

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

PRIVATE LIBRARY
OF WILLIAM L. PETERS



ЧТЕНИЯ
ПАМЯТИ
НИКОЛАЯ АЛЕКСАНДРОВИЧА
ХОЛОДКОВСКОГО



1988 г.



„НАУКА”
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ВСЕСОЮЗНОЕ ЭНТОМОЛОГИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

ДОКЛАДЫ *report, lecture*
на сорок первом *41*
ежегодном чтении *10*
памяти *memorial*
Н. А. ХОЛОДКОВСКОГО *name*

1 апреля 1988 г.



Ленинград
„Наука”
Ленинградское отделение
1989

УДК 591.177 : 595.7

Чтения памяти Николая Александровича Холодковского: 1988; Доклады на сорок первом ежегодном чтении памяти Н.А. Холодковского, 1 апреля 1988 г. - Л.: Наука, 1989. - 78 с.

Публикуются два доклада, освещающие вопросы происхождения и функционирования летательного аппарата насекомых. А.К. Бродский исследует строение и функционирование крыловых сочленений при взмахе и складывании крыльев и показывает их эволюционные преобразования в связи с повышением эффективности передачи усилий мышц на крыло. Н.Ю. Ключе дает новое обоснование гомологии крыла насекомых и жабр поденок с привлечением широких материалов по морфологии и систематике поденок, при этом пересмотрены некоторые вопросы филогении этого отряда.

Президиумом Академии наук СССР
утверждены ежегодные чтения в память выдающегося русского зоолога,
члена-корреспондента Академии наук, почетного члена Всесоюзного
энтомологического общества при Академии наук СССР

НИКОЛАЯ АЛЕКСАНДРОВИЧА ХОЛОДКОВСКОГО
(1858-1921)

Издаются с 1951 года

Ответственный редактор
президент Всесоюзного энтомологического общества Г.С. МЕДВЕДЕВ

Редактор выпуска Э.П. НАРЧУК
Рецензенты: А.Ф. ЕМЕЛЬЯНОВ, А.А. СТЕКОЛЬНИКОВ

Редактор издательства В.Б. ЗИНЧУК

Ч 1907000000-551 168-89, доп.
042(02)-89
ISBN 5-02-025693-5

© Издательство „Наука“, 1989 г.

А.К. Б р о д с к и й

СТРОЕНИЕ, ФУНКЦИОНИРОВАНИЕ И ЭВОЛЮЦИЯ КРЫЛОВЫХ СОЧЛЕНЕНИЙ НАСЕКОМЫХ

Ленинградский государственный университет

В в е д е н и е

В отличие от летающих позвоночных крылья насекомых лишены собственной мускулатуры и приводятся в действие сокращением мышц, сосредоточенных в груди. Усилие сокращения крыловых мышц непрямого действия передается сперва на спинную область сегмента – тергум, а затем на основания крыльев. В области сочленения крыла с грудью формируются уплотненные участки скелета – аксиллярные склериты; их взаимное расположение между краем тергума и крылом строго упорядочено, здесь же находится ряд суставов, в связи с чем эту область нередко называют аксиллярным аппаратом.

К настоящему времени накоплено большое число сведений о строении крыловых сочленений разных насекомых, хотя в целом эта область изучена значительно меньше, чем крылья и грудь. Фрагментарность сведений о строении аксиллярного аппарата объясняется его малыми размерами и положением на границе груди и крыла, обычно рассматриваемых отдельно. Другой источник трудностей при изучении аксиллярного аппарата – отсутствие надежных сведений о движении склеритов в цикле взмаха и при складывании крыла. Такие данные получены только для перелетной саранчи (Pfau, 1977) и ручейника *Semblis atrata* (Бродский, Иванов, 1986). Обычно же роль склеритов „определяется“ на основании их строения и характера связей с соседними склеритами (Boettiger, Furshpan, 1952; Miyan, Ewing, 1985, и др.). Аксиллярные склериты пронизывают пластину крыла и выходят на его дорсальную и вентральную поверхности в виде образований различной, подчас очень сложной формы. При этом незначительная перемена ракурса, в котором исследователь рассматривает сочленовную зону, а также угла падения света приводит к изменению всей картины. В работах, посвященных изучению строения аксиллярного аппарата, можно встретить различные изображения сочленений одних и тех же объектов. В результате возникают трудности при гомологизации элементов аксиллярного аппарата, что приводит к появлению разных, часто противоречащих друг другу схем, как например в работах Гамильтона (Hamilton, 1971, 1972a, 1972b, 1972c) и Ла Грека (La Greca, 1980).

Мацуда (Matsuda, 1970) суммировал и обобщил разрозненные сведения о строении крыловых сочленений, накопленные к кон-

цу 60-х годов. Проведенный им анализ показал, что строение аксиллярного аппарата насекомых некоторых отрядов известно по отдельным, выбранным без всякого обоснования видам, тогда как у насекомых других отрядов, таких как цикадовые, сетчатокрылые и др., он не изучен вообще. Как положительное явление следует отметить недавно опубликованные сравнительные исследования крыловых сочленений клопов (Betts, 1986) и ручейников (Иванов, 1985, 1987а, 1987б). Кроме этих насекомых довольно подробно изучены чешуекрылые (Sharplin, 1963а, 1963б), поденки (Бродский, 1974) и веснянки (Бродский, 1979а, 1979б). Новые сведения о строении крыловых сочленений насекомых разных отрядов нуждаются в систематизации. Все острее ощущается отсутствие общей для класса картины строения и функционирования аксиллярного аппарата. Правильная гомологизация отдельных элементов корня крыла возможна только при условии знания общего принципа организации крыловых сочленений и тех изменений, которые они претерпели в процессе исторического развития.

Материал, послуживший основой для изучения строения аксиллярной зоны крыла, был собран автором, а также любезно предоставлен следующими сотрудниками ЗИН АН СССР: Л.А. Жильцовой, О.В. Ковалевым, В.И. Кузнецовым, О.Г. Овчинниковой.

ПРИНЯТЫЕ СОКРАЩЕНИЯ

Жилки

- C* - костальная
- Sc* - субкостальная
- R* - радиальная
- R_s* - радиального сектора
- M* - медиальная
- ScA* - переднекубитальная
- ScP* - заднекубитальная
- PCu* - посткубитальная
- A* - анальная

Поперечные жилки обозначены строчными буквами по соединяемым ими продольным жилкам, например *sc-r* и т.д.; *h* - гумеральная жилка

Складки

- rb* - базальная
- rh* - гумеральная
- rsr* - радиального сектора
- rm* - медиальная
- rsc* - кубитальная
- rrsc* - посткубитальная
- ra* - анальная
- r3ax* - третьего аксиллярного склерита
- rv* - ваннальная

Склериты корня крыла

- ASC* - субкостальная аподема
- AX* - аксиллярный
- BA* - базальярный
- BCU* - базикубитальный (базикубитале)
- BPCU* - базипосткубитальный (базипосткубитале)
- BR* - базирадиальный (базирадиале)
- BSC* - базисубкостальный (базисубкостале)
- DMP* - дистальная медиальная пластинка
- HP* - гумеральная пластинка
- PMP* - проксимальная медиальная пластинка
- SA* - субальярный

Трахеи

- c* - костальная
- sc* - субкостальная
- r* - радиальная
- m* - медиальная
- cu* - кубитальная
- rcu* - посткубитальная
- a* - анальная

Части скелета груди	<i>PS</i> - парасидный шов
<i>ATG</i> - акротергит	<i>TF</i> - тергальная щель
<i>EPM</i> - эпимерон	<i>TSS</i> - тергальная борозда
<i>EPS</i> - эпистернум	Крыловые выступы нотума
<i>LPN</i> - латеропостнотум	<i>ANP</i> - передний
<i>N</i> - нотум	<i>AMNP</i> - передне-средний
<i>PN</i> - постнотум	<i>MNP</i> - средний
<i>PRA</i> - преалярный выступ	<i>PMNP</i> - задне-средний
<i>PRN</i> - пронотум	<i>PNP</i> - задний
<i>PSC</i> - прескутум	<i>AXC</i> - аксиллярный корд
<i>PWP</i> - плевральный крыловой вы- рост	<i>Li</i> - связка
<i>SC</i> - скутум	<i>SP</i> - стигма
<i>SCT</i> - скутеллум	<i>TG</i> - тегула
Швы и борозды нотума	Знак „&” соединяет слив- шиеся структуры; скрытые грани- цы показаны пунктирной линией
<i>ALSS</i> - антеролатеральная скуталь- ная борозда	
<i>MLS</i> - срединный продольный шов	
<i>PLSS</i> - постеролатеральная скуталь- ная борозда	

Г е н е р а л и з о в а н н ы й а к с и л л я р н ы й а п п а р а т

Для того чтобы яснее представить характер и направление изменений крыловых сочленений в различных филогенетических ветвях, необходимо выяснить основные особенности строения и функционирования генерализованного аксиллярного аппарата, т.е. такого, в котором учтены наиболее общие для большинства отрядов черты.

Строение

Крыло насекомого, представляющее собой вырост стенки грудного сегмента, состоит из двух слоев кутикулы, прочно соединенных друг с другом. Верхняя поверхность крыла постепенно переходит в тергальный отдел скелета, нижняя - в боковую стенку сегмента. Дорсальная поверхность крыла соединяется с тергумом при помощи первого и третьего аксиллярных склеритов (рис. 1). Край тергума соприкасается со структурами собственно крыла в пяти областях. Передняя область представлена преалярной рукой (выступом), которая у всех насекомых, кроме богомолов, тараканов и прямокрылых, образована боковой лопастью прескутума. Преалярная рука свисает вниз, либо заканчиваясь свободно над стигмой, либо сливаясь с анэпистернумом; во втором случае она формирует преалярный мост. В том месте, где преалярный выступ загибается книзу, расположена тегула. Задняя область контакта тергума с крылом приходится на границу нотума с постнотумом; первый здесь продолжается дистально в виде аксиллярного корда (рис. 1). Три другие области образо-

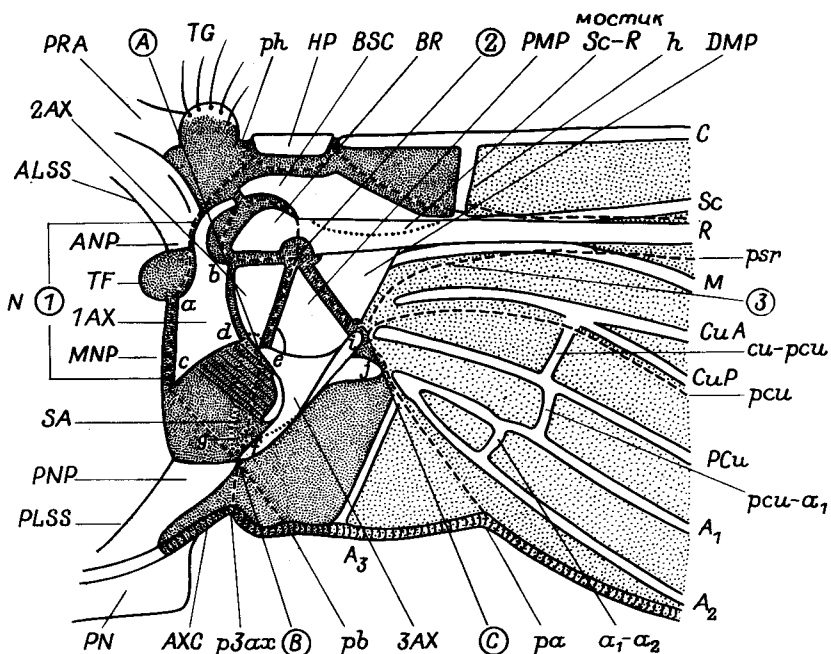


Рис. 1. Схема генерализованного аксиллярного аппарата.

Обозначения суставов (А-С) и шарниров (1-3) обведены кружками.

ваны боковым краем нотума и носят название „передний, средний и задний крыловые выступы нотума“. Два передних выступа сочленены с первым аксиллярным склеритом, задний – с третьим. Передний крыловой выступ ограничен антеролатеральной скутальной бороздой, задний – постеролатеральной. Обе борозды определяют гибкость переднего и заднего углов нотума. Передний крыловой выступ отделен от среднего тергальной щелью.

Вслед за Ла Грека (La Greca, 1947) Мацуда (Matsuda, 1970) принимает основную схему строения края нотума, включающую пять крыловых выступов. При этом в ряде случаев (например, по отношению к веснянкам, богомолам и некоторым другим насекомым) он неоправданно, на наш взгляд, рассматривает в качестве самостоятельного крылового выступа любую неровность края нотума. Если принять во внимание закономерность формирования дополнительных выступов, этапы образования которых можно проследить от низших отрядов к высшим, то, очевидно, исходно край нотума нес три крыловых выступа, дифференциация которых произошла позднее и независимо в разных группах.

Первый аксиллярный склерит состоит из тела и характерно изогнутого отростка (рис. 1). Последний всегда сочленяется с передним крыловым выступом, а проксимальный край тела от угла α до c – со средним. У представителей исторически древних

отрядов, в частности у стрекоз, веснянок и тараканов, средний крыловой выступ не дифференцирован и представлен прямым краем значительной протяженности. Край $1 AX$ от угла b до d жестко связан со вторым аксиллярным склеритом, вершина отростка сочленена с верхним листком базисубкостале. Между верхним краем $2 AX$ и BSC к отростку дистально примыкает базирадиале.

Третий аксиллярный склерит несет три плеча: переднее, заднее и дистальное. Переднее плечо (e) сочленяется с задним краем $2 AX$ при помощи сустава A . Потеря контакта плеча e с задним краем $2 AX$ в некоторых группах компенсируется образованием аналогичного сустава между постеропроксимальным углом проксимальной медиальной пластинки и задним краем $2 AX$. Заднее плечо $3 AX$ дифференцировано на верхнюю (f) и нижнюю (g) лопасти; первая сочленяется при помощи сустава B с задним крыловым выступом нотума, вторая выходит на вентральную поверхность корня крыла и упирается в задний край субаларного склерита. У большинства насекомых нижняя лопасть заднего плеча $3 AX$ на поднятом крыле располагается вертикально. Дистальное плечо $3 AX$ в свою очередь несет две лопасти, из которых передняя (i) сочленяется с дистальной медиальной пластинкой и базисом посткубитальной жилки, образуя сустав C . Задняя (j) лопасть сочленяется с общим основанием анальных жилок. Между вершинами лопастей e и f к широкой аподеме прикрепляется мышца $t-p$ 13 или $t-p$ 14, иногда обе сразу. На верхний край $3 AX$ между лопастями e и i опирается треугольной формы проксимальная медиальная пластинка, с которой по суставу, тянущемуся от верхней лопасти дистального плеча $3 AX$ до шарнира 2, сочленена дистальная медиальная пластинка. Последняя часто вытянута вдоль базально-апикальной оси крыла и связана с основанием медиального ствола.

Базисубкостальный склерит, продолжаясь дистально и переходя в субкостальную жилку, соединяется с основанием радиального ствола при помощи склеротизованного мостика. Костальная жилка сочленена с гумеральной пластинкой. Основание кубитального ствола обычно свободно лежит на мембране крыла, медиального — сближено с основанием радиуса. Из поперечных жилок самое проксимальное положение занимает гумеральная, соединяющая костальную и субкостальную жилки дистальнее склеротизованного мостика. Ее нижний конец ослаблен, так как перерезается дистальной ветвью гумеральной складки. Дистальная граница крылового сочленения условна, но, как правило, в его состав входят поперечные жилки $rcu-\alpha$, $\alpha_1-\alpha_2$, а также $cu-rcu$, которая отходит от кубитального ствола в том месте, где он разветвляется на cuA и cuP . В задних крыльях cu ветвится раньше, чем в передних. Поперечные жилки $r-m$ и $m-cu$ обычно лежат дистальнее, но последняя часто входит в состав крылового сочленения на задних крыльях.

В корне крыла проходят складки, по которым подгибается задняя часть основания крыла при его складывании, а также проксимальные

участки складок, определяющих деформацию крыловой пластины в цикле взмаха. Все складки тесно связаны с наиболее деформируемыми участками основания, где расположены главные шарниры и суставы. Движение крыла в вертикальной плоскости, т.е. вверх-вниз, обеспечивает шарнирное соединение, расположенное между краем нотума и 1 *AX* (горизонтальный шарнир, см. рис. 1, 1). Оно имеет одну степень свободы, действуя по принципу „дверной петли“. Движение от подъема или опускания края нотума передается через 1 *AX* на 2 *AX* и *BSC*. Перегибание крыла в этом месте происходит по базальной складке. Шарнир (вертикальный, рис. 1, 2) в основании радиальной жилки в противоположность выше рассмотренному позволяет крыловой пластине поворачиваться вперед и назад. Этот же шарнир служит вершиной треугольника, переворачиваемого при складывании крыла; здесь сходятся следующие складки: вогнутая (нижняя) третьего аксиллярного склерита, выпуклая (верхняя) анальная и нейтральная гумеральная. Последняя начинается от вертикального шарнира и впадает в передний край крыла между *TG* и *HP*, проходя либо между верхним краем 2 *AX* и *BR*, либо между ним и основанием *R*. Близко к краю крыла гумеральная складка дает дистальную ветвь, которая проходит между *HP* и *BSC*, пересекает *h* у *Sc* и далее следует между *Sc* и *R*.

