

TCxm5 : место сочленения базальрного склерита со скутоскутеллумом перед передним крыловым выступом — кокса в месте ее сочленения с плевритом.

TCxm7 : передняя аподема субальрного склерита — задний край коксы. Мышцы TCxm6 и TCxm7 образовались в результате расщепления единой мышцы на две. В случае наличия одной из двух мышц не всегда ясно, какая именно присутствует.

TSm1 : базальрный склерит — стернальный апофиз переднегруди. Мышцы TSm1 и TSm2, по мнению Мацуда (Matsuda, 1970), гомологичны тергостернальным мышцам *Lepisma saccharina* L. На этом основании, а также учитывая, что ни у одного другого отряда насекомых эти мышцы не обнаружены, они помещаются среди тергостернальной, а не, как это делает Мацуда, плевростернальной мускулатуры. Вентральное приращение у ряда видов смещается на аподему престернита.

TSm6 : передний конец прескутума — стернальный апофиз прото-ракса. У *Polymitarcys nigridorsum* Tshern. и *Oligoneuriella rhenana* Imh. дорсально приращение находится на преальрном мосту. У *Ecdyonurus peterseni* Lest. эта мышца вентрально приращается к аподеме престернита, дорсально — к прескутуму двумя головками.

ФУНКЦИОНАЛЬНОЕ ЗНАЧЕНИЕ МЫШЦ ГЕНЕРАЛИЗОВАННОГО КРЫЛОНОСНОГО СЕГМЕНТА

Работа крылового аппарата поденок осуществляется следующим образом. Сокращение мышцы Tm1 вызывает резкое перемещение части скутоскутеллума, расположенной до постеролатеральных скутальных швов, назад. При этом задняя часть скутоскутеллума, подвижно соединенная с передней, вращается, вследствие чего плечи скутоскутеллума поднимаются вверх и в стороны. Крылья, шарнирно закрепленные в месте передних крыловых выступов, опускаются. При опускании вершины крыла ниже уровня плеврального крылового выроста в действие вступают мышцы субальярного склерита: TSm3, TCxm6 и TCxm7, ранее лишенные возможности опускать крыло из-за недостаточной длины рычага, образованного связью вершины субальярного склерита с корнем крыла.

Движение крыла вверх обеспечивается сокращением мышц-леваторов, которыми являются все дорсовентральные мышцы с дорсальным причленением на скутоскутеллуме медиальнее антеролатерального скутального шва: Tm2, TPm1, TPm2, TCxm1, TCxm2, TCxm3, TTgm1.

Движение крыла вперед определяется вращением дистального плеча базальрного склерита внутрь и вперед. Следовательно, промоторами крыла являются мышцы TSm1, TCxm5, TTgm2, ремоторами — TSm2, TPm3, а также упругие силы деформации скелета.

Пронация крыла достигается в основном различием в подъеме переднего и заднего крыловых выступов при сокращении мышцы Tm1: задний крыловой выступ при движении крыла вниз находится значительно выше переднего. Кроме того, у ряда видов пронации способствуют мышцы TCxm5 и TTgm2, вызывающие наклон крыла при помощи связки между вторым сочленением базальрного склерита со скутоскутеллумом и передним краем базальной пластинки.

Осуществление супинации представляет серьезную проблему для поденок, так как в крайнем нижнем положении крыло оказывается полностью пронированным. Первый этап супинации обеспечивается мышцей TSm3, находящейся в сокращенном состоянии в начале движения крыла вверх. После расслабления этой мышцы сокращение Tm2 определяет второй этап супинации.

Контроль движения крыла, не требующий значительного изменения параметров взмаха,¹ осуществляется мышцами, регулирующими эластические свойства скелета, а также меняющими относительную ориентацию его элементов: Tm3, TPm5, TPm6, TCxm4, TSm6. Плоскость взмаха контролируется мышцей TPm5, сокращающейся в фазе удара крыла вниз. Угол атаки может регулироваться мышцей TCxm4, которая противодействует естественному скручиванию крыла.

Сложность интерпретации функции мышц TPm4 и TSm5 связана с относительно малой подвижностью второго аксиллярного склерита. Функция мышцы TSm5 объясняется по-разному даже тогда, когда рассматриваются близкие виды: *Ephemera danica* Müll. (Grandi, 1947) и *E. vulgata* L. (Бродский, 1970).

