

А. В. Мартынов.

К пониманию жилкования и трахеации крыльев
стрекоз и поденок.

(С 12 рисунками)¹.

А. В. Martynov.

Sur l'interprétation de la nervuration et de la trachéation
des ailes des Odonates et des Agraphes.

(Avec 12 figures).

В ряде статей о крыльях насекомых, появившихся в 1898 и 1899 годах, Комсток и Нидхэм опубликовали (4) свои первые данные по толкованию жилкования у стрекоз и поденок, а в 1903 году Нидхэм (10) развил эти соображения подробнее в большой работе о жилковании у стрекоз. Предложенное в обеих названных работах толкование жилкования стрекоз было принято затем большинством одонатологов и Гандлиршем (6). По этому толкованию жилкование у стрекоз оказывалось настолько своеобразным, что его трудно было сравнивать с жилкованием даже у поденок — группы наиболее близкой, не говоря уже о других отрядах.

Наиболее своеобразными чертами этого жилкования являются следующие: 1) перекрест радиальным сектором оснований M_1 и M_2 и внедрение его в область между M_2 и M_3 ; 2) огромные размеры медианы, с 4 ветвями, из которых M_4 отходит всегда от основания M ; 3) изгиб кубитуса (главным образом у *Anisoptera*) и образование за этим изгибом двух ветвей, Cu_1 и Cu_2 ; образование тре-

¹ Настоящая статья является изложением доклада, прочитанного в Русском Энтомологическом Обществе в ноябре 1922 года; рукопись представлена в редакцию в мае 1923 года.

угольника (resp. четырехугольника); 4) малые размеры и сливание апальной жилки с кубитусом.

К этому следует прибавить, что продолжение RS до M_{1+2} считается авторами за чисто вторичную жилку, «мостик» (bridge), и таким же мостиком является, как на это указал Тилльард (14), основная половина апальной жилки. Жилкование у поденок, как оно обычно толкуется (Итон, Комсток 1899, Гандлирш, Ульмер и другие), совсем иное, и оно гораздо более сходно с таковым у более примитивных *Palaeodictyoptera* (*Dictyoneuridae*). Медiana здесь простая и дихотомизирует лишь в дистальной части, RS велик и образует 4—5 ветвей, Cu делится у основания, и загиб вниз образуется лишь нижней ветвью, апальные жилки хорошо развиты. Эти различия в крыльях *Odonata* и *Agnatha* столь велики, что стрекоз следовало бы отодвинуть далеко от поденок, но это противоречит всей сумме данных по морфологии и развитию этих насекомых. Если жилкование имеет большое значение в деле выяснения генетических отношения разных групп, — а это несомненно так, и как-раз у стрекоз жилкование крыльев особенно тщательно изучается с этой точки зрения, — то или неверны свидетельства данных морфологии и истории развития, говорящие в пользу близости *Odonata* к *Agnatha*, или неверно толкование жилкования крыльев *Odonata*, или, может быть, таковое для *Agnatha*. Так как близость между *Odonata* и *Agnatha* вообще не оспаривается, то сомнения стали появляться у исследователей именно по поводу толкований жилкования у поденок и частью, стрекоз.

Как известно, Комсток и Нидхэм свои выводы о жилковании крыльев в разных группах построили на изучении трахеации крыльев нимфы и куколок, которая, якобы, отражает более примитивные состояния жилкования. У *Odonata Anisoptera* трахея RS отходит от R и, пересекая основания трахей M_1 и M_2 , заходит в область между M_2 и M_3 ; трахей, идущие в эти последние жилки и в M_1 , авторы, соединяются у основания в общий ствол, входящий в крыло самостоятельно. Отсюда заключение, что этот ствол есть M, а RS пересекает M_1 и M_2 , что мостик есть вторичное образование, что кубитус двуветвистый и т. д. У поденок Комсток первоначально обнаружил тип трахеации очень отличный от такового у стрекоз и более близкий, так сказать, к норме; отсюда толкование, сходное по существу (не по названиям) с толкованием Итона (5) и других авторов. Анна Морган (8) предприняла тщательное изучение трахеации нимфы у разных родов и обнаружила, что трахейный ствол, дающий трахейные стволы в ветви RS Комстока, отходит обычно самостоятельно от общего трахейного крылового ствола; отсюда она заключила, что и система жилок, включающих в себя эти трахей, представляет собою не RS, а M, как у *Odonata*. Такого, как у стрекоз, отхождения от трахей R трахей RS у поденок обычно не встречается, но у одной формы *Heptagenia*, да и то лишь у части экземпляров. А. Морган удалось заметить не сильную трахею, отходящую от R,

пересекающую методу онтогенетически первоначально.

В своей работе Нидхэм дополнил и ввел в сток и Нидхэм с выводами М жилкования при поденок было вания стрекоз, от жилкования *sobidae* Handl. отряд *Protephania* более при поденок, тем на реднюю M *Dictyoptera* Нидхэма выделены к *Zygoptera*. У Комсток и Нидхэм в область между от R и перекрещивание и «прикрепление» ствалами, — их назвали³ естественными. Мунц указывает на *goptera* и *Anisoptera* у *Zygoptera* и на схеме Нидхэма.