На уровне вершины дистальной медиальной пластинки развит сложный шарнир (торсионный, рис. 1, 3), обеспечивающий скручивание крыла вокруг его продольной оси и связанный со складками радиального сектора и кубитальной. Склеротизованный мостик, как уже упоминалось, соединяет *Sc* и *R* между вертикальным и торсионным шарнирами, а возле вершины *DMP* часто находится поле колоколовидных или трихонидных сенсилл, регистрирующих скручивание крыла.

На вентральную поверхность корня крыла выходят *BSC*, 2 *AX* и 3 *AX*. Первый образует сустав с базальным склеритом, последний при помощи связки соединяется с субальярным склеритом. Расположенный между ними 2 *AX* опирается на плевральный крыловой столбик. Симметричность положения склеритов, к которым прикрепляются крыловые мышцы прямого действия, относительно точки опоры крыла отражает, по-видимому, исходное состояние крылового аппарата (Бродский, 1979в). В дальнейшем наблюдается нарушение симметрии: у поденок преимущественное значение в движении крыла приобрел *SA* (Бродский, 1970), у новокрылых - *BA*, что привело к смещению плеврального крылового столбика вперед и мощному развитию нижнего листка *BSC* (рис. 2).

Как известно (Comstock, 1918), в крыло входят две ветви Y-образной ножной трахеи, которые, объединяясь, образуют так называемую крыловую арку. Последняя имеется в корне крыла всех насекомых, кроме поденок и веснянок. У поденок задняя ветвь Y-образной ножной трахеи дегенерирует (Chapman, 1918), в связи с чем передние (*C*, *Sc*, *R*, *M*) и задние (*Cu*, *PCu*, *A*) стволы жилок снабжаются передней крыловой трахеей. У веснянок,

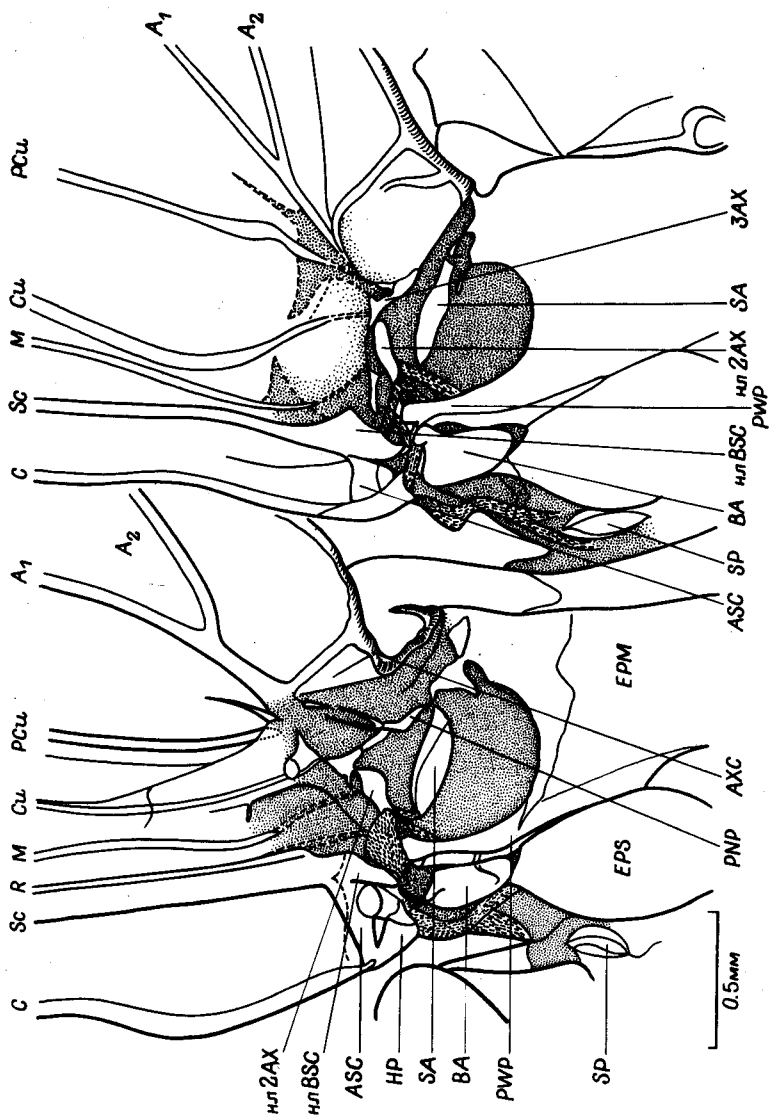
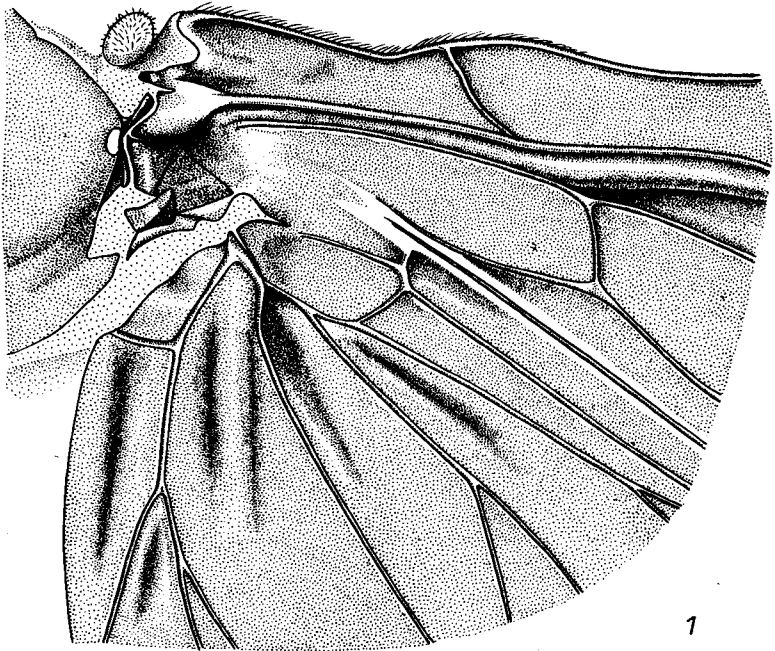
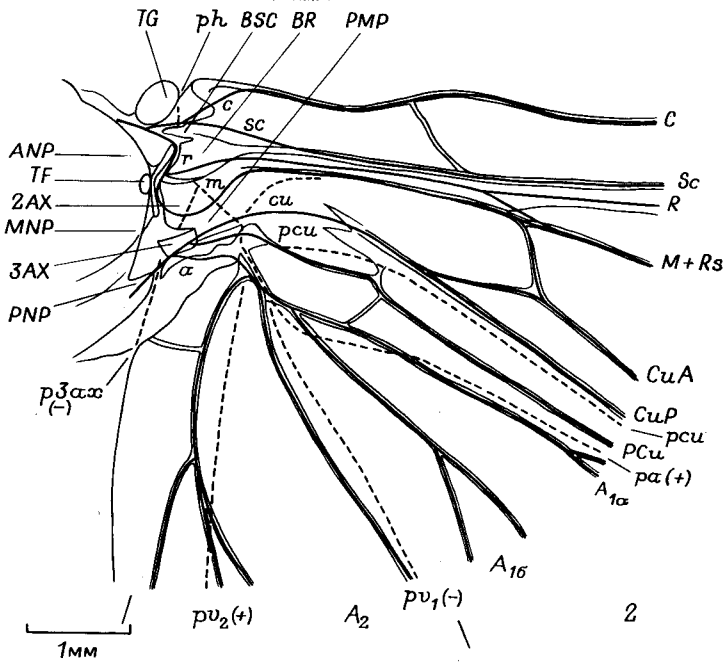


Рис. 2. Основание поднятых крыльев выскокрылки *Sialis morio* Klst.
 Вид сбоку: вл - нижний листок.



1



2

Рис. 3. Основание заднего крыла веснянки *Sierraperla cora* Need., Sm.

1 - рисунок; 2 - схема. Выпуклые (+) и вогнутые (-) складки соответственно.

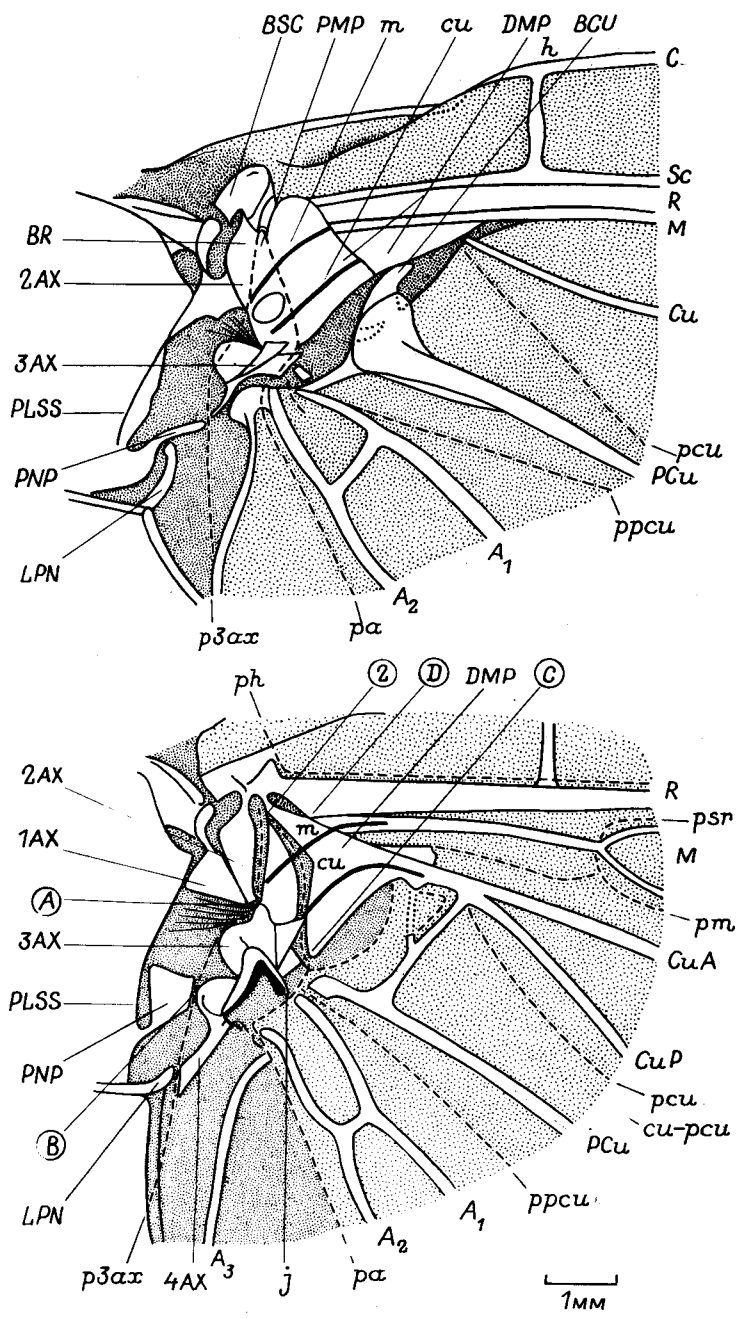


Рис. 4. Основание переднего и заднего крыльев коридала *Corydalid* sp.

По-видимому, сохранилась близкая к исходному состоянию трахеация корня крыла (Бродский, 1979б): крыловая арка не образуется, в крыло самостоятельно входят обе крыловые трахеи (рис. 3). В осевом данный план :ветвления трахей в корне крыла выдерживается с небольшими вариациями у большинства крылатых насекомых (Charman, 1918; Comstock, 1918; Whitten, 1962; Бродский, 1979в, и др.). Из наиболее интересных особенностей трахеации основания крыла отметим характерную триаду трахей cu , pcu и a (рис. 3), а также косое пересечение DMP трахеями m и cu (рис. 4). Участки трахей m и cu , пересекающих обе медиальные пластинки, были приняты Кукаловой-Пек (Kukalová-Peck, 1983) за границы пластинок, образовавшихся при слиянии DMP .

Стабильность основного плана ветвления трахей в основании крыла может свидетельствовать об определенной исторической связи отдельных склеритов корня крыла с соответствующими жилками. Так, HP скорее всего представляет собой отчленившийся проксимальный участок костальной жилки, BSC - субкостальной, BR - радиальной, $2 AX$ - медиальной (рис. 3). $3 AX$ имеет сложную природу; в его образовании приняли участие отчленившиеся основания трех жилок: cu , pcu и A . PMP представляет собой фрагмент общего склеротизованного основания крыла, приобретший треугольную форму вследствие развития $p3ax$ и pa . Аналогично образованию DMP трудно связать с какой-то определенной жилкой. По-видимому, треугольную форму DMP приобрела в связи со своей ролью в складывании крыла (см. с. 34). $1 AX$ представляет собой отчленившийся край нотума (Бродский, 1979в), впоследствии дифференцированный на тело и отросток. Отчленение края нотума и его превращение в $1 AX$ связаны с удлинением короткого плеча крыла.

Функционирование

На основании изучения работы аксиллярного аппарата ручейника *Semblis atrata* (Бродский, Иванов, 1986), а также принимая во внимание особенности строения крыловых сочленений разных насекомых, можно предложить следующую схему движения склеритов корня генерализованного крыла в цикле взмаха. При опускании крыла под действием продольной спинной мускулатуры передняя фрагма сдвигается назад, а постнотум вперед. Одновременно нотум аркообразно выгибается вверх, причем в наибольшей степени это заметно в районе MNP , тогда как ANP и PNP , отделенные бороздами, слегка опускаются и сближаются. Между краем нотума и $1 AX$ вступает в действие горизонтальный шарнир: $1 AX$, который ранее был повернут дистальным краем вверх, становится горизонтально, а затем наклоняется вниз. В целом движение в этом месте напоминает раскрытие книги. Поскольку $1 AX$ жестко связан с $2 AX$, движение края нотума передается и на него (оба склерита составляют как бы монолитную пластинку), и дистальный

край $2 AX$ сильно наклоняется вниз. От $2 AX$ движение передается на BR и далее на R . При выгибании нотума MNP оказывается выше ANP , вследствие чего $1 AX$ наклоняется отрезком вниз, воздействуя на BSC . Это движение сопровождается небольшим наклоном опускающегося крыла костальным краем вниз — происходит его пронация.

Значительно более резкая пронация наблюдается в самом начале маха вниз, когда при сокращении базальных мышц BA поворачивает BSC , откуда усилие через склеротизованный мостик передается на R дистальнее вертикального шарнира. Благодаря наличию плеча между BSC и основанием R сокращение базальных мышц вызывает эффективный поворот крыла костальным краем вниз. По окончании фазы пронации крыло слегка супинирует, т.е. вращается костальным краем вверх и только после этого заметно опускается. Уменьшение пронации опускающегося крыла может быть вызвано расслаблением базальных мышц и (или) сокращением субаларных. Последние опускают заднее плечо $3 AX$, поворачивая его передний край, а с ним и $2 AX$, вверх. Дистальное плечо $3 AX$ опускается вместе с крылом. При дальнейшем движении вниз субаларные мышцы контролируют степень наклона плоскости крыла.

На начальном этапе подъема крыла передняя фрагма возвращается в исходное положение, постнотум отодвигается назад. Нотум под действием дорсо-вентральной мускулатуры уплощается, его край опускается. Одновременно $1 AX$ поворачивается дистальным краем вверх, разворачивая $2 AX$ и BSC , затем это движение передается пластине крыла. При подъеме крыла его передний край обгоняет задний, вследствие чего оно перекручивается в районе торсионного шарнира. Основание супинированного крыла остается плоским. Сокращение мышцы $3 AX$ в конце маха вверх вызывает поворот дистального плеча вверх и далее к телу. При этом PMP и DMP перегибаются по анальной складке и продольная ось крыла смещается назад. За счет опускания переднего края DMP супинация уменьшается, сначала незначительно, затем все сильнее, и в этот момент крыло достигает крайнего верхнего положения.

Таким образом, прямая и быстрая передача усилия с мышц на крыло осуществляется за счет ANP и MNP ; основная нагрузка в этом ложится на BSC и $2 AX$. BSC приводится в действие либо через BA , либо при сокращении крыловых мышц непрямого действия — через $1 AX$. Для $2 AX$ существует только один путь — через $1 AX$. Следовательно, в аксиллярном аппарате насекомых (тараканы, прямокрылые) с относительно слабыми продольными спинными и сильными базальными мышцами преимущественное развитие должен получить BSC , ответственный за депрессию и пронацию крыла, что означает перенос центра управления $1 AX$ на ANP . У насекомых, в движении крыльев которых достаточно большую роль играют как продольные спинные, так и базальные мышцы, преимущественное развитие должен

получить 2 AX и, следовательно, MNP . Промоция и пронация крыла при махе вниз обеспечиваются главным образом мышцами BA . Мышцы SA выступают как супинаторы и дополнительные депрессоры при махе вниз. Поворот крыла назад при махе вверх осуществляется за счет сил упругости, возникших в районе вертикального шарнира. В конце маха вверх мышцы 3 AX вызывают пронацию и ремоцию крыла, при этом их действие в принципе такое же, как при складывании крыла, поэтому, если в конце маха вверх не включаются базальные мышцы, действие первых завершается складыванием.