Мышцы TSm4 и TSm5 найдены у всех исследованных видов, за исключением *Behningia lestagei* Mot., Vac. и *Oligoneuriella rhenana* Imh. Полет всех *Oligoneuriidae* отличается высокой скоростью и отсутствием элементов планирования (Бродский, 1973). Данных по полету представителей сем. *Behningiidae* нет. Однако, учитывая строение крыльев видов рода *Behningia* Lest., можно предположить, что они также обладают быстрым полетом, а их роевое поведение близко к таковому *Oligoneuriidae*. На основании этого, а также принимая во внимание тонический характер сокращения этих мышц, можно считать, что способность записывать крылья в планирующем положении связана с наличием хотя бы одной пары этих мышц (TPm4, TSm4, TSm5).

¹ Механизм активного контроля траектории полета поденок здесь не обсуждается.

И, наконец, активный контроль мощности, развиваемой поденками в полете, подразумевает существование специального механизма. Мы уже выяснили, что увеличение развиваемой мощности происходит за счет роста силы тяги (Бродский, 1971). Создание большей, чем в тривиальном полете, силы тяги достигается более ранним включением в фазе удара вниз мышцы TSm3, которая при помощи связки между субалярным и третьим аксиллярным склеритами сдвигает крыло в заднее положение.

ОБСУЖДЕНИЕ

Из проведенного сравнительно-морфологического анализа крылового аппарата представителей различных семейств поденок видно, что наиболее специфической чертой крылового аппарата *Ephemeroptera* является наличие большого количества тергостернальных мышц. За исключением мышцы TSm6, ни одна из этих мышц не найдена у насекомых других отрядов (Matsuda, 1970). Присутствие большого количества тергостернальных мышц этот автор считает примитивной чертой поденок, так как эта же мускулатура обильно представлена у *Apterygota*. Ту же мысль подчеркивает и Беккер (1956), гомологизируя мышцы субалярного склерита с плевральной мускулатурой крыловидного образования *Symphyla*.

Вместе с тем возможно и другое предположение. А именно, наличие тергостернальной мускулатуры указывает на специализированность крылового аппарата поденок. Действительно, в среднегруди различных видов поденок мы находим все основные элементы, свойственные крыловым аппаратам насекомых других отрядов: тергальную, тергоплевральную, тергококсальную и терготрохантеральную группы мышц, три типичных аксиллярных склерита и т. д. У наиболее примитивных видов, кроме того, имеется плевральный шов и типичная мышца — флексор крыла (Tpm4). В пользу этого предположения говорит также особое, специализированное строение волокон крыловой мускулатуры поденок (Pipa, 1955). Кроме того, если обратиться к морфологии *Lepisma saccharina* L. (Barlet, 1953), насекомого, близкого к предполагаемому предку крылатых насекомых, то оказывается, что только для мышцы TSm5 можно найти более или менее вероятного гомолога, тогда как мышцы TSm3 и TSm4 вообще не удается гомологизировать.

Исходя из вторичного приобретения тергостернальной мускулатуры, можно представить следующий ход формирования крылового аппарата поденок. От бескрылых предков крылатые насекомые, вероятнее всего, унаследовали плеврококсальную, тергококсальную и терготрохантеральную мускулатуру. На первом этапе формирования крылового аппарата насекомых происходит становление плевральной и тергоплевральной мускулатуры. За счет этой мускулатуры образуются мышцы прямого действия: базалярные, субалярные, аксиллярные. Согласно Мацуда (Matsuda, 1970), подавляющее большинство тергоплевральных мышц впервые появилось у крылатых насекомых. Становление базалярных и субалярных мышц, вероятно, происходило за счет тергококсальной мускулатуры, аксиллярной — за счет мелких тергоплевральных мышц, названных Бочаровой-Месснер (1968) мышцами положения. На этом уровне развития крыловой мускулатуры формируется крыловой аппарат *Polynoptera*.

Сущностью второго этапа формирования крылового аппарата является вовлечение тергальной мускулатуры в работу крыльев. На этом уровне происходит формирование крыловых аппаратов *Oligoneoptera* и *Para-neoptera*.