Приступая к тому, что если стрекоз не складывается, то не только у жилкования рода стрекоз оказывающиеся таким необычайным явление среди насекомых очевидно, именно авторами и в рисунке, что Редте-

² Только до известной степени сближаясь с другой жилкой, а RS (Морган и Комсток).

³ Цитирую по Мунцу.

⁴ О делении *Protephania* в Русск. Зоол. Журн.

размеры и сливающиеся
RS до M_{1+2} «мостик» (bridge), и
Тилльярд (14), основатель,
как оно обычно
Ульмер и другие,
совым у более примитивных
иана здесь простан и
S велик и образует
вниз образуется лишь
звиты. Эти различия
о стрекоз следовало бы
творечит всей сумме
омых. Если жилкование
нетических отношений
раз у стрекоз жилко-
с этой точки зрения, —
ологии и истории раз-
а к *Agnatha*, или *pe-
nata*, или, может быть,
ду *Odonata* и *Agnatha*
появляться у последо-
кования у поденок и.

выводы о жилковании
ни трахеации крыльев
более примитивные со-
и трахея RS отходит
 M_2 , заходит в область
медные жилки и в M_1
ствол, входящий в крыло
ствол есть M , а RS пере-
е образование, что ку-
ок первоначально обра-
сового у стрекоз и более
кование, сходное по су-
она (5) и других авто-
ное изучение трахеации
ахейный ствол, дающий
отходит обычно само-
ствола; отсюда она за-
в себя эти трахеи, пред-
. Такого, как у стрекоз,
обычно не встречается
у части экземпляров
ахею, отходящую от R.

пересекающую M и входящую в область между M_1 и M_2 . Следуя методу онтогенеза Комстока, Морган заключила, что и у поденок первоначально был перекрест медианы сектором радиуса.

В своей новой сводке о крыльях насекомых (3), представляющей дополненное и несколько измененное издание совместной работы Комстока и Нидхэма о крыльях насекомых (4), Комсток соглашается с выводами Морган и принимает, следовательно, ее толкование жилкования крыльев поденок. Путем такого толкования жилкование поденок было до известной степени² подведено под схему жилкования стрекоз, но тем самым оно оказалось чрезвычайно далеким от жилкования *Palaeodictyoptera* и даже карбоновых поденок *Triplosobidae* Handl. Хотя последние выделены Гандлиришем в особый отряд *Protephemeroidea*, соединяющий характерные черты жилкования более примитивных *Dictyoneuridae* с чертами специализации поденок, тем не менее это всё же поденки, сохранившие лишь переднюю M *Dictyoneuridae* (MA). Что касается стрекоз, то толкование Нидхэма вызывало сомнения лишь относительно применимости его к *Zygoptera*. У последних трахея, снабжающая RS, отходит от M_2 , а не от R, а от R вообще не отходит трахей, заходящих в область M . Комсток и Нидхэм считают однако, что и здесь жилка RS входит в область между M_2 и M_3 и что трахея RS и здесь прежде отходила от R и перекрещивала медиану, но позже «оторвалась» (detached) от R и «прикрепилась» (attached) к M_2 . Так как последнее допущение трудно подкрепить какими-либо фактическими доказательствами, — их нет, — то Тилльярдом (15) и Рисом (12) высказывались³ естественные сомнения в том, что у *Zygoptera* имеется RS. Мунц указывает (9) однако, что соответствие главных жилок *Zygoptera* и *Anisoptera* настолько очевидно, что толковать жилкование у *Zygoptera* иначе чем у *Anisoptera*, нельзя, и остается при прежней схеме Нидхэма.

Приступая к изучению жилкования стрекоз и поденок, я полагаю, что если стрекозы и поденки суть *Palaeoptera*⁴, т. е. насекомые,uskoni не складывавшие в покое крыльев на спине (крышеобразно), то не только у поденок, но и у стрекоз должны сохраниться черты жилкования родственных им *Palaeodictyoptera*. Если жилкование стрекоз оказывается, согласно толкованиям Комстока и Нидхэма, таким необычайным, ставящим их в совершенно изолированное положение среди насекомых, то причина такого положения заключается, очевидно, именно в неверности толкования жилкования названными авторами и в рискованности их «метода онтогенеза». Следует отметить, что Редтенбахером (11) в свое время было предложено для

² Только до известной степени, ибо RS поденок у Морган представляет собою другую жилку чем у стрекоз. RS (авторов) стрекоз отвечает нашей RS_4 , а RS (Морган и Комсток) поденок отвечает нашей жилке RS_3 .