Движение склеритов корня крыла при складывании происходит следующим образом. При сокращении мышц $t-p$ 13 и $t-p$ 14 3 AX вращается вокруг оси, проходящей через вершины переднего и заднего плеч ($e-f$, рис. 1), дистальное плечо поднимается, а треугольник, образованный шарнирами $A-2-C$, переворачивается. При подъеме дистального плеча становится сильно выпуклой складка между обеими медиальными пластинками от шарнира 2 до сустава C . Это движение сопровождается вращением продольной оси крыла назад в вертикальном шарнире и уплощением клавуса при опускании основания PCu .

М о д и ф и к а ц и я к р ы л о в ы х с о ч л е н е н и й

В процессе эволюции аксиллярный аппарат претерпел существенные изменения, связанные с совершенствованием полета, изменением способа складывания крыльев, а также приобретением склеритами этой зоны дополнительной функции, например при производстве звуков (Thakare, 1969), демонстрационном поведении и т.д.; здесь будут рассмотрены только первые два направления изменений.

Модификации, связанные с полетом

Эволюционные преобразования крыловых сочленений, связанные с совершенствованием полета, сопровождалось повышением эффективности передачи усилия сокращения крыловых мышц на основания крыльев и увеличением свободы вращения крыла вокруг своей продольной оси. Кроме того, освоение пассивных режимов полета привело к значительной перестройке всего аксиллярного аппарата.

Повышение эффективности передачи усилия с мышц на крыло.

Совершенствование аксиллярного аппарата в этом направлении вызвало модификацию края нотума, 1 AX , его связей с соседними склеритами, а также преобразование в районе 3 AX .

Первый аксиллярный склерит. Поденки могут быть противопоставлены всем прочим современным насекомым в том плане, что основная нагрузка в управлении крылом у них легла на PNP при ослаблении ANP и частичной редукции 1 AX (Бродский, 1979в). В большинстве других эволюционных линий преимущественное развитие получила передняя область контакта

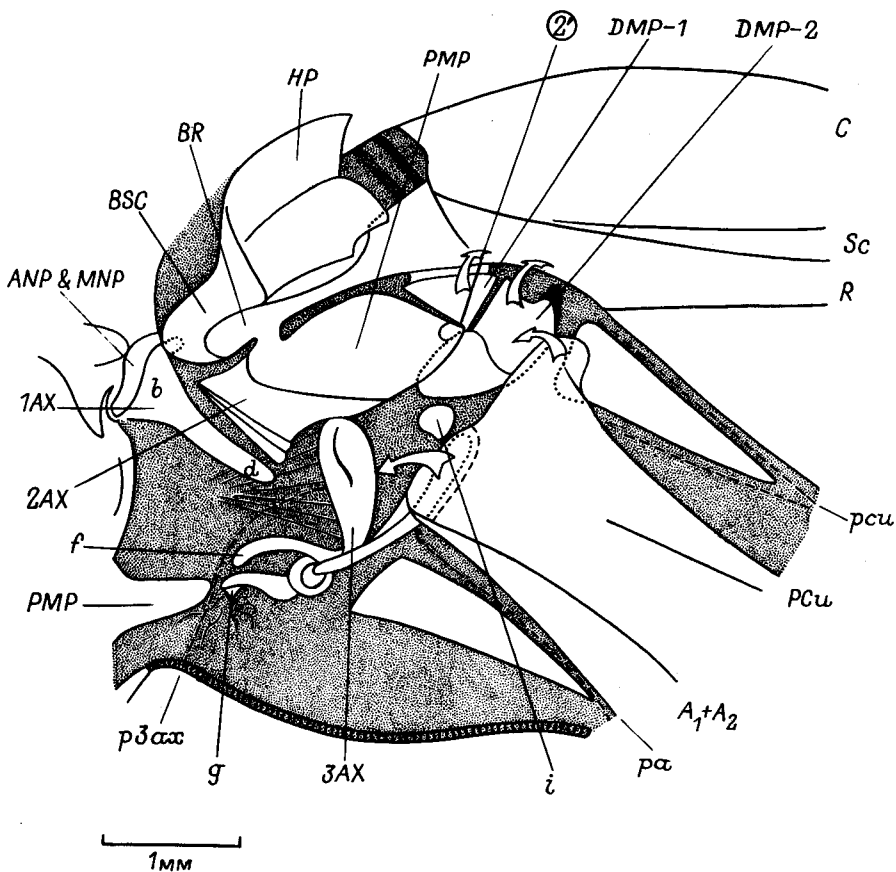


Рис. 5. Основание переднего крыла цикады *Tibicen plebejus* Scop.

Стрелки - направление движения склеритов при складывании крыла; клавус оттянут. 2' - дополнительный вертикальный шарнир.

нотума с крылом, включающая *ANP* и *MNP*. У сеноедов и цимицидовых *ANP* и *MNP* сближаются, формируя единый выступ, с которым сочленяется *1 AX*, вследствие чего его отросток редуцируется, а край *b-d*, напротив, вытягивается (рис. 5).

У тараканов, богомолов и прямокрылых сохраняются оба нотальных выступа, связанных с *1 AX*, но преимущественное развитие получает *ANP*. Край *1 AX* *b-d* расширяется, смещаясь вперед и обхватывая отросток; *BR* редуцируется. Увеличение роли *ANP* в управлении *1 AX* сопровождается у прямокрылых его дифференциацией на *ANP* и *AMNP*, у саранчовых *AMNP* соединяется с телом *1 AX* веерообразно расходящейся связкой (рис. 6, 1).

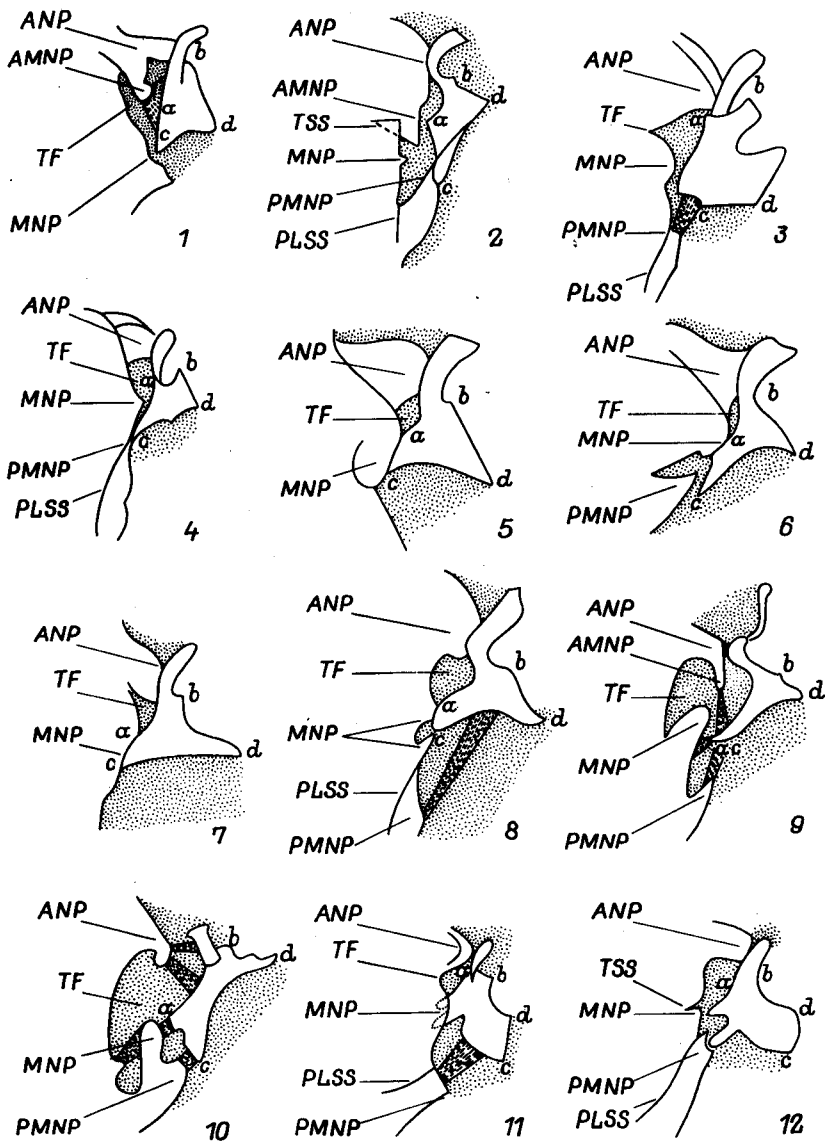


Рис. 6. Край нотума и первый аксиллярный склерит разных насекомых.

1 - саранчовое *Anacridium aegyptium* L. (по: La Greca, 1947); 2 - рогохвост *Urocerus gigas* L.; 3 - муравьиный лев *Myrmecaelurus trigrammus* Pall.; 4 - коридал *Coridalis* sp.; 5 - листоед *Zygogramma suturalis* F.; 6 - жу-желища *Calosoma sycophanta* L. (по: Tietze, 1963); 7 - скорпионница *Panorpa communis* L.; 8 - тонкопруд *Neria-*

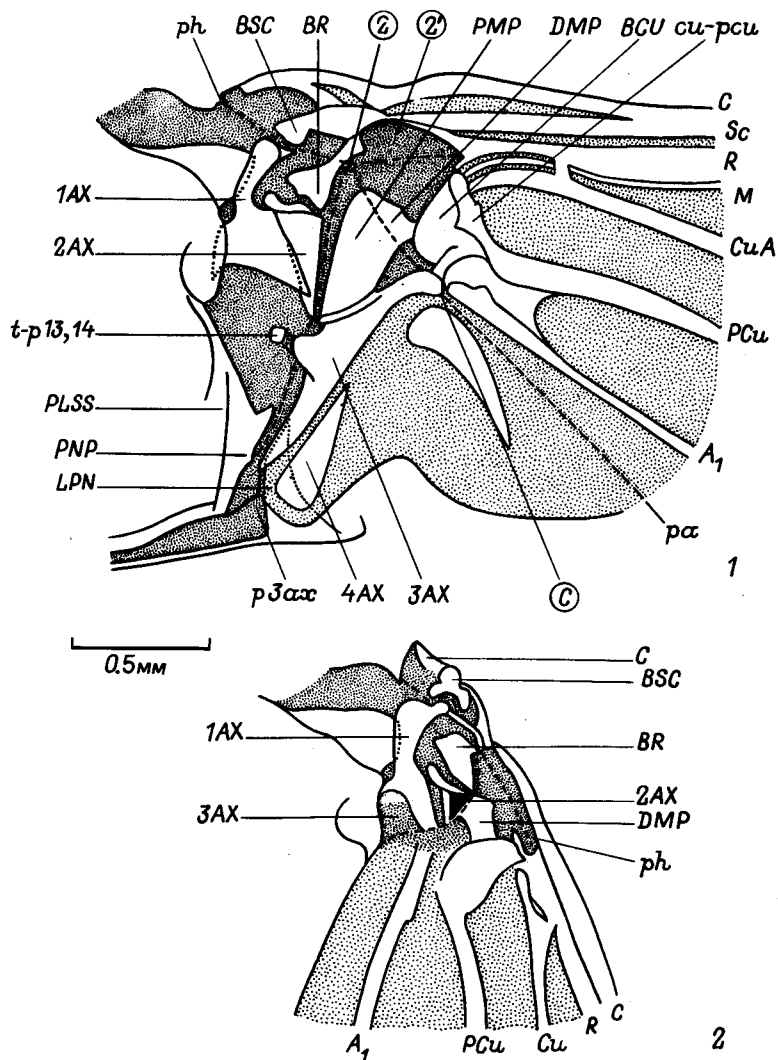


Рис. 7. Основание крыла листоеда *Zygogramma suturalis* F. (канадская популяция).

1 - крыло расправлено, 2 - сложено.

lus humuli L.; 9 - моль-малютка *Stigmella basalella* Herr.-Sch. (по: Sharplin, 1963a); 10 - совка *Plusia gamma* L. (по: Sharplin, 1963a); 11 - комар *Phalacrocerca replicata* L.; 12 - муха-сирфида *Helophilus affinis* Wahl. 1-4, 7, 9, 10 - переднее крыло; 5, 6, 8 - заднее крыло.

В линии насекомых с полным превращением основная нагрузка в управлении 1 АХ ложится на МNР. У перепончатокрылых, сетчатокрылых, жуков и мекоптероидов происходит дифференциация края нотума.

Перепончатокрылые. Уже у сидячебрюхих 1 АХ образует плотный контакт с 3 АХ, что сопровождается расширением края $c-d$ (рис. 6, 2). Край $\alpha-c$ сужается, и возникает контакт с ним участка края нотума, расположенного сзади МNР и ограниченного PLSS. Развитие нового функционального контакта нотума (PMNP) с телом 1 АХ происходит в ущерб МNР, который редуцируется, и как следствие этого возникает еще одна область контакта края нотума с 1 АХ — AMNP. ANP и AMNP отделены от PMNP тергальной щелью, медиально продолжающейся у этих насекомых в виде борозды.

Большекрылые и жесткокрылые. У этих насекомых 1 АХ сохраняет типичную форму, но угол c вытянут и заострен (рис. 6, 4-6). Уменьшение площади контакта 1 АХ с краем нотума в районе МNР приводит к образованию дополнительной связи между ними в виде PMNP; последний развит у коридалид только на передних крыльях. На задних крыльях жуков PMNP отсутствует у листоедов (рис. 6, 5), но развит у жуелиц (рис. 6, 6). Кроме того, характерной особенностью аксиллярного аппарата жуков является образование функционального контакта между 2 АХ и BR, в связи с чем верхний край 2 АХ снабжен площадкой (рис. 7). Наличие особо плотного контакта между вершиной отростка 1 АХ и BSC свидетельствует о значительной роли базалярных мышц в движении крыльев.

Сетчатокрылые. Наиболее яркая особенность строения 1 АХ у этих насекомых заключается в образовании сложного сустава между ним и 2 АХ (рис. 6, 3). Хорошо выражен PMNP, соединенный со срезанным углом 1 АХ связкой. Прямой контакт 1 АХ — PMNP отсутствует.

Мекоптероиды. В 1 АХ этих насекомых уменьшен край $\alpha-c$ и расширен край $c-d$, что хорошо видно уже у скорпионницы (рис. 6, 7). Вследствие этого увеличивается короткое плечо крыла, что прямо связано с повышением эффективности взмахов. На задних крыльях низших чешуекрылых МNР короткой щелью расщепляется на два выступа (рис. 6, 8), из которых на передних крыльях остается только задний, а указанная щель сливается с тергальной, в результате чего последняя приобретает характерную форму и направлена косо постеромедиально (рис. 6, 9). Благодаря такой форме щели сокращение продольной спинной мускулатуры у чешуекрылых и ручейников вызывает не только подъем МNР, но и смещение его вперед. Кроме того, сужение края $\alpha-c$ сопровождается развитием PMNP, соединенного связкой с серединой края $c-d$ (рис. 6, 8). У более продвинутых бабочек наблюдается усиление PMNP (рис. 6, 9). Кроме того, ANP поворачивает назад, образуя еще одну область контакта с 1 АХ (рис. 6, 9). Перенос у чешуекрылых центра управления 1 АХ на PMNP происходит

сопряженно с отчленением отростка (рис. 6, 9). У высших чешуекрылых, в частности у совок, вторично расширяется край $\alpha - c$, что в конечном итоге приводит к образованию совершенно необычной формы 1 AX (рис. 6, 10).

У двукрылых в связи с образованием на 1 AX двух аподем, к которым двумя пучками прикрепляется мышца $t-p$ 10, происходит расширение края $\alpha - c$ (рис. 6, 11). Край $c - d$ смещен дистально и сочленен с 3 AX (рис. 6, 11, 12). В отличие от перепончатокрылых, где $PMNP$ сразу образует прямой контакт с 1 AX , у двукрылых можно проследить последовательные этапы формирования $PMNP$: у длинноусых $PMNP$ соединен с краем $\alpha - c$ связкой (рис. 6, 10), у короткоусых $PMNP$ венчает плечо скутеллума, сочлененное с задней аподемой края $\alpha - c$ (рис. 6, 11).

Таким образом, во всех отрядах насекомых с полным превращением происходят дифференциация и специализация края нотума; при этом $AMNP$ образуется независимо у чешуекрылых и перепончатокрылых, а $PMNP$ возникает как дополнительная точка опоры 1 AX независимо у перепончатокрылых, большекрылых, жесткокрылых и двукрылых. Вершиной этого процесса служит формирование у высших перепончатокрылых и короткоусых двукрылых плеч скутеллума, обладающих большой подвижностью и играющих важную роль в механике крылового сочленения (Boettiger, Furshpan, 1952; Pringle, 1968; Myian, Ewing, 1985; Ennos, 1987; Pfau, 1987).

Третий аксиллярный склерит функциональной нагрузки на PNP характерно для всех, кроме поденок, насекомых. Усиление передней области края нотума сопряжено с ослаблением PNP , основание которого сначала сужается, а затем он отчленяется от нотума (рис. 8); в этом случае PNP носит название „четвертый аксиллярный склерит“. Когда 3 AX теряет прямой контакт с нотумом, возникают сложности в управлении ремоцией и пронацией крыла в конце маха вверх, а также менее эффективным становится действие мышц 3 AX , точность работы которых снижается из-за потери опоры в суставе B .