На третьем этапе происходит становление тергостернальной мускулатуры. Основой развития целого ряда мышц у хорошо летающих предков поденок могло быть только значительное изменение характера доминирующего поведения в воздухе. Подобное изменение поведения мы связываем с началом экологической дивергенции личиночной и имагинальной стадий. В результате процесса дезимагинизации происходит отбор форм, способных к своеобразному полету в ограниченном объеме пространства.

Иными словами, формирование крылового аппарата поденок было связано со становлением механизма рояния.

Обращает на себя внимание тот факт, что все тергостернальные мышцы, за исключением мышцы TSm6, являются мышцами прямого действия. Утрата в настоящее время обычного роевого поведения влечет за собой изменение большинства этих мышц. Часть тергостернальных мышц (TSm2, TSm4, TSm5) проявляет при этом тенденцию к редукции. Функция самой мощной из тергостернальных мышц (TSm3) тесно связана с выполнением брачного танца. Исходя из этого, можно предположить, что специализация крылового аппарата предка поденок к роевому поведению первого типа (Бродский, 1973) нашла свое выражение в развитии тергостернальной мускулатуры.

Со становлением этой мускулатуры тесно связан ряд существенных изменений в организации полетной системы. В первую очередь происходит увеличение роли субальярного склерита в движении крыла, что приводит к усилению заднего контакта спинки с крылом: слияние третьего аксиллярного склерита с базальной пластинкой, отчленение заднего крылового выступа, образование анальной скобы и т. д. Одновременное развитие палеоптерии, дающее возможность ограничить подвижность третьего аксиллярного склерита, способствует специализации заднего крылового выступа только для передачи движения тергита на крыло. В результате этого из двух пар мышц третьего аксиллярного склерита в настоящее время одна пара (TRm4) осталась в среднегруди наиболее генерализованных видов, другая (TRm5) — значительно изменила свою функцию.

Таков возможный путь формирования «генерализованного крылового аппарата» поденок. За долгую историю отряда полет поденок мало изменился. На ранней стадии эволюции от типа организации крылового аппарата, который мы рассматриваем как генерализованный, отделилась ветвь, в которой крыловой аппарат был лишен среднего крылового выступа и мышцы TRm4. Подобное состояние крылового аппарата встречается в настоящее время у поденок сем. *Baetidae*, *Leptophlebiidae*, *Ephemeroidea*.

В дальнейшем, в результате редукции мышцы TRm6, образуется крыловой аппарат, явившийся исходным в эволюции поденок надсем. *Ephemeroidea* Leach. Отделение этой и предыдущей ветвей не было связано с изменением характера полета, поскольку у современных видов не наблюдается существенных различий в полетном поведении.

Следующий этап эволюции крылового аппарата поденок определяется отклонением доминирующего поведения в воздухе от обычного роевого поведения (Бродский, 1973). Так, у поденок сем. *Palingeniidae* и *Polymitarcidae* происходит усиление мышцы TRm3, компенсирующее редукцию или ослабление мышцы TSm2. Движение крыла в горизонтальной плоскости у этих поденок обеспечивается двумя мышцами-антагонистами: TRm3 и TSm1 (рис. 3). Последняя достигает значительного развития и выступает уже в качестве прямого промотора крыла. Функция мышцы TScx5 ограничивается лишь пронацией крыла при движении его вниз.

Наибольшего значения отклонение от обычного роевого поведения достигает у представителей сем. *Oligoneuriidae* и *Behningiidae*, у которых, кроме подобных изменений, происходит еще редукция мышц мезостернальных апофизов (TSm4, TSm5).

Ряд черт, таких как значительное ослабление тергококсальных мышц и редукция мышцы TRm2, делает крыловой аппарат *Oligoneuriidae* наиболее специализированным.

Кроме того, специализированным крыловым аппаратом обладают поденки сем. *Caenidae*. Наиболее характерной чертой организации птероторакса этих поденок является редукция мышцы TSm3. Значительного развития достигает мышца Tm2, волокна которой идут параллельно волокнам дорсоventральной мускулатуры. Точка дорсального прикрепления мышцы TScx4 переместилась на вершину плеча скутеллума, что обеспечивает большую эффективность в регуляции просвета постерола-

теральной скутальной щели. Мышца TPm2 выступает в роли абдуктора крыла.