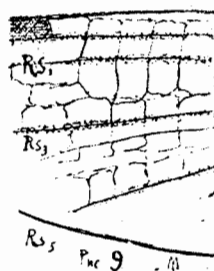
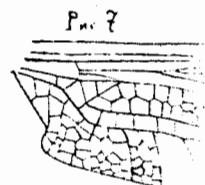
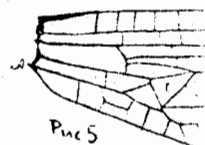
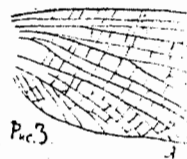
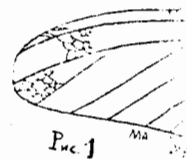
³ Цитирую по Мунцу (9).

⁴ О делении *Insecta Pterygota* на *Palaeoptera* и *Neoptera* см. в моей работе в Русск. Зоол. Журнале (7).

стрекоз совсем иное толкование их жилкования; придавая огромное значение чередованию на крыле вогнутостей и выпуклостей, автор этот сравнил расположение их у стрекоз и у поденок и пришел к заключению, что как в жилковании, так и в чередовании выпуклостей и вогнутостей стрекозы и поденки очень сходны. К сожалению, следуя тогда ошибочным представлениям Адольфа (1) о различии происхождения жилок «выпуклых» и «вогнутых», о первичности «всерного» типа крыла и об исчезновении у других насекомых ряда «вогнутых» жилок, автор провел неправильные гомологизации жилок названных двух отрядов с другими насекомыми. Так, кубитусе поденок (и стрекоз) у него обозначается цифрой VIII, у других насекомых отвечающей A_1 , медиана цифрой VII, отвечающей кубитусу и т. д. Отвергая предвзятые взгляды Адольфа, Комсток и Нидхэм не придали значения и тому сходству в жилковании крыльев поденок и стрекоз, которое было обнаружено Редтенбахером.

Опираться в деле выяснения гомологий и эволюции жилкования на метод «онтогенеза» Комстока и Нидхэма мне всегда представлялось очень рискованным. Изучая трахеацию крыльев нимф и куколок, мы изучаем онтогенез трахеации, но никак не жилкования, ибо жилки не трахеи и не трахеи дают начало жилкам. Жилки суть сосудообразные образования, в которых циркулирует кровь, заходя часто нервы и, обычно, трахеи; но могут быть жилки и без трахей. С другой стороны, более тонкие трахеи, как это мы наблюдаем как раз у нимф и молодых imago's стрекоз и нимф поденок, в большом количестве проходят в крыле и вне жилок, соединяя часто жилки не соседние, а находящиеся дальние. Что касается образования жилок, то, если раньше и полагали, что образованию их дает начало трахеи, новые исследования, притом над группами скорее даже примитивными (укажем, напр., на работу Маршалля (17) по развитию крыла у *Trichoptera*), показывают, что в крыловом зачатке жилкование формируется ранее проникания в эти жилки трахей. Комсток и Нидхэм полагают, что трахеация в крыле куколки и нимфы отражает более первоначальные стадии жилкования. Можно было бы поэтому предполагать, что у форм с жилкованием, особенно близко напоминающим схему «исходного» жилкования, мы должны были бы ожидать наиболее полного совпадения трахеации с жилкованием, но это вовсе не так. Для *Hydropsyche*, рода ручейничек с весьма примитивным жилкованием, Комсток и Нидхэм как раз констатируют полное несоответствие трахеации жилкованию, которое они толкуют, уже не сообразуясь с ходом трахей. То же вынуждены делать эти авторы и по отношению к *Hymenoptera* и *Diptera*. Но каким же причинам мы должны в случае со стрекозами и поденками так слепо полагаться на трахеацию и игнорировать данные палеонтологий, свидетельствующие о близости жилкования современных представителей стрекоз и поденок с *Palaeodictyoptera* (для поденок через посредство карбоновой *Triplosoba* Handl.)? Такая «вера» тем более недопустима, что теория Комстока и Нидхэма натывается

Revue Russe d'Entom., XVIII, 1924.



идавая огромная
шуклостей. а дор
оденок и при
довалии вышукло
сны. К сожалени
а (1) о различно
», о первичности
их насекомых раз
ологизации жи
. Так, кубитусе
I, у других насеко
чающей кубитусе
мсток и Нидхэм
анши крыльев по
енбахером.
люции жилковани
не всегда предста
рыльев вимф и ку
так не жилковани
пикам. Жилки суть
рует кровь, заходи
илки и без трахе
мы наблюдаем как
оденок, в большом
пняя часто жилки
ается образование
ванию их дают на
группами скорее да
палля (17) по раз
е крыловом зачатк
в эти жилки трахе
в крыле куколки и
жилкования. Можн
ковавшем, особенно
ования, мы должны
трахеации с жилко
е, рода ручейников
и Нидхэм как-ра
жилкованию, котор
и. То же вынужден
ptera и *Diptera*. Но
козами и поденкам
ть данные наосно
вания современных
Diptera (для поденк
)? Такая «вера» тем
идхэма натывается