Процесс ослабления PNP , идущий в разных эволюционных линиях, достигает максимума у цимициформных и скарабейформных. Первые „страдают“ из-за этого меньше, чем вторые, так как у них в большей степени сохраняется контакт заднего плеча 3 AX с SA . В связи с этим изменения, компенсирующие утрату жесткого соединения PNP с нотумом, становятся одним из ведущих моментов эволюции аксиллярного аппарата только у скарабейформных. У этих насекомых боковые выступы постнотума, пронзая мембрану крыла, выходят на его дорсальную поверхность и образуют функциональный контакт с PNP . Первоначально LPN имеет характерную двулопастную форму, как например у некоторых ручейников (рис. 9) и длинноусых двукрылых (рис. 10). У ручейников при сокращении продольной спинной мускулатуры LPN толкает PNP вперед (Бродский, Иванов, 1986). В дальнейшем LPN полностью (рис. 11) или частично (рис. 12) сливается с PNP ,

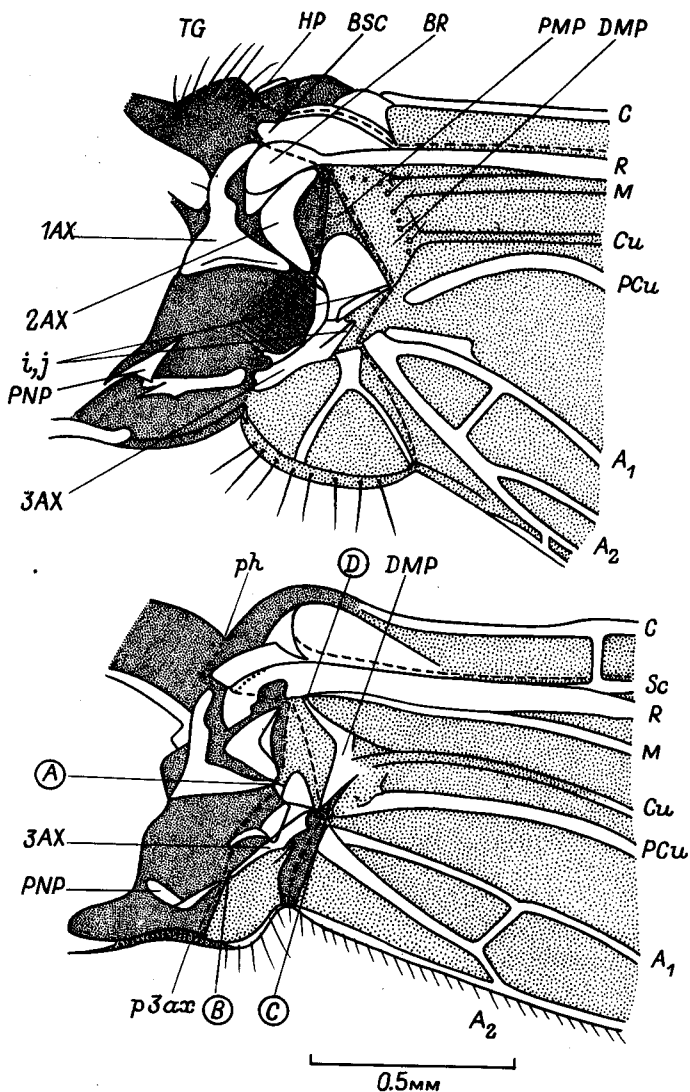


Рис. 8. Основание переднего и заднего крыльев скорпионницы *Panorpa communis* L.

D - сустав между *DMP* и основанием *R* .

но в большинстве случаев обе эти структуры хорошо различимы на дорсальной поверхности основания крыла (рис. 13). У высших перепончатокрылых и короткоусых двукрылых *PNP* & *LPN* образует так называемый аксиллярный рычаг, функция которого трактуется по-разному. По мнению Прингла (Pringle, 1968), у пчелиных

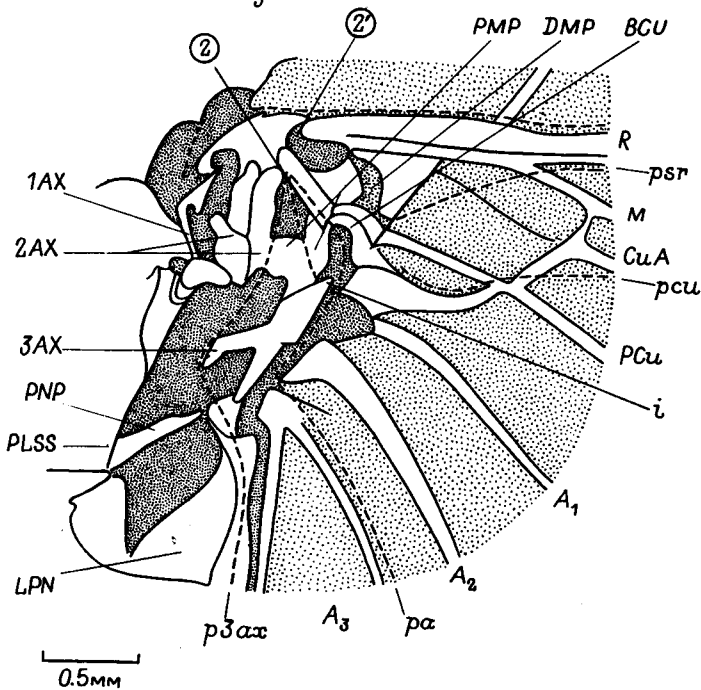
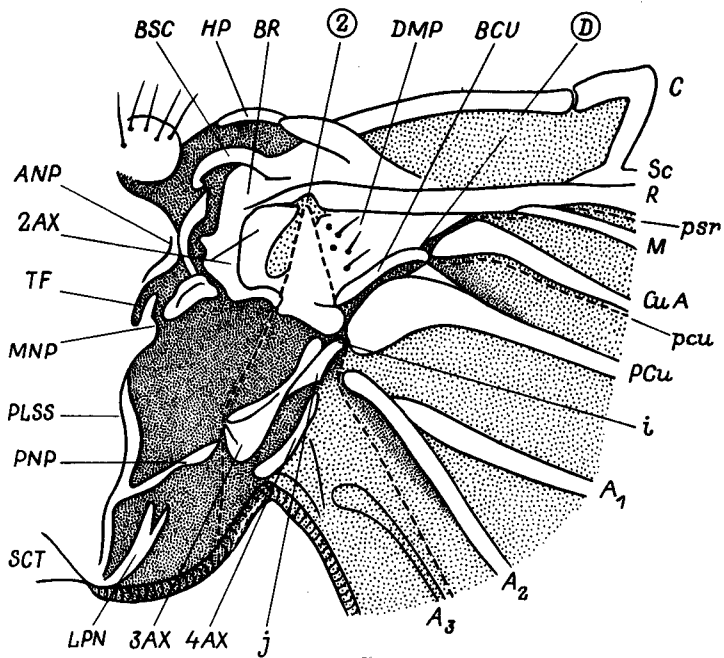


Рис. 9. Основание переднего и заднего крыльев ручейника *Phryganea bipunctata* Retz.

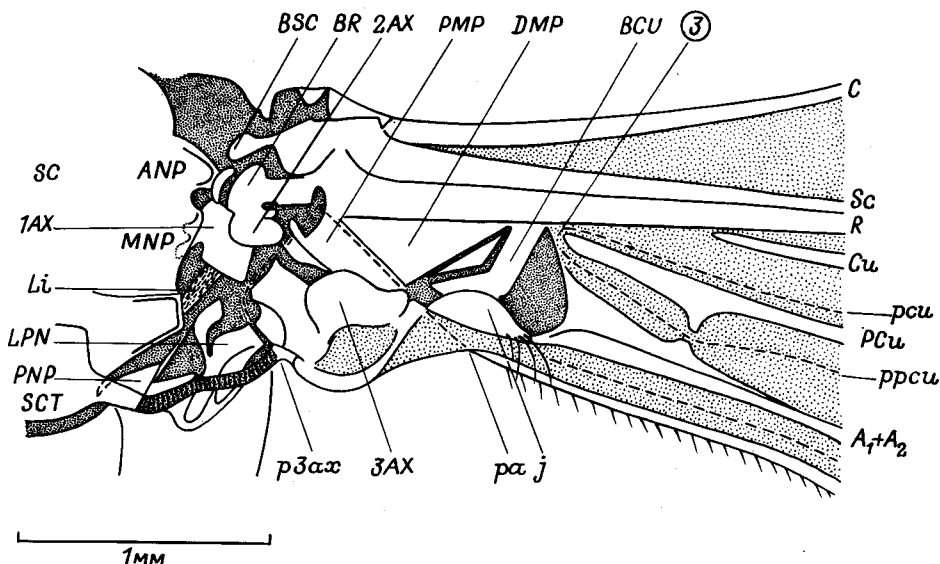


Рис. 10. Основание крыла комара *Phalacrocerca replicata* L.

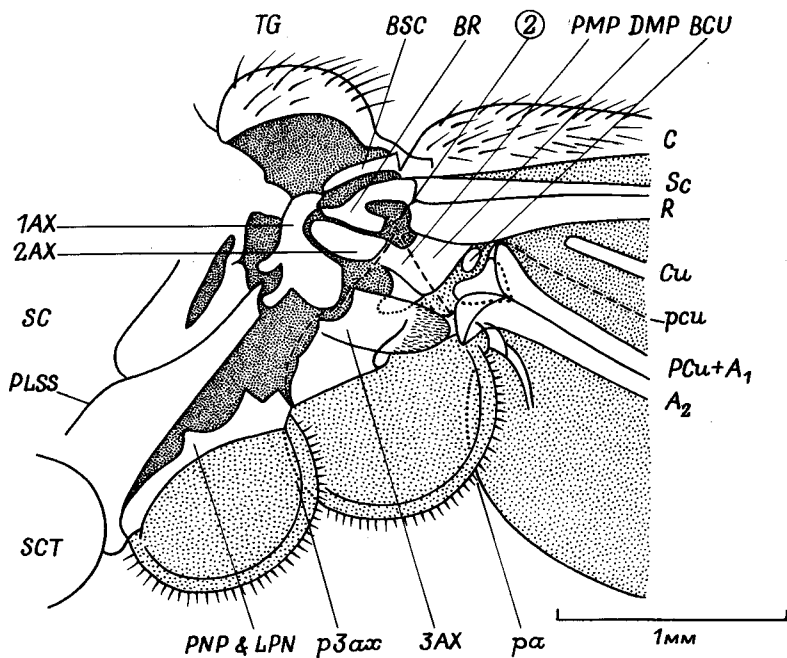


Рис. 11. Основание крыла мухи-сирфиды *Helophilus affinis* Wahl.

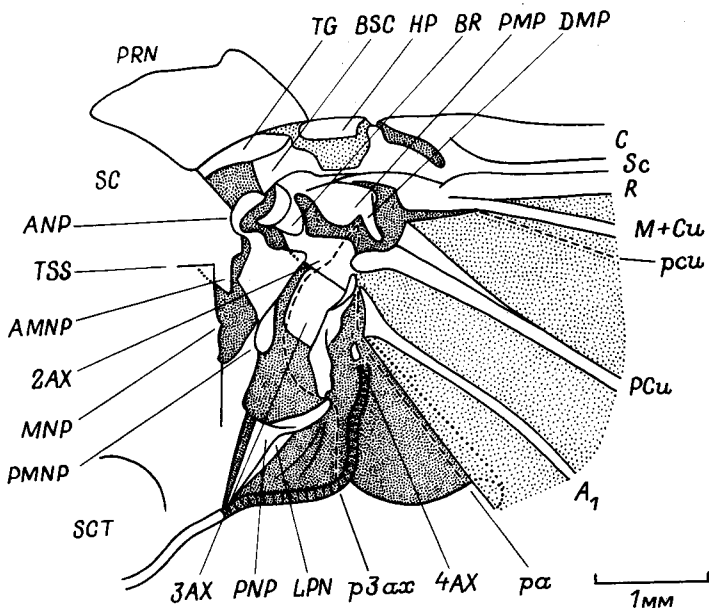


Рис. 12. Основание переднего крыла рогохвоста *Urocerus gigas* L.

аксиллярный рычаг (рис. 14, 1), снабженный мышцами, растягивает в конце маха вверх продольные спинные мышцы, что увеличивает силу их сокращения при опускании крыльев. У круглошовных двукрылых, по данным Майана и Эвинга (Miyana, Ewing, 1985), функция аксиллярного рычага (рис. 14, 2) состоит в контроле положения закрыловых чешуек и параметров взмаха посредством влияния на 3 AX. В любом случае вершина аксиллярного рычага связана с 3 AX (рис. 10), который в свою очередь образует сустав с 1 AX. Таким образом, у этих двух групп насекомых PNP, слившись с LPN, вновь начинает принимать активное участие в управлении крылом.

В ряде случаев, например у низших перепончатокрылых, большекрылых, ручейников и др., LPN или его вершинный участок отчленяется, приобретая самостоятельность и включаясь в состав треугольника, переворачиваемого при складывании крыла (рис. 4, 9, 12 и др.). Эту самостоятельную структуру удобнее всего обозначить как „четвертый аксиллярный склерит“, хотя обычно так называют отчлененный PNP. Однако отчленен PNP или нет, его природа от этого не меняется, тогда как название „четвертый“, т.е. дополнительный к ранее существовавшим трем аксиллярным склеритам, более всего заслуживает вновь образовавшаяся структура — отчлененный участок LPN. Кстати, так и обозначает Ричардс (Richards, 1956) эту структуру у перепончатокрылых.

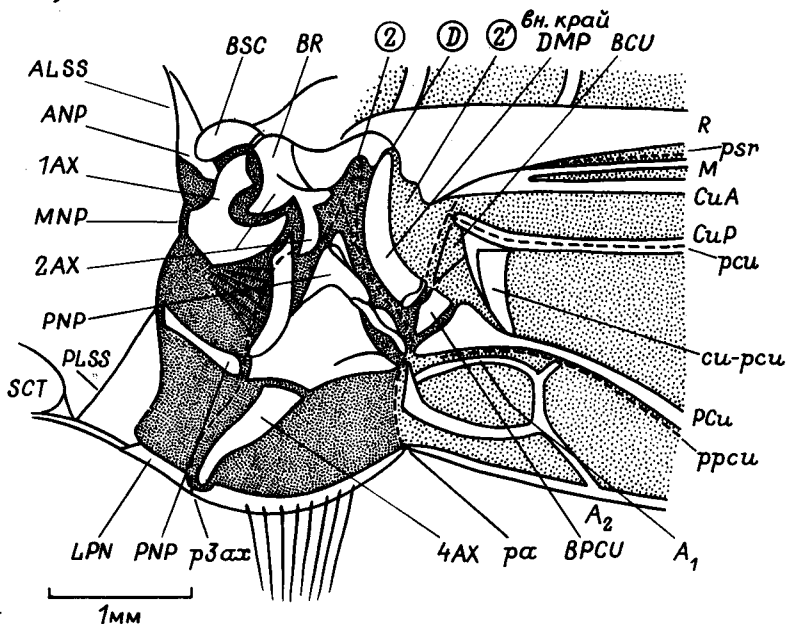
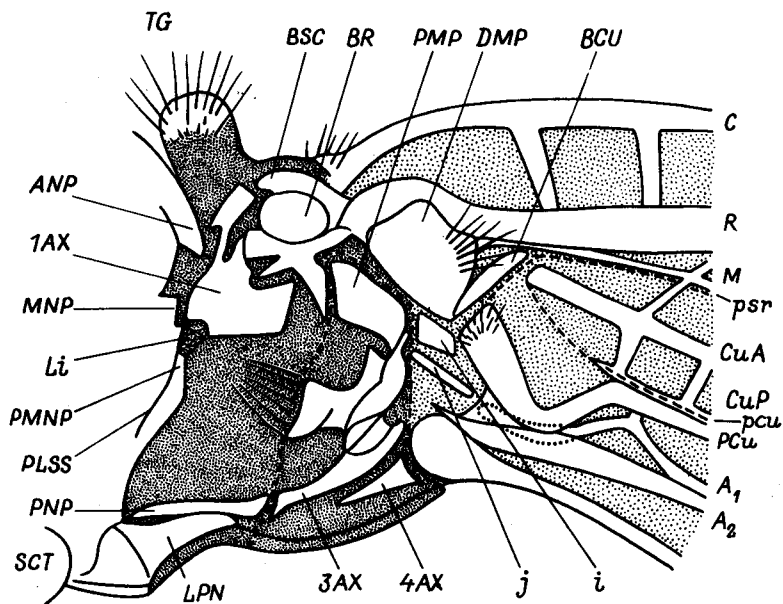


Рис. 13. Основание переднего и заднего крыльев муравьиного льва *Acanthaclisis occitanica* Vill.