Одной из причин специализации крылового аппарата этих поденок является приспособление к полету при низких числах Рейнольдса. Ис-

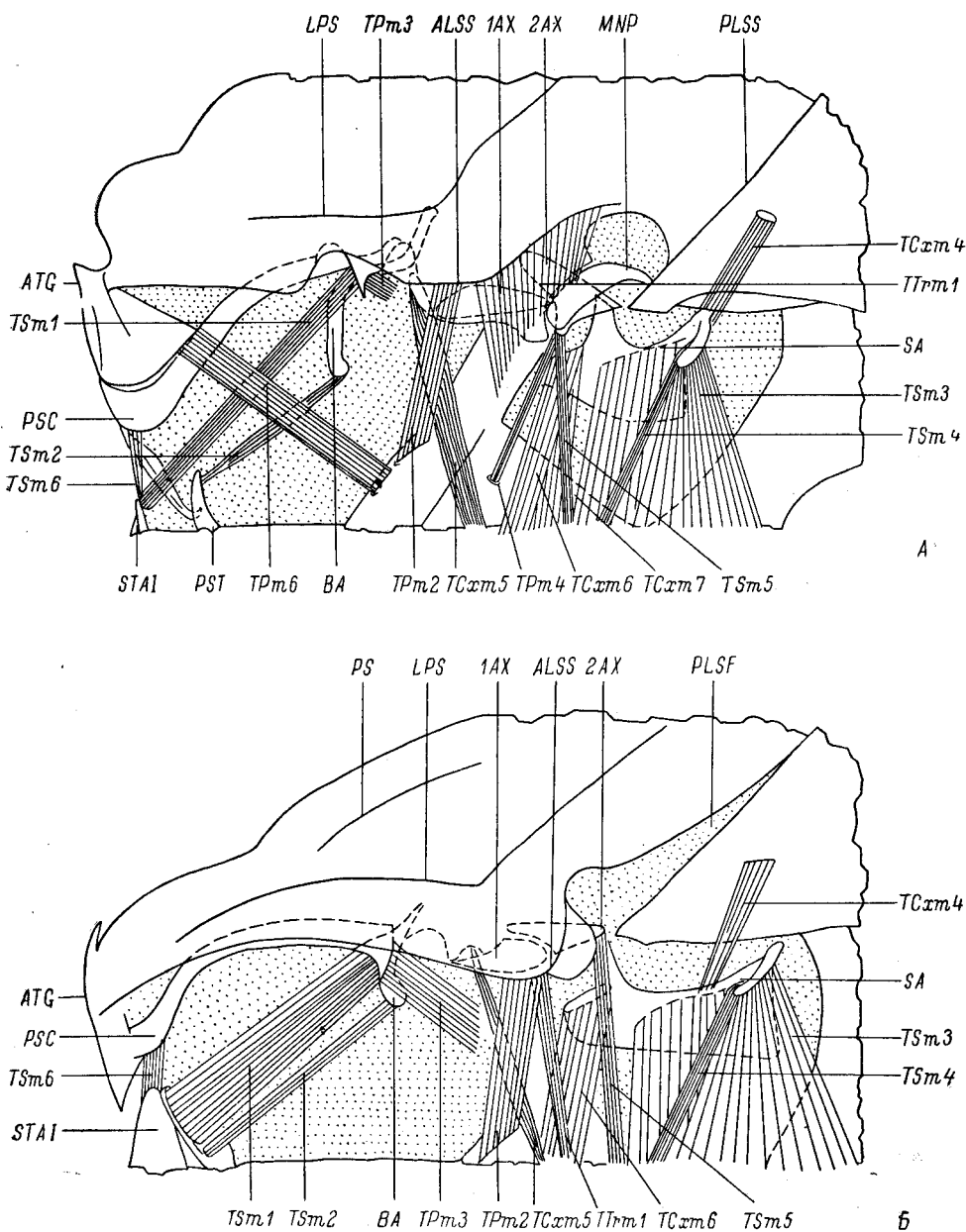


Рис. 3. Парасагиттальный разрез среднегруди двух видов поденок; правая сторона — вид изнутри; часть мышц удалена.

А — *Siphonurus linnaeanus* Etn.; Б — *Palingenia longicaudata* Oliv.; PLSF — постеролатеральная скутальная щель; остальные обозначения см. на рис. 1 и 2.

следуя полет плодовой мушки *Drosophila virilis* Sturt., Вогель (Vogel, 1967) показал, что организация полетной системы у этого вида проще, чем у более крупных насекомых. Поскольку *Drosophila virilis* Sturt. и *Caenis undosa* Tiens. оперируют приблизительно в одних числах Рейнольдса, наблюдаемое упрощение крылового аппарата *Caenidae* следует считать результатом уменьшения размеров тела.

Вместе с тем необходимо отметить, что филогенетическая ветвь, давшая начало сем. *Caenidae*, рано отделилась от общего ствола (Edmunds, 1962; Чернова, 1970). Это обстоятельство, наряду с уменьшением размеров тела, способствовало обособлению крылового аппарата *Caenidae* от более генерализованного типа, свойственного большинству поденок.

Исходная ветвь с генерализованным типом крылового аппарата дала начало сем. *Siphonuridae*, *Ametropodidae*, *Metretopodidae*. От этой ветви в дальнейшем отделяется сем. *Heptageniidae*, крыловой аппарат которых, в связи с отклонением от обычной схемы поведения в воздухе (Бродский, 1973), претерпевает существенные изменения. Так, редуцируется задняя половина прескутума и ослабляется мышца ТРm3. Несмотря на сохранение среднего крылового выступа, наблюдается редукция мышцы ТРm4 и ослабление мышц ТSm5, результатом чего является возросшее напряжение в аксиллярном аппарате. Кроме того, редуцируется мышца ТРm6.

Редукция заднегруди, наблюдающаяся в разной степени у всех представителей отряда, происходит независимо в различных филогенетических ветвях. В связи с утерей самостоятельности задних крыльев происходит упрощение аксиллярного аппарата заднегруди. Наиболее часто наблюдается редукция первого аксиллярного склерита, но у *Leptophlebiidae* редуцируется задний крыловой выступ, и плечо скутоскутеллума теряет контакт с крылом.

Изменения в мышечном аппарате заднегруди определяются редукцией части мышц, а также, в связи с изменениями в скелете, утерей ими прежней функции. Так, сильное развитие в заднегруди мышцы Тm1 объясняется в первую очередь необходимостью компенсации деформации задней фрагмы при сокращении соответствующей мышцы среднегруди.

У многих видов редуцируется важная в среднегруди мышца ТSm3. Но даже сохранившись, эта мышца часто теряет связь с движением крыла (*Leptophlebiidae*, *Palingeniidae*).

В заднегруди поденок сем. *Heptageniidae* редуцируются мышцы мезостернальных апофизов, в результате чего становится невозможной фиксация задних крыльев при планировании. Вместе с тем задние крылья только этих поденок сохраняют способность к движению в горизонтальной плоскости.

Процесс редукции задних крыльев поденок сем. *Oligoneuriidae* начался, видимо, раньше, чем изменился характер доминирующего поведения. Этим объясняется сохранение в заднегруди мышц, утерянных в среднегруди.

ВЫВОДЫ

1. Строение среднегруди различных представителей отряда *Ephemeroptera*, по сравнению с другими отрядами насекомых, отличается значительным единообразием.

2. Предполагается, что формирование «генерализованного крылового аппарата» поденок произошло в связи с приспособлением этих насекомых к своеобразному полету в рое.

3. Основные моменты эволюции крылового аппарата поденок определяются отклонением от обычной схемы доминирующего поведения в воздухе, развитием функциональной и морфологической двукрылости, а также уменьшением размеров тела.

4. Модификация скелета и мускулатуры заднегруди связана с различной степенью подчинения задних крыльев передним. Возможно несколько путей редукции мускулатуры заднегруди.

ЛИТЕРАТУРА

- Беккер Э. Г. 1954. К вопросу о происхождении и развитии крыла насекомых. Часть II. К строению, механике и происхождению летательного аппарата поденок (*Ephemeroptera*). Вест. Моск. ун-в., 5: 119—130.