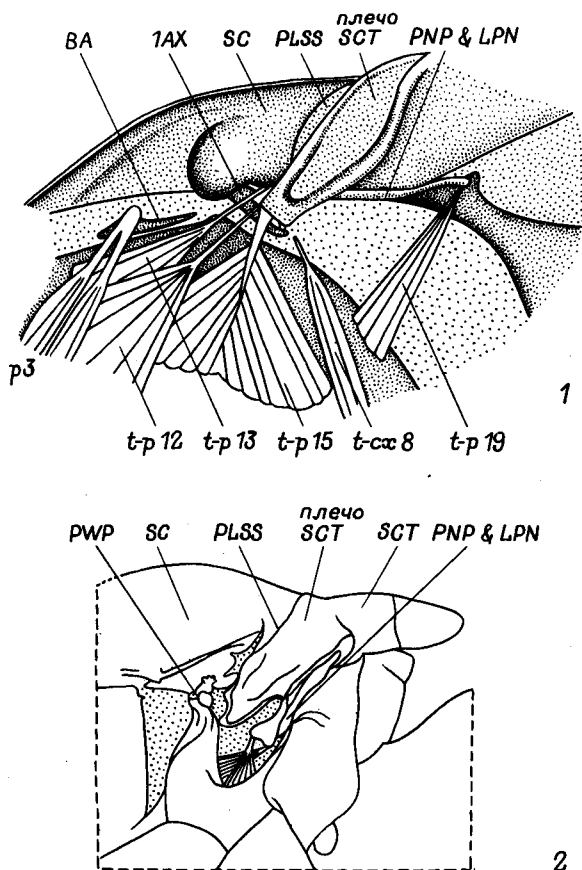


Рис. 14. Аксиллярный рычаг пчелиных (1) и круглошовных двукрылых (2).

1 - по: Pringle, 1968; 2 - по: Miyan, Ewing, 1985.

Строчные латинские буквы обозначают крыловые мышцы.

Совершенствование торсионного шарнира. В процессе эволюции происходит закономерное повышение свободы вращения крыла вокруг своей продольной оси, что вызывает перестройку структур дистальной зоны аксиллярного аппарата. Совершенствование работы торсионного шарнира наблюдается в различных эволюционных линиях; при этом в наиболее примитивном случае (веснянки и вислокрылки) базисы медиальной и кубитальной систем жилок отрываются от склеритов складкой радиального сектора. К такому состоянию близко строение торсионного шарнира низших чешуекрылых (рис. 15, 1). У коридалид и примитивных ручейников в образовании торсионного шарнира на передних крыльях участвует крепкое основание кубитального ствола (рис. 15, 2, 3), которое у сетчатокрылых образует

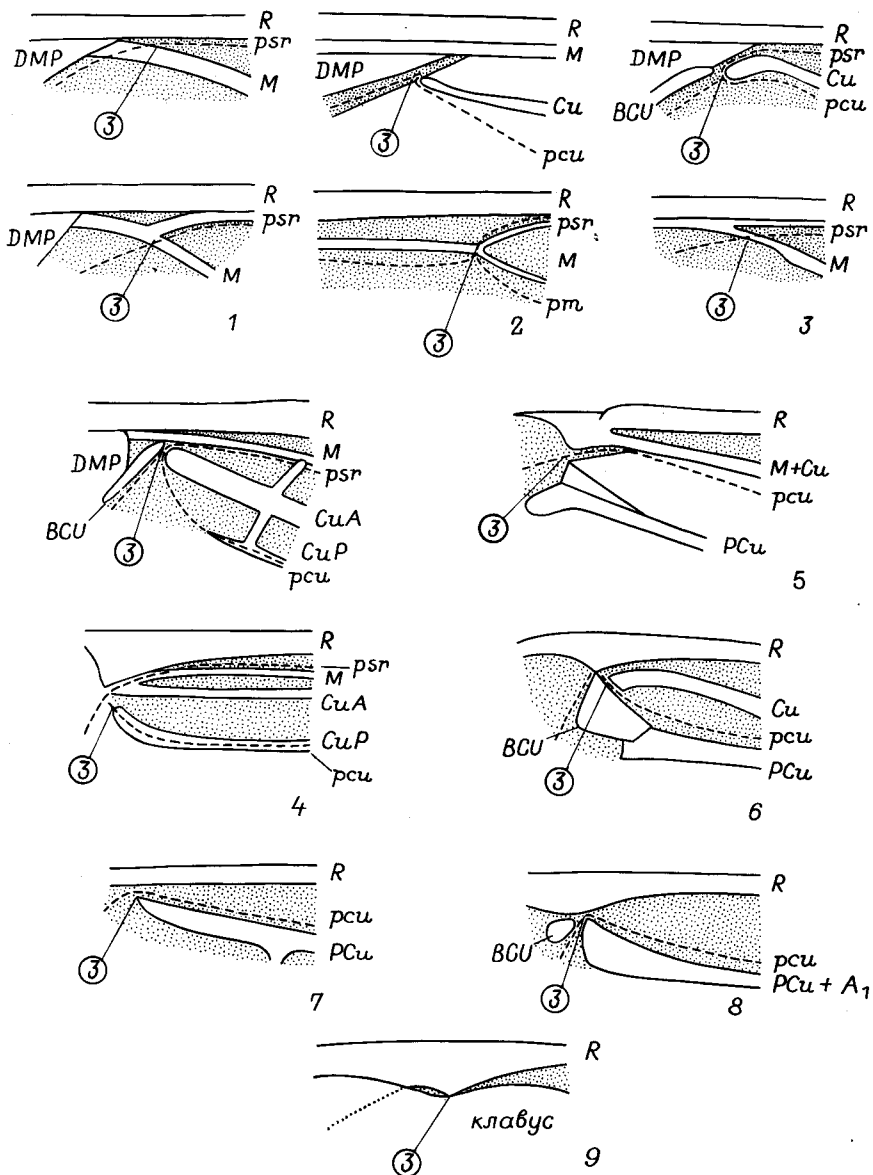


Рис. 15. Торсионный шарнир крыльев разных насекомых.

1 - тонкопруд *Nepialus humuli* L.; 2 - коридал *Corydalis* sp.; 3 - ручейник *Phryganea bipunctata* Retz.; 4 - муравьиный лев *Acanthaclisis occitanica* Vill.; 5 - рогохвост *Urocerus gigas* L.; 6 - листоед *Zygogramma suturalis* F.; 7 - комар *Phalacrocerca replicata* L.; 8 - муха-сирфида *Helophilus affinis* Wahl.; 9 - таракан *Periplaneta americana* L.

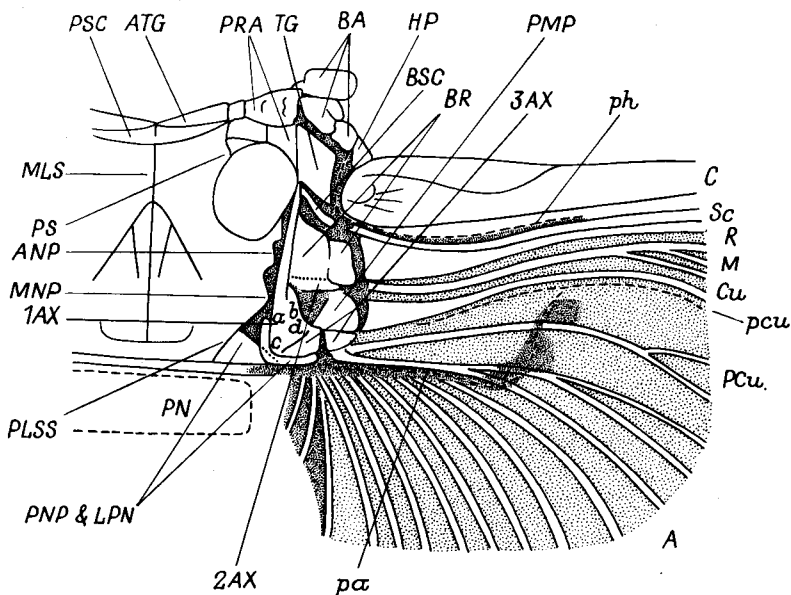


Рис. 16. Основание переднего крыла палеодиктиоптеры *Mazonopterus wolfforum* Kuk.-Peck, Rich. Рисунок по фотографии в: Kukalová-Peck, Richardson, 1983.

хорошо выраженный сустав с базикубитале (рис. 15, 4). Следующим шагом в развитии торсионного шарнира служит формирование суставной головки на основании PCu , что характерно для перепончатокрылых (рис. 15, 5) и двукрылых (рис. 15, 7, 8). Еще больше повышается способность крыла к вращению вокруг своей продольной оси в результате образования сустава между R и A_1 (рис. 15, 8). У некоторых жесткокрылых строение торсионного шарнира относительно примитивно: сустав образуется между Cu и BCU (рис. 15, 6), но у крупных форм при взмахах перекручивается основание R (Pfau, Nonomiche, 1979), так же как у крупных ручейников (Бродский, Иванов, 1986). Образование перетяжек в основании R особенно характерно для двукрылых, причем оно наблюдается у всех представителей короткоусых независимо от размеров.

Несколько особняком стоят тараканы, богомолы и прямокрылые, в крыльях которых основная нагрузка в обеспечении вращения крыла вокруг его продольной оси ложится на зубовидный выступ вдутого основания R . В передних крыльях тараканов упомянутый выступ образует сустав с передним краем клавиуса (рис. 15, 9). У тараканов размеры выступа невелики, но резко возрастают у прямокрылых (Pfau, Nachtigall, 1981; Wootton, 1979).

Специализация к освоению пассивных режимов полета. Наиболее значительные изменения в строении аксиллярного аппарата наблюдаются

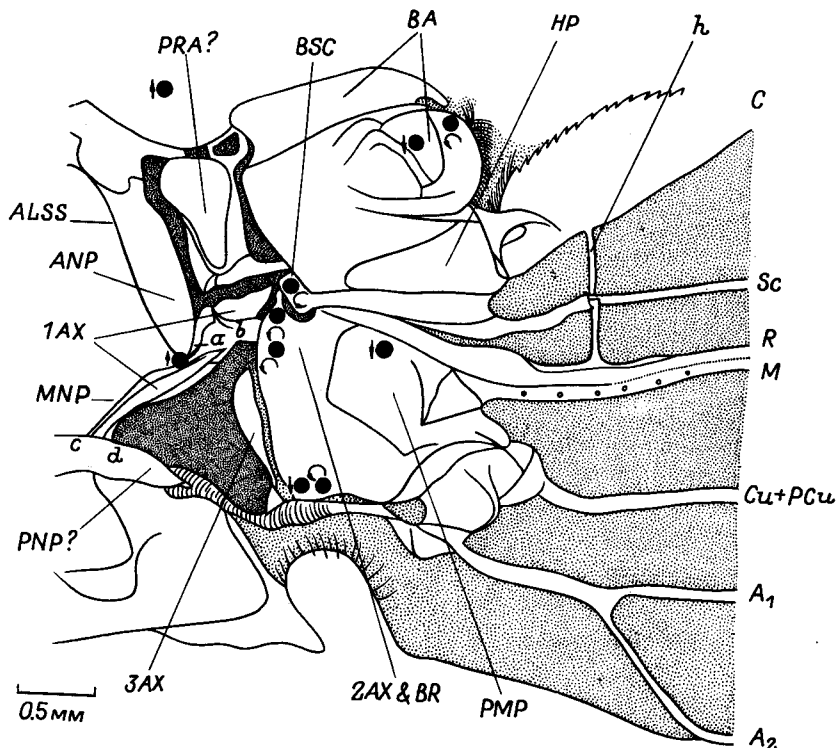


Рис. 17. Основание переднего крыла стрекозы *Aeschna juncea* L.

Кружки – места прикрепления мышц, сокращение которых вызывает опускание (стрелка вниз), подъем (стрелка вверх), пронационно-супинационное вращение (круговая стрелка) крыла.

в тех группах насекомых, представители которых освоили планирование и часто используют его в полете: дневные чешуекрылые, разнокрылые стрекозы, палеодиктиоптеры. Интерпретация строения крыловых сочленений последних основана на изучении фотографии отпечатка хорошо сохранившегося корня крыла *Mazonopterus wolforum*, опубликованной Кукаловой-Пек и Ричардсон (Kukalová-Peck, Richardson, 1983). Предлагаемая здесь схема строения корня крыла палеодиктиоптеры (рис. 16) существенно отличается от таковой авторов вида. Разумеется, для правильной интерпретации отпечатка одной, даже превосходного качества, фотографии недостаточно, однако уже сама по себе возможность различного толкования отпечатка не позволяет отдать предпочтение какому-либо одному варианту.

Общим для представителей всех трех групп, активно использующих планирование, является расширение основания крыла, сопровождаемое гипертрофией 1 AX (рис. 16, 17, 18). Увеличение

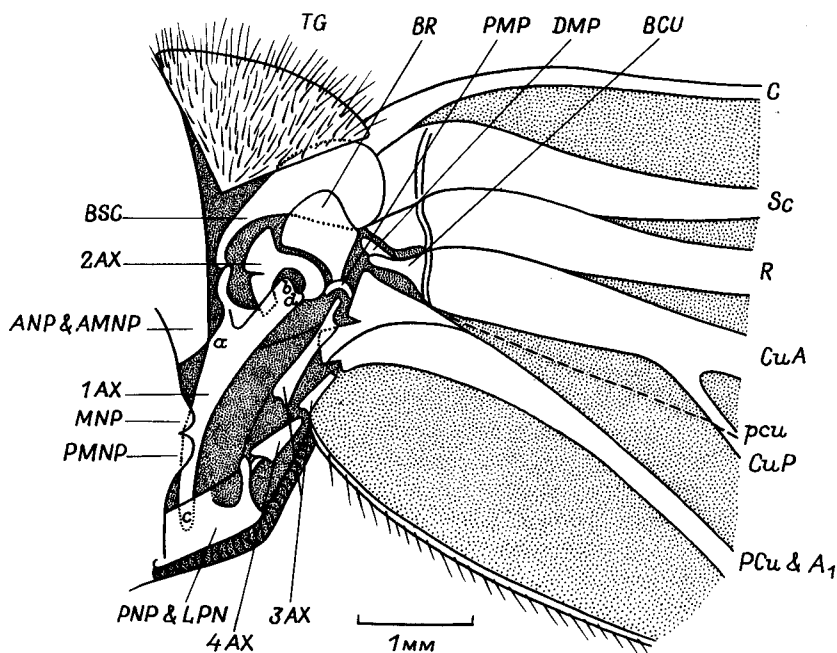


Рис. 18. Основание переднего крыла бабочки *Heliconius charithonius* L.

относительных размеров 1 AX у бабочек происходит за счет вытягивания угла $\alpha - c - d$, который простирается назад до PNP . Край $b-d$ сужен и обращен вверх. У стрекоз сильно вытянуто все тело 1 AX при недифференцированном крае нотума, что, конечно, свидетельствует о более глубоких и древних изменениях и о ранней адаптации к планирующему полету, возникшей еще у меганеурин.

Кроме того, расширение и слияние базисов стволів жилок приводят к образованию в корне крыла платформ, способствующих более прочному соединению крыла с грудью, но в ущерб его способности к пронационно-супинационному вращению. Как следствие этого на крыльях стрекоз развились дополнительные шарниры (дужка, узелок и др.), а кинематика крыльев дневных бабочек изменилась (Шванвич, 1949). У бабочек расширен BSC и слиты основания SC , R и Cu , у стрекоз слиты 2 AX , BR и PMP . Приспособление к планированию отрицательно сказалось на способности к складыванию крыльев; в обеих группах 3 AX редуцирован до небольшой пластинки и потерял подвижность (рис. 17, 18).

Аналогичные изменения наблюдаются в корне крыла *Mazonopterus wolfforum*, однако, в отличие от бабочек и стрекоз, преимущественное развитие у него получил отросток 1 AX и, следовательно, гипертрофировался BR (рис. 16). В остальном крыловое

сочленение данного вида по сравнению с генерализованным типом изменено сравнительно мало. Интересно отметить, что оно сочетает признаки, свойственные как тараканам, так и поденкам и стрекозам. С первыми данный вид сближает следующее: 1) гребень, тянущийся по средней линии скутума и укрепляющий его (что, в частности, указывает на незначительную роль продольной спинной мускулатуры в движении крыльев); 2) *РА* образуется как боковой выступ *АТГ*. Общим с поденками и стрекозами является свободный *ВА*, состоящий из нескольких склеритов и занимающий верхнее положение на анапистернуме, благодаря чему различим на виде сверху (рис.16, 17).

Модификации, связанные со складыванием крыльев

Все разнообразие способов складывания крыльев можно разделить на три основных типа: плоское, облегающее и крышевидное. При крышевидном складывании крылья смыкаются над брюшком задними краями или незначительно перекрываются; костальные края обращены вниз и в стороны. При плоском складывании крылья расположены горизонтально, значительно перекрываясь анальными областями. Облегающее складывание отличается от плоского тем, что пластина крыла перегибается продольно, в результате чего костальный край обращен вниз и в сторону. Два последних способа складывания легко переходят друг в друга и могут быть противопоставлены крышевидному.

Каков же был исходный характер складывания крыльев? По-видимому, первичное складывание имело облик крышевидного (Расницын, 1980), но отличалось от истинно крышевидного, которое свойственно большинству цимициформных и скарабейформных, в аксиллярном аппарате которых имеются явно вторичные структуры (см. с. 32). Признаки древнего крышевидного складывания можно представить в следующем виде: 1) подгибающаяся часть мала на передних и задних крыльях; *ра* проходит между дистальным плечом *ЗАХ* и основанием анального ствола; 2) концы сложенных крыльев расходятся, как например у паолид и некоторых гриллоблаттид, в частности у *Sylviodes perlodes* (Историческое развитие..., 1980); 3) костальный край не расширен или расширен незначительно, во всяком случае меньше, чем у блаттинопсеид и палеомантеид, для которых характерно типичное крышевидное складывание (Расницын, 1980); 4) складывание обеспечивает одна мышца *ЗАХ* - *t-p 14*¹ (см. таблицу). Обе мышцы (*t-p 13* и *t-p 14*)

¹ По данным Мацуда (Matsuda, 1970), у веснянок, палочников и насекомых некоторых других отрядов инфракласса гриллоновых имеется *t-p 13*, а не *t-p 14*, однако надежная гомологизация этих мышц в случае наличия только одной из них затруднена из-за высокой вариабельности мест прикрепления их нижних концов.

Тип складывания крыльев и мышцы третьего аксиллярного склерита насекомых основных отрядов

Отряд	Тип складывания	<i>t-p</i> 13	<i>t-p</i> 14
Odonata	р	-	+
Ephemeroptera	р	-	+
Plecoptera	п	-	+
Embioptera	п	-	+
Dermaptera	п (м)	-	+
Isoptera	п	-	+
Blattoptera	п	-	+
Mantoptera	п-о	-	+
Orthoptera	о	-	+
Psocoptera	к	-	+
Homoptera	к	+	+
Hemiptera	п	+	-
Thysanoptera	п	-	+
Megaloptera	к	+	+
Coleoptera	к	+	+
Neuroptera	к	+	+
Mecoptera	п	+	-
Diptera	п (р)	+	+
Trichoptera	к	+	+
Lepidoptera	к (р)	+	+
Hymenoptera	п (р)	+	-

Примечание. Типы складывания: п - плоское, к - крышевидное, о - облегающее, м - модифицированное, р - редукция складывания. Знак плюс - наличие мышцы, минус - отсутствие.

обеспечивают складывание крыла только у тех насекомых, которым свойственно истинно крышевидное складывание (таблица).

В процессе эволюции от древнего крышевидного складывания произошли плоское, давшее в свою очередь облегающее, и истинно крышевидное. Последнее, по-видимому, возникло дважды: у сеноедов отсутствует *DMP* и *t-p* 13. Соответственно истинно крышевидное складывание можно подразделить на два типа: скарабейформный и цимициформный. Редукция складывания происходила неоднократно в разных группах различного ранга от семейства до инфра-класса.

Переход от древнего к истинно крышевидному складыванию.

У цимициформных и скарабейформных наблюдается вторичное усиление крышевидного складывания, при котором положение крыльев в покое сохраняется прежним, но происходят значительные изменения в строении аксиллярного аппарата.

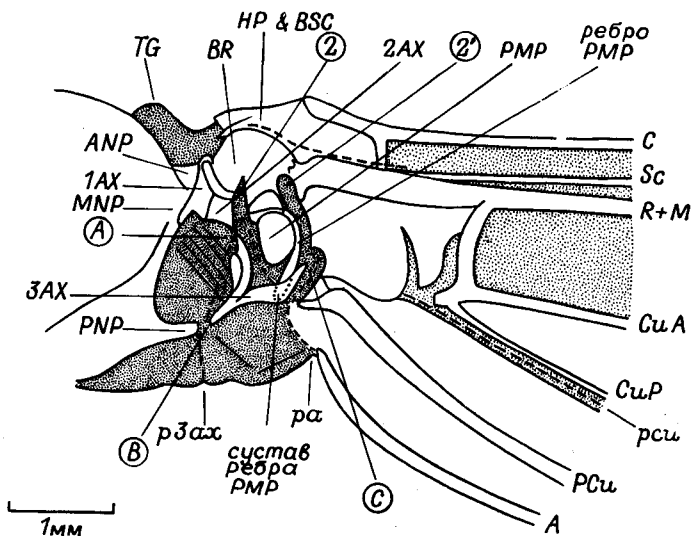


Рис. 19. Основание переднего крыла сеноеда *Psococerastis gibbosus* Sulz.

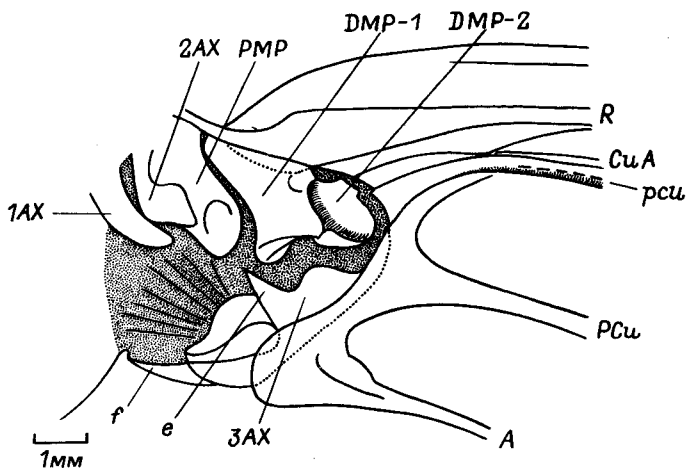


Рис. 20. Фрагмент аксиллярного аппарата переднего крыла клопа *Belostoma apache* Mayr. Клавус оттянут.

Цимциформный тип. Уже у сеноедов наблюдаются изменения в механике складывания крыльев: PMP иммобилизуется, по ее наружному краю оформляется ребро, шарнирно соединенное с дистальным плечом 3 AX (рис. 19). При сокращении мышцы *t-p* 14 дистальное плечо 3 AX, как обычно, поднимается и смещается к телу. При отведении крыла назад передний конец ребра

PMP упирается в *BR*, вследствие чего пластина крыла по дистальной ветви гумеральной складки перегибается продольно. У сеноедов заднее плечо *3 AX* опирается на *SA*, который, по-видимому, принимает участие в складывании крыла (Badonnel, 1934): одновременное с *t-p* 14 сокращение его мышц приводит к тому, что дистальное плечо *3 AX* переворачивается не полностью, заметно смещаясь назад, так как сустав *B* перестает играть роль шарнира, а опускается со всем склеритом вниз.

На примере корня крыла цикадовых можно видеть развитие тенденций, свойственных сеноедам: *PMP* полностью теряет подвижность и сливается с *2 AX* (Емельянов, 1977), *DMP* дифференцируется на *DMP-1* и *DMP-2*, а сустав *B* окончательно теряет значение для складывания крыла. Движение отдельных склеритов крылового сочленения при складывании крыла обыкновенной цикады показано стрелками (рис. 5). Из механизма, обеспечивающего крышевидное складывание крыльев цикадовых, легко выводится механизм плоского складывания крыльев клопов. В данном случае при сокращении *t-p* 13 дистальное плечо *3 AX* вообще не переворачивается, а лишь отводится назад и к телу (рис. 20). *DMP-2*, как половинка дверной петли, вращается вокруг *DMP-1* дистальным краем вниз. *R* перемещается назад, но не опускается, как у цикадовых, что в конечном итоге приводит к плоскому складыванию крыла; при этом выступы склеритов наподобие элементов мозаики плотно входят в соответствующие щели. Так же отводится назад заднее крыло. У некоторых водных клопов (нотонектиды, кориксиды) вторично возникает крышевидное складывание передних крыльев, что достигается за счет частичной редукции *DMP-1* и уменьшения подвижности в суставе между ней и *DMP-2* (Betts, 1986).

С к а р а б е и ф о р м н ы й т и п. У скарабеиформных в основаниях крыльев развиваются две механические системы, обеспечивающие крышевидное складывание: шарнирно-рычажная система и система упора. Первая представлена главным образом в передних крыльях, вторая — в задних. В задних крыльях коридалид развиты обе системы.

Шарнирно-рычажная система (рис. 21, 2). При подъеме дистального плеча *3 AX* *DMP* в суставе *C* вращается, наклоняясь вершиной вниз; при этом ее наружный край через сустав *D* воздействует на механическую ось крыла, вызывая поворот складываемого крыла костальным краем вниз. Вдоль наружного края *DMP* между базисами *Cu* и *PCu* расположен узкий склерит (*BCU*), представляющий собой, по-видимому, отчлененный участок кубитальной жилки. На передних крыльях у коридалид (рис. 4), ручейников (рис. 9) и чешуекрылых (рис. 22) *BCU* образует сустав *D* с *DMP*. У сетчатокрылых (рис. 13) на передних крыльях *BCU* развит особенно сильно и образует сустав *D* непосредственно с *R*.

Система упора (рис. 21, 1). Когда дистальное плечо *3 AX* поднимается и крыло в шарнире 2 вращается назад, внутренний

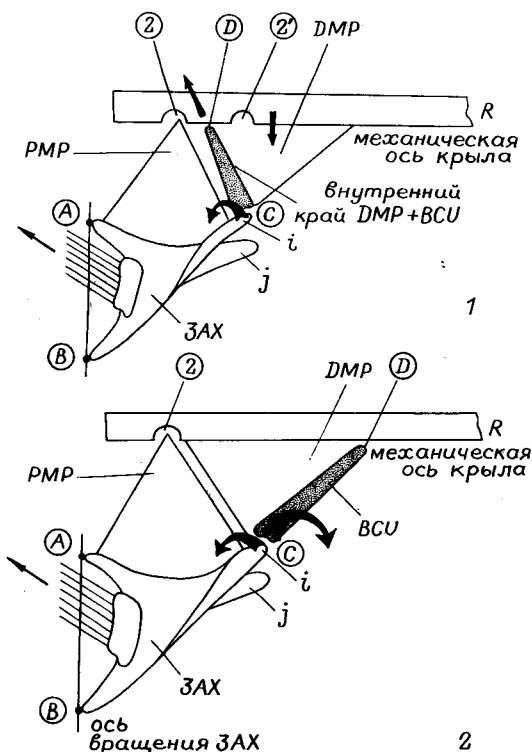


Рис. 21. Схема взаимного расположения элементов в системе, обеспечивающей крышевидное складывание крыла.

1 - система упора; 2 - шарнирно-рычажная система. Стрелки - направление движения склеритов при складывании крыла. Объяснения в тексте.

край *DMP* также отводится к телу; при этом передний конец внутреннего края в суставе *D* упирается в механическую ось крыла проксимальнее сустава *C*, т.е. там, где момент вращения меньше. В итоге пластина крыла по дистальной ветви гумеральной складки перегибается продольно. На втором этапе складывания крыла отводится назад, вращаясь в шарнире *2'*. В крыле сеноедов существует аналогичная система упора, однако там упор образуется за счет ребра *PMP* и, кроме того, дистальное плечо *ЗАХ* не переворачивается, а лишь отводится назад и к телу.

Система упора особенно хорошо развита в задних крыльях жуков, большекрылых (рис. 4), чешуекрылых (рис. 23) и ручейников (рис. 9). В двух последних группах сустав *D* образуется между *BCU* и внутренним краем *DMP*. Сочленение между *PMP* и *DMP* в задних крыльях ручейников обладает столь большой упругостью, что при складывании крыла возникает дополнительный

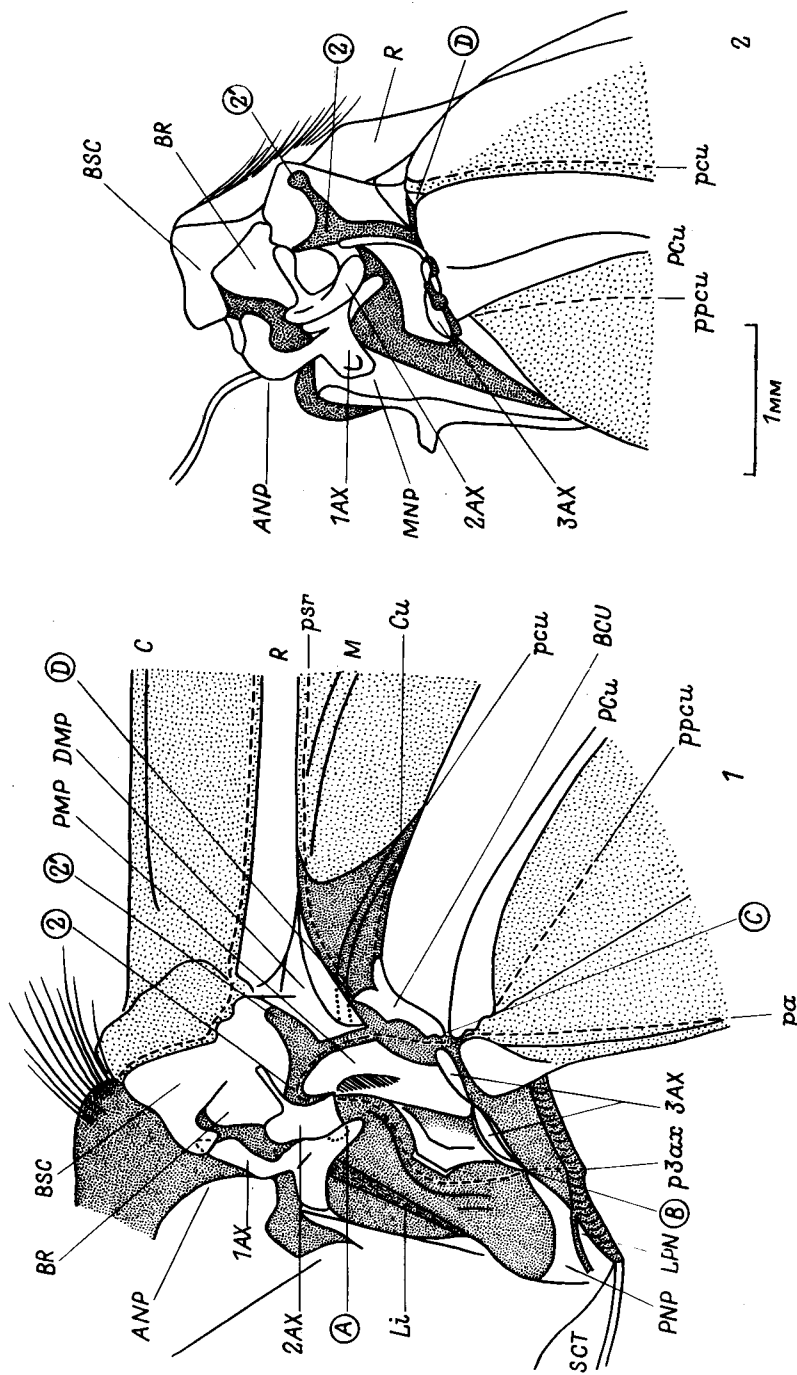


Рис. 2.2. Основание переднего крыла тонкокрыла *Herialus humuli* L.
 1 - крыло расправлено, 2 - сложено.

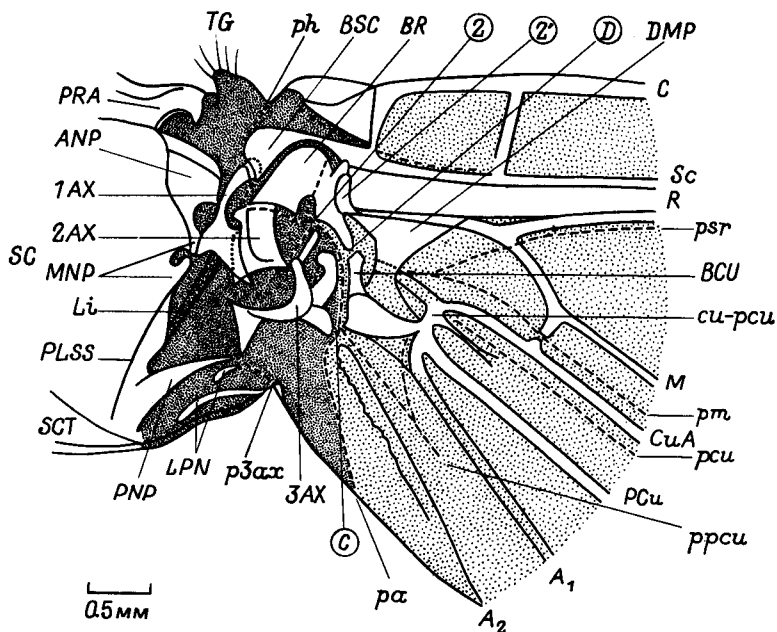


Рис. 23. Основание заднего крыла тонкопряда *Nephelus humuli* L.

перегиб *PMP*, которая расщепляется на проксимальную и дистальную доли (рис. 9). Образование шарнира 2' связано с мембранизацией основания *R*, особенно сильно выраженной у некоторых жуков (рис. 7).

Система упора существует также на вентральной стороне крылового сочленения. При складывании заднего крыла вислокрылки нижний листок *BSC*, упираясь в *BA* (рис. 2), препятствует опусканию и отведению крыла назад. Однако при дальнейшем сокращении мышц *3AX* выступ нижнего листка *BSC* скользит по верхнему краю *BA*, вследствие чего крыло, поворачиваясь костальным краем вниз, „шелчком“ переходит из одного устойчивого положения в другое. Аналогичная система упора развита на вентральной поверхности крылового сочленения жуков (рис. 24).