- Беккер Э. Г. 1956. К вопросу о происхождении и развитии крыла насекомых. Часть III. Среднегрудь поденок (Ephemeroptera) и эволюция летательного аппарата насекомых. Вест. Моск. унив., 6 : 105—110.
- Бочарова-Месснер О. М. 1965. Онтогенез скелета и мускулатуры грудного отдела у *Baetis* sp. (Baetidae, Ephemeroptera). Зоол. журн., 44, 12 : 1790—1799.
- Бочарова-Месснер О. М. 1968. Закономерности онтогенеза птероторакса у полинеоптера в связи с проблемой происхождения и эволюции летательного аппарата насекомых. В сб.: Вопросы функциональной морфологии и эмбриологии насекомых, Изд. «Наука», М.
- Бродский А. К. 1970. Организация полетной системы поденки *Ephemera vulgata* L. (Ephemeroptera). Энтом. обзор., 49, 2 : 307—315.
- Бродский А. К. 1971. Экспериментальное изучение полета поденки *Ephemera vulgata* L. (Ephemeroptera). Энтом. обзор., 50, 1 : 43—50.
- Бродский А. К. 1973. Роевое поведение поденок (Ephemeroptera). Энтом. обзор., 52, 1 : 51—62.
- Чернова О. А. 1970. О системе отряда поденок (Ephemeroptera), ископаемых и современных. Энтом. обзор., 49, 1 : 124—145.
- Varlet J. 1953. Morphologie du thorax du *Lepisma saccharina* L. (Aptérygota Thysanoure). 2 : Musculature. Bull. Annales Soc. Entom. Belg., 89 : 214—236.
- Dürken B. 1907. Die Tracheenkiemen-Muskulatur der Ephemeren. Unter Berücksichtigung der Morphologie des Insektenflügels. Zeitschr. Wiss. Zool., 87, 3 : 1—120.
- Edmunds G. F. 1962. The principles applied in determining the hierarchic level of the higher categories of Ephemeroptera. Systematic zoology, Baltimore, 11 : 22—31.
- Grandi M. 1947. Contributi allo studio degli «Ephemeroidei» italiani. VIII. Gli scleriti acsellari (pseudopteralia) degli Ephemeroidei, loro morfologia e miologia comparate. Boll. Instit. Entom. Univ. Bologna, 16 : 85—114.
- Кнох В. 1935. The body wall and the musculature of the thorax (*Hexagenia recurvata*), in Needham et al., «The biologies of mayflies». Comstock publishing company, Ithaca, New York.
- La Greca M. 1947. Morfologia funzionale dell'articolazione alare degli Ortoteri. Arch. Zool. Ital., 32 : 271—327.
- Maki T. 1938. Studies on the thoracic musculature of insects. Mem. Fac. Sci. Agr. Taihoku Imp. Univ., 24, 1 : 1—343.
- Matsuda R. 1956. Morphology of the thoracic exoskeleton and musculature of a mayfly *Siphonurus columbianus* McDunnough (Siphonuridae, Ephemeroptera). Journ. Kansas Entom. Soc., 29, 3 : 92—113.
- Matsuda R. 1970. Morphology and evolution of the insect thorax. Mem. Entom. Soc. Canada, 76 : 1—431.
- Peters W. L., G. F. Edmunds. 1970. Revision of the eastern hemisphere Leptophlebiidae (Ephemeroptera). Pacific Insects, 12 (1) : 157—240.
- Pipa R. L. 1955. A comparative histological study of the indirect flight muscles of various insect orders. M. S. thesis. University of Connecticut.
- Snodgrass R. E. 1935. Principles of insect morphology. McGraw-Hill book company, New York, London.
- Tsui P. T. P. 1970. The comparative morphology of the thorax of selected genera of the Leptophlebiidae (Ephemeroptera). M. S. thesis. Florida State University.
- Vogel S. 1967. Flight in *Drosophila*. II. Variations in stroke parameters and wing contour. Journ. Exp. Biol., 46, 2 : 383—392.

Кафедра энтомологии
Ленинградского государственного университета,
Ленинград.