Фиксация сложенных крыльев. У многих насекомых, которые крышевидно складывают крылья, имеются приспособления, позволяющие надежно удерживать их в сложенном положении. К числу таких специализаций следует отнести, во-первых, наличие двух мышц *3AX*: *t-p* 13 и *t-p* 14 и, во-вторых, различные изменения в строении оснований крыльев и участков груди, где происходит их фиксация. Так, на плевронах среднегруди цикадовых имеется так называемая плевральная крыловая борозда, куда в покое вкладывается основание костального края переднего крыла (Емельянов, 1987). На основаниях крыльев и на тех участках спинки,

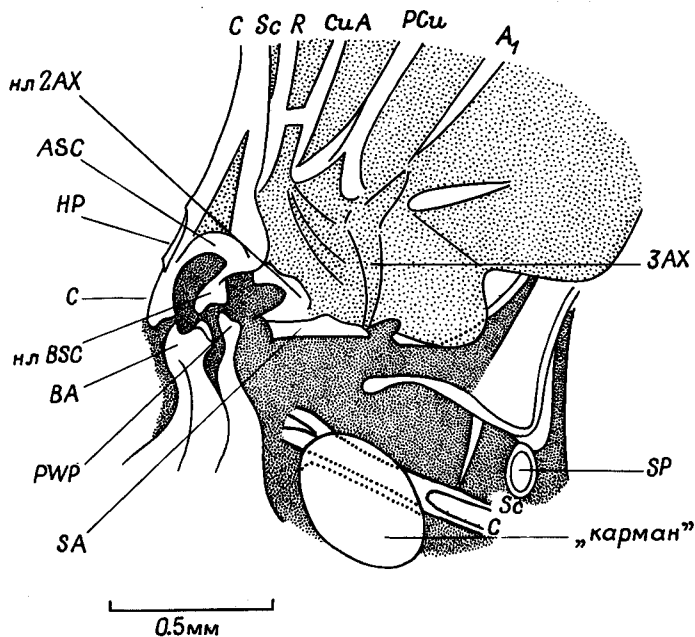


Рис. 24. Основание поднятого крыла листоеда *Zygogramma suturalis* F. (канадская популяция).

Вид сбоку; нл - нижний листок.

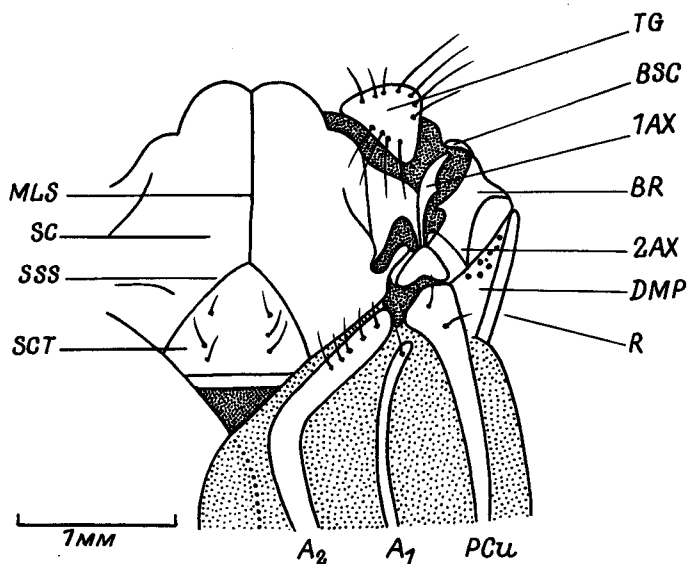


Рис. 25. Основание переднего крыла ручейника *Phryganea bipunctata* Retz. Крыло сложено.

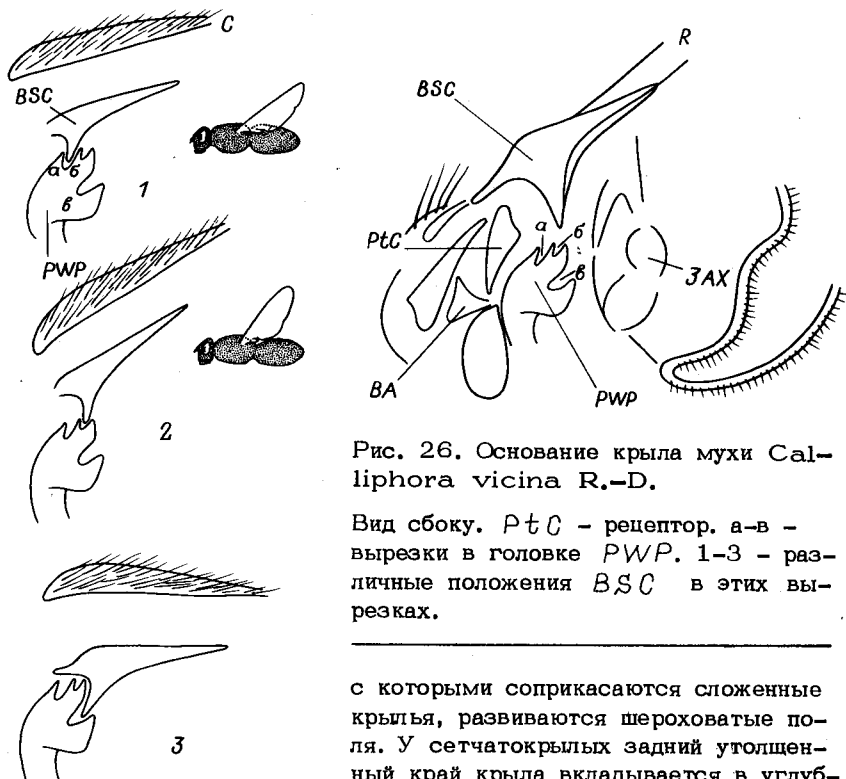


Рис. 26. Основание крыла мухи *Caliphora vicina* R.-D.

Вид сбоку. *PtC* - рецептор. а-в - вырезки в головке *PWP*. 1-3 - различные положения *BSC* в этих вырезках.

с которыми соприкасаются сложенные крылья, развиваются шероховатые поля. У сетчатокрылых задний утолщенный край крыла вкладывается в углубление на среднеспинке. Изгиб основа-

ния A_2 передних крыльев ручейников по форме соответствует углублению между заднебоковой долей скутума и скутеллума среднеспинки (рис. 25); крылья этих насекомых в сложенном состоянии перекрываются. У низших чешуекрылых, крылья которых смыкаются задними краями, но не касаются среднеспинки, анальные жилки на передних крыльях не участвуют в фиксации и подвергаются редукции (рис. 22).

Аппарат, фиксирующий сложенные крылья, часто сохраняется у насекомых с плоским складыванием, например у меропид (Hlavac, 1974) и сидячебрюхих перепончатокрылых (Schrott, 1986). У клопов базальный край клавуса образует козырек, участвующий в фиксации крыльев в покое (Емельянов, 1987).

Совершенный аппарат фиксации сложенных крыльев развит у круглошовных мух. Вершина *PWP* головчато вздута и снабжена тремя вырезками различной формы и глубины (рис. 26, а-в): когда нижний листок *BSC* западает в переднюю вырезку (а), продольная ось крыла заметно отводится назад (1). При фиксации *BSC* в следующей вырезке продольная ось занимает более близкое к вертикальному положение (2). Задняя вырезка наиболее глубокая; фиксация *BSC* в ней соответствует сложенному положению крыла (3). Таким образом, при фиксации *BSC* в задней вырезке сложенное

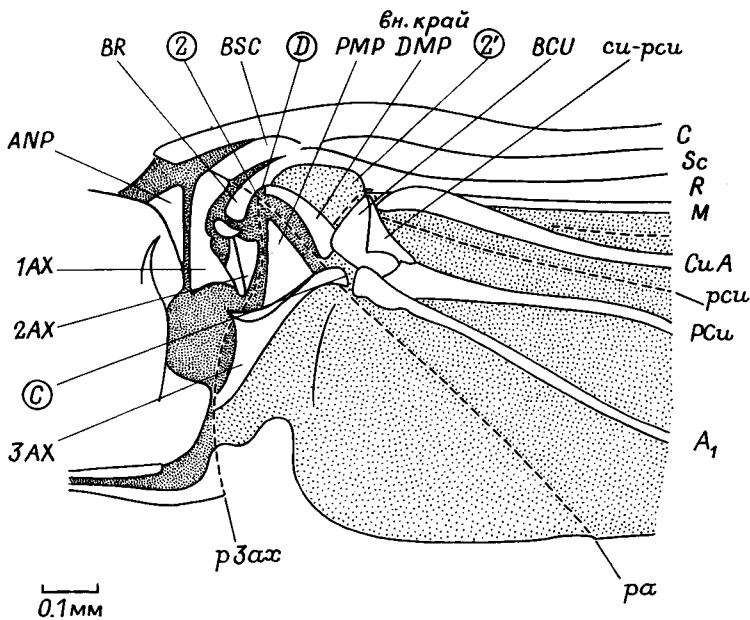


Рис. 27. Основание крыла листоеда *Zygogramma suturalis* F. (краснодарская популяция).

крыло занимает устойчивое положение, вследствие чего бифункциональные крыловые мышцы, полностью переключаясь на обслуживание ног, обеспечивают быстрый бег насекомого. Перенос *BSC* из одной вырезки в другую возможен только при полностью поднятом крыле; при этом выступ *PWP* перед задней вырезкой служит упором для *BSC*, обеспечивая полуавтоматическое складывание крыла. Две передние вырезки, по-видимому, соответствуют стандартным положениям плоскости взмаха в полете.

Усиление механизма фиксации сложенных крыльев может в отдельных случаях происходить в ущерб эффективной работе аксиллярного аппарата при взмахах крыльев. У листоедов канадской популяции *Zygogramma suturalis* сложенное крыло укладывается в карманообразное выпячивание боковой стенки груди („карман“, рис. 24). Сложенное крыло заметно перегибается продольно, что сопровождается изменением прохождения дистальной ветви гумеральной складки и редукцией сустава *D* (рис. 7). В результате такой перестройки жуки теряют способность к полету, так как усилие от *BSC* не может быть передано через *BR*, внутренний край *DMP*, *BCU* на *R*. Интродуцированные в Краснодарскую область жуки постепенно восстанавливают способность к полету (Ковалев, 1986). Первоначально они раскрывают крылья и совершают ими маховые движения, но не летят, а в кувыркающемся полете падают с растений. Маховые движения осуществляются за счет сокращения крыловой

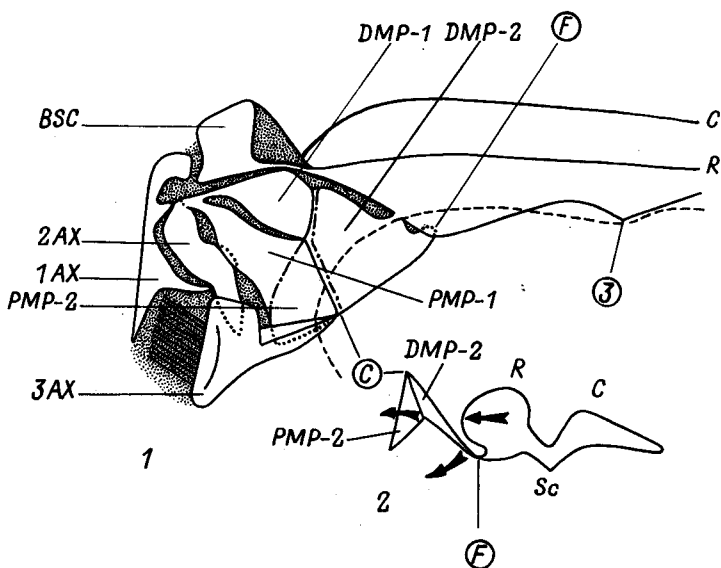


Рис. 28. Фрагмент аксиллярного аппарата переднего крыла таракана *Periplaneta americana* L.

1 - вид сверху; 2 - вид сбоку, *F* - дополнительный сустав. Стрелки - направление движения склеритов при складывании крыла. Пунктир - край клавуса.

мускулатуры непрямого действия, однако крыло из-за отмеченных изменений не может в начале маха вниз пронировать. Способность к этому постепенно восстанавливается; при этом сначала, примерно в третьем поколении, регенерирует крыловая мускулатура (жуки совершают маховые движения), а затем, примерно в пятом поколении, восстанавливается внутренний край *DMP* (жуки приобретают способность к полету). У листоедов пятого поколения краснотаракской популяции нормально развиты внутренний край *DMP* и сустав *D* (рис. 27), т.е. строение аксиллярного аппарата вновь становится таким же, каким оно, по-видимому, было у летающих предков жуков канадской популяции. Обширная область десклеротизации в районе шарнира 2' сохраняется.

Переход от крышевидного складывания к плоскому. Характерным признаком крышевидного складывания может служить хорошо развитая *DMP* треугольной формы и высокая поперечная *PMP*. По мнению Мацуда (*Matsuda*, 1970), в крыльях веснянок *DMP* отсутствует первично. По-видимому, он прав, так как при редукции *DMP* в передних крыльях скорпионниц, плоско их складывающих, остаются следы *DMP*, в частности сенсорные волоски, расположенные на этом месте (рис. 8). В задних крыльях скорпионницы *DMP* редуцирована не полностью, но *PMP* укорочена, ее отчетливое поперечное положение на крыле утрачено. Такое же строение

PMP характерно для двукрылых (рис. 10, 11), *DMP* этих насекомых сохраняет типичную треугольную форму.

В передних крыльях тараканов *PMP* разделена швом на две части, из которых задняя (*PMP-2*) включается в переворачивающийся треугольник (рис. 28). Точно так же *DMP* состоит из двух половинок; вершина дистальной половины (*DMP-2*) образует со вздутым основанием *R* дополнительный сустав (*F*) так, что при складывании крыла и повороте вершины *DMP* вниз основание *R* отгибается вверх, что в итоге приводит к плоскому складыванию крыла. Вторичный характер плоского складывания в данном случае очевиден. В заднем крыле таракана *DMP* треугольной вытянутой формы, но переворачивание треугольника, образованного *3AX*, настолько полное, что сложенное крыло принимает горизонтальное положение.

В крыльях перепончатокрылых *PMP* иммобилизована и не включается в переворачивающийся треугольник, а от *DMP* остается небольшая пластинка, образующая сустав с основанием *PCu* (рис. 12).

З а к л ю ч е н и е

Проведенное исследование выявило относительно небольшое число синапоморфных признаков строения аксиллярной области крыльев насекомых. Большинство признаков обладает небольшой диагностической ценностью, так как лежит „в русле“ тех или иных тенденций эволюционного преобразования крыловых сочленений. Так, *DMP* образовывалась как минимум трижды (у гриллоновых, цимицидовых и скарабейформных) в связи с совершенствованием складывания крыльев. Повышение способности крыла к вращению вокруг своей продольной оси достигается за счет перемещения задних стволочков жилки в переднее положение. Крайнее проявление этой тенденции мы видим у двукрылых и перепончатокрылых, т.е. у тех насекомых, характер складывания крыльев которых изменился. Одна из возможных причин изменения способа складывания крыльев заключается в необходимости повышения свободы пронационно-супинационного вращения крыла и, следовательно, уменьшения относительных размеров *DMP*. Среди групп с крышевидным складыванием крыльев наиболее совершенно строение торсионного шарнира у сетчатокрылых. В линиях гриллоновых и скарабейформных происходит ослабление связи *3AX* с *SA* со всеми вытекающими отсюда последствиями. Так же независимо в разных группах утрачивается подвижность *PMP* и т.д.

Обычны коррелирующие признаки, т.е. такие, проявление (развитие) которых вызвано изменениями других признаков. Так, усиление *ANP* почти неизбежно влечет за собой развитие *AMNP*, *MNP* - *PMNP*, ослабление *PNP* связано с развитием *LPN* и т.д. Первичные признаки, вызывающие трансформацию других, обладают наибольшей ценностью для филогенетических построений; при этом тенденции к изменению, появляющиеся на нижних этапах филогенетического древа, предстают апоморфными признаками в более верхних.

Это относится, в частности, к тенденции редукции CuP в задних крыльях скарабеиформных, тогда как только у мекоптероидов данная тенденция становится синапоморфией. С учетом всего сказанного синапоморфные признаки строения сочленовой зоны крыльев насекомых сгруппированы в нижеследующем виде. Перед тем как перейти к их рассмотрению, отметим, что кроме признаков аксиллярного аппарата использованы также признаки, формально не относящиеся к м, как например признаки жилкования и строения тергалной области, но несомненно связанные с особенностями организации корня крыла той или иной группы. Дополнительным источником информации могут служить особенности строения анальной области, однако вопрос о числе и гомологии анальных жилок требует специального изучения. Важнейшие аутопоморфии указаны на рис. 29.

I. Апоморфные изменения первого уровня (качественные новообразования): 1) SCT ; 2) слияние CuA и PCu ; 3) PRA как дериват ATC ; 4) структуры шарнирно-рычажной системы и системы упора.

II. Апоморфные изменения второго уровня (количественные новообразования): 1) усиление ANP ; 2) усиление MNP ; 3) слияние ANP и MNP ; 4) иммобилизация PMP ; 5) $t-p$ 13.²

III. Апоморфные изменения третьего уровня (редукция): 1) BR ; 2) PS ; 3) CuP (в задних крыльях); 4) $cu-rsu$; 5) су- став 2'.

IV. Прочие апоморфные изменения: 1) дифференциация DMP ; 2) вытягивание постеропроксимального угла $1AX$; 3) формирование TF .

Из всех изученных групп насекомых наиболее примитивно строение аксиллярной зоны у веснянок. Свойственный им аксиллярный аппарат отличается от генерализованного (рис. 1) отсутствием DMP и иным прохождением гумеральной складки, которая от вертикального шарнира направляется к костальному краю, пересекая широкий BR . Из состояния аксиллярного аппарата, свойственного веснянкам, можно путем определенных изменений вывести строение корня крыла любой группы насекомых; при этом надежные синапоморфии просматриваются только для двух групп: 1) гриллоновых (без веснянок), 2) скарабеиформных и цимициформных (без палеодиктиоптер). В первой эволюционной линии (рис. 29) основную функциональную нагрузку в управлении $1AX$ несет ANP , с этим коррелятивно связано образование у прямокрылых $AMNP$. Надежных синапоморфий для всех гриллоновых найти не удалось. Характер подгибания анальной области задних крыльев также не указывает на близкое родство веснянок с остальными гриллоновыми; кроме того, ваннальные складки тараканов (богомолов), прямокрылых и веснянок не гомологичны (Бродский, 1987).

²Образование этой мышцы, по-видимому, произошло путем расщепления $t-p$ 14 на два пучка и связано с более надежной фиксацией крышевидно сложенных крыльев.

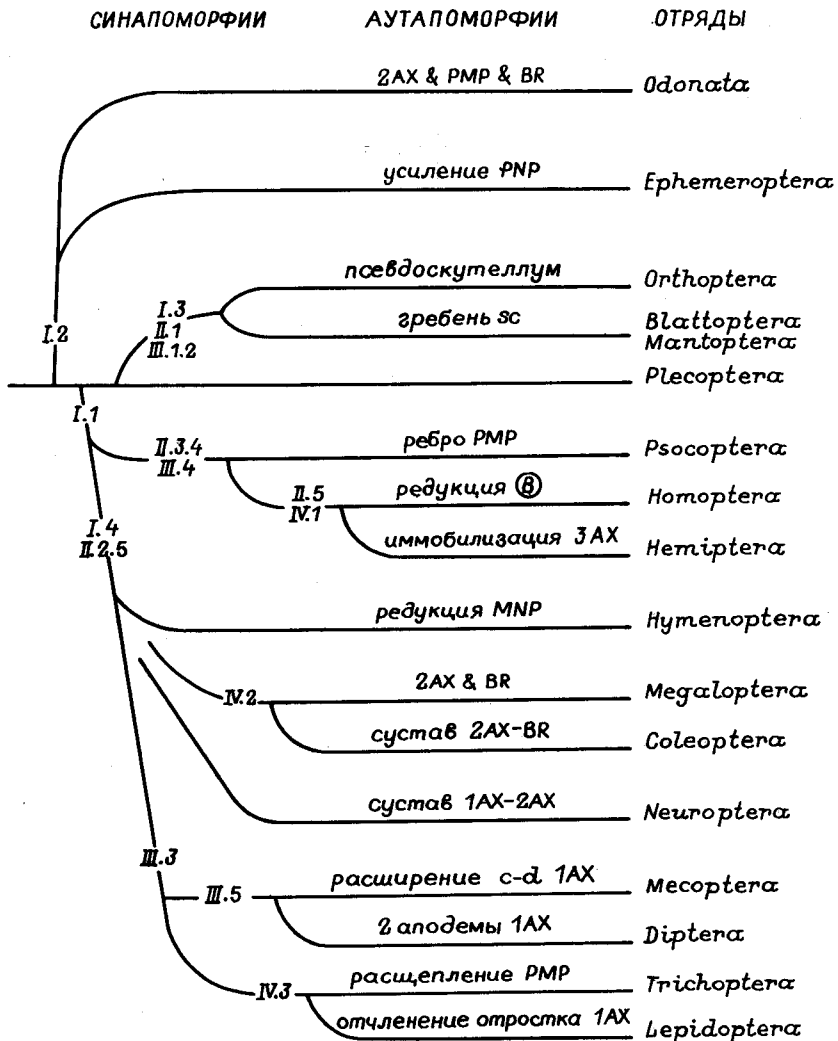


Рис. 29. Схема дивергентной эволюции крыловых сочленений насекомых основных современных отрядов. Объяснение в тексте.

Единственная синапоморфия крылового аппарата насекомых второй эволюционной линии (рис. 29) – образование SCT. Этот участок нотума, хорошо различимый у некоторых калоневрид (Расницын, 1980), по-видимому, обособился еще у гипоперлид и коррелятивно связан со становлением аэродинамической двукрылости (Бродский, 1988). Швы, отделяющие SCT и SC, играют роль своеобразных ребер жесткости, препятствующих поперечной деформации нотума при сокращении продольной спинной мускулатуры так, что основная на-

грузка в управлении $1AX$ ложится на MNP . У прямокрылых заднюю часть нотума, часто обозначаемую как SCT (Snodgrass, 1935; Шванвич, 1949; Matsuda, 1970, и др.), отделяют борозды, играющие скорее роль линий „слабости“. У тараканов и богомолов за SCT ошибочно принимают (Matsuda, 1970, и др.) края гребня, тянущегося от заднего края нотума вперед и препятствующего его продольной деформации. Таким образом, истинный SCT первично отсутствует у тараканов и прямокрылых. Он также не развит у поденок, стрекоз и палеодиктиоптер.

В линии скарабейформных основная нагрузка в управлении $1AX$ легла на MNP и, следовательно, общей тенденцией в эволюции аксиллярного аппарата становится образование $PMNP$, появляющегося в разных группах. Эволюция аксиллярного аппарата цимициформных (без палеодиктиоптер) связана с изменением механизма складывания крыльев.

Наименее ясны с позиций эволюционного преобразования структур корня крыла связи древнекрылых насекомых (стрекозы, поденки, палеодиктиоптеры) между собой и с другими группами. По признаку отсутствия DMP их можно вывести как от исходного типа, так и от общего корня цимициформных и скарабейформных. Вероятность второго пути меньше, так как в крыловом аппарате насекомых рассматриваемых отрядов отсутствуют SCT , $t-p$ 13, а также наблюдаются тенденции к преимущественному развитию PNP (поденки), гипертрофии отростка $1AX$ (палеодиктиоптеры), слиянию $2AX$, BR , PMP (стрекозы) и увеличению подвижности BA (поденки, стрекозы, палеодиктиоптеры). Нам не удалось найти ни одной синапоморфии поденок, стрекоз и цимициформных, скарабейформных. Кроме того, отсутствуют надежные синапоморфии любого из отрядов древнекрылых с любым другим, если не считать возможности раннего слияния у поденок и стрекоз CuA и PCu , на что указывают палеонтологические данные (Riek, Kukalová-Peck, 1984; Kukalová-Peck, 1985), а также особенности трахеации оснований крыльев стрекоз (Бродский, 1979в). Свообразие строения аксиллярного аппарата поденок, стрекоз и палеодиктиоптер свидетельствует об их раннем обособлении и глубокой специализации, немало важную роль в которой сыграло освоение пассивных режимов полета.

Л и т е р а т у р а

- Бродский А.К. Организация полетной системы поденки *Ephemera vulgata* L. (Ephemeroptera) // Энтомол. обозрение. 1970. Т. 49, вып. 2. С. 307-315.
- Бродский А.К. Эволюция крылового аппарата поденок (Ephemeroptera) // Энтомол. обозрение. 1974. Т. 53, вып. 2. С. 291-303.
- Бродский А.К. Эволюция крылового аппарата веснянок (Plecoptera). Ч. I. Функциональная морфология крыльев // Энтомол. обозрение. 1979а. Т. 58, вып. 1. С. 69-77.

- Бродский А.К. Эволюция крылового аппарата веснянок (Plecoptera). Ч. II. Функциональная морфология аксиллярного аппарата, скелета и мускулатуры // Энтомол. обозрение, 1979б, Т. 58, вып. 4. С. 705-715.
- Бродский А.К. Происхождение и ранние этапы эволюции крылового аппарата насекомых // Чтения памяти Н.А. Холодковского. Л., 1979в, Вып. 30. С. 41-78.
- Бродский А.К. Строение и функциональное значение жилок и складок крыльев насекомых // Морфологические основы филогении насекомых. Л., 1987. С. 4-19. (Тр. ВЭО; Т. 69).
- Бродский А.К. Механика полета насекомых и эволюция их крылового аппарата. Л., 1988. 207 с.
- Бродский А.К., Иванов В.Д. Работа аксиллярного аппарата ручейника // Вестн. зоологии, 1986, № 4. С. 68-74.
- Емельянов А.Ф. Гомология крыловых структур у цикадовых и примитивных Polyneoptera // Морфологические основы систематики насекомых. Л., 1977. С. 3-48. (Тр. ВЭО; Т. 58).
- Емельянов А.Ф. Филогения цикадовых (Homoptera, Cicadina) по сравнительно-морфологическим данным // Морфологические основы филогении насекомых. Л., 1987. С. 19-109. (Тр. ВЭО; Т. 69).
- Иванов В.Д. Строение и эволюция крылового сочленения ручейников. 1. Исходный тип строения // Вестн. ЛГУ. Биология, 1985, № 10. С. 3-12.
- Иванов В.Д. Строение и эволюция крылового сочленения ручейников. 2. Сочленения крыльев цельношупиковых // Вестн. ЛГУ. Биология, 1987а, № 3. С. 11-21.
- Иванов В.Д. Строение и эволюция крылового сочленения ручейников. 3. Сочленения крыльев кольчатощупиковых // Вестн. ЛГУ. Биология, 1987б, № 17. С. 15-25.
- Историческое развитие класса насекомых / Под ред. Б.Б. Родендорфа и А.П. Раснищяна. М., 1980, 269 с. (Тр. Палеонт. ин-та АН СССР; Т. 175).
- Ковалев О.В. Опыт и некоторые итоги биологического метода борьбы с заносными сорняками на примере подавления амброзий // Общая энтомология. Л., 1986. С. 153-156. (Тр. ВЭО; Т. 68).
- Раснищян А.П. Происхождение и эволюция перепончатокрылых насекомых. М., 1980. 191 с. (Тр. Палеонт. ин-та АН СССР; Т. 174).
- Шванвич Б.Н. Курс общей энтомологии. М.; Л., 1949. 900 с.
- Badonnel A. Recherche sur l'anatomie des Psoques // Bull. Biol. Fr. Belg. 1934. Suppl. 18. P. 1-241.
- Betts C.R. The comparative morphology of the wings and axillae of selected Heteroptera // J. Zool. 1986. Ser. B. Vol. 1, pt 2. P. 255-282.
- Boettiger E.G., Furshpan E. The mechanics of flight movements in Diptera // Biol. Bull. mar. biol. Lab. 1952. Vol. 102. P. 200-211.
- Chapman M.A. The basal connections of the tracheae of the wings of insects. New York, 1918. P. 27-51.
- Comstock J.H. The wings of insects. New York, 1918. 430 p.
- Ennos A.R. A comparative study of the flight mechanism of Diptera // J. Exper. Biol. 1987, Vol. 127. P. 355-372.
- Hamilton K.G.A. The insect wing. Pt I. Origin and development of wings from notal lobes // J. Kansas Entomol. Soc. 1971. Vol. 44, N 4. P. 421-433.
- Hamilton K.G.A. The insect wing. Pt II. Vein homology and the archetypal insect wing // J. Kansas Entomol. Soc. 1972a. Vol. 45, N 1. P. 54-58.

- Hamilton K.G.A., The insect wing, Pt III. Venation of the orders // J. Kansas Entomol. Soc. 1972b, Vol. 45, N 2. P. 145-162.
- Hamilton K.G.A., The insect wing, Pt IV. Venational trends and the phylogeny of the winged orders // J. Kansas Entomol. Soc. 1972c, Vol. 45, N 3. P. 295-308.
- Hlavac T.F., Merope tuber (Mecoptera): a wing-body interlocking mechanism // Psyche. 1974, Vol. 81, N 2. P. 303-306.
- Kukačová-Peck J., Origin of insect wing and wing articulation from the arthropodan leg // Canad. J. Zool. 1983, Vol. 61, N 7. P. 1618-1669.
- Kukačová-Peck J., Ephemeroïd wing venation based upon new gigantic Carboniferous mayflies and basic morphology, phylogeny and metamorphosis of pterygote insects (Insecta, Ephemera) // Canad. J. Zool. 1985, Vol. 63, N 4. P. 933-955.
- Kukačová-Peck J., Richardson E., New Homiopteridae (Insecta: Paleodictyoptera) with wing articulation from Upper Carboniferous strata of Mazon Creek, Illinois // Canad. J. Zool. 1983, Vol. 61, N 7. P. 1670-1687.
- La Greca M., Morfologia funzionale dell'articolazione alare degli Ortotteri // Arch. Zool. Ital. 1947, T. 32. P. 271-327.
- La Greca M., Origin and evolution of wings and flight in insects // Boll. Zool. 1980, T. 47 (suppl.). P. 65-82.
- Matsuda R., Morphology and evolution of the insect thorax // Mem. Entomol. Soc. Canad. 1970, N 76. P. 1-431.
- Miyan J.A., Ewing A.W., How Diptera move their wings: a re-examination of the wing base articulation and muscle systems concerned with flight // Phil. Trans. Roy. Soc. London. B. 1985, Vol. 311, N 1150. P. 271-302.
- Pfau H.K., Zur Morphologie und Funktion des Vorderflügels und Vorderflügelgelenks von Locusta migratoria L. // Fortschr. Zool. 1977, Bd 24, H. 2/3. S. 341-345.
- Pfau H.K., Critical comments on a „novel mechanical model of dipteran flight" (Miyan, Ewing, 1985) // J. Exper. Biol. 1987, Vol. 128. P. 463-468.
- Pfau H.K., Honomiche K., Die campaniformen sensillen des Flügels von Cetonia aurata L. und Geotrupes silvaticus Pauz. (Insecta, Coleoptera) in Beziehung zur Flügelmechanik und Flügelfunktion // Zool. Jb. Anat. Ontog. Tiere. 1979, Bd 102. S. 583-613.
- Pfau H.K., Nachtigall W., Der Vorderflügel großer Heuschrecken als Luftkraftezeuger. II. Zusammenspiel von Muskeln und Gelenkmechanik bei der Einstellung der Flügelgeometrie // J. Comp. Physiol. 1981, Vol. 142. P. 135-140.
- Pringle J.W.S., Comparative physiology of the flight motor // Adv. Insect Physiol. 1968, Vol. 5. P. 163-227.
- Richards O.W., Hymenoptera: Introduction and keys to families // Roy. Entomol. Soc. London. 1956, Vol. 6, pt 1. P. 1-94.
- Riek E.F., Kukačová-Peck J., A new interpretation of dragonfly wing venation based upon Early Upper Carboniferous fossils from Argentina (Insecta: Odonatoidea) and basic character states in pterygote wings // Canad. J. Zool. 1984, Vol. 62, N 6. P. 1150-1166.

- Schrott A. Vergleichende Morphologie und Ultrastruktur des Cenchrus-Dornenfeldapparates bei Pflanzenwespen (Insecta: Hymenoptera, Symphyta) // Ber. naturwiss.-med. Ver. Innsbruck. 1986. Bd 73. S. 159-168.
- Sharplin J. Wing base structure in Lepidoptera. I. Fore wing base // Canad. Entomol. 1963a. Vol. 95, N 10. P.1024-1050.
- Sharplin J. Wing base structure in Lepidoptera. II. Hind wing base // Canad. Entomol. 1963b. Vol. 95, N 11. P. 1121-1145.
- Snodgrass R. Principles of insect morphology. New York; London, 1935. 667 p.
- Thakare V.K. On the axillary sclerites and their role in the mechanism of flexion and extension of the wings in Indian field cricket *Gryllus bimaculatus* Deg. (Gryllidae, Orthoptera) // Acta Zool. 1969. Vol. 50, N 3. P. 257-270.
- Tietze F. Untersuchungen über die Beziehungen zwischen Flügelreduktion und Ausbildung des Metathorax bei Carabiden unter besonderer Berücksichtigung der Flugmuskulatur // Beitr. Entomol. 1963, Bd 13, H. 1-3. S. 88-167.
- Whitten J.M. Homology and development of insect wing tracheae // Ann. Entomol. Soc. Am. 1962. Vol. 55, N 3. P. 288-295.
- Wootton R.J. Function, homology and terminology in insect wings // Syst. Entomol. 1979. Vol. 4. P. 81-93.

A. K. B r o d s k y

STRUCTURE, FUNCTIONING AND EVOLUTION
OF THE WING ARTICULATIONS IN INSECTS

Leningrad State University

S u m m a r y

The structure and functioning of the wing axillary sclerites during wing beating and wing folding are described and illustrated. In the course of evolution the structure of articulation zone of wing has changed significantly allowing new movements and new interconnections between axillary sclerites. A comparative account of the structure and functioning of the axillae is presented with a view in particular to demonstrating some of evolution trends. Among these the optimization of transmission of the effort from flight muscles to wing is the most important. A mechanism for wing folding is described and the sequence of changes in it in the course of evolution is traced.

Of all groups studied the most primitive type of the wing axillary zone is found in Plecoptera. Two distinctive stems may be derived from the ground-plan for Insecta: 1) Gryllo-nes (without Plecoptera), 2) Scarabaeiformes and Cimiciformes (without Palaeodictyopteroidea). The peculiarity of construction of the axillary zone in Ephemeroptera, Odonata and Palaeodictyopteroidea is very high and testify to their early separation (together or separately) from Insecta common stem. All these three groups seem adopted to benefit from gliding flight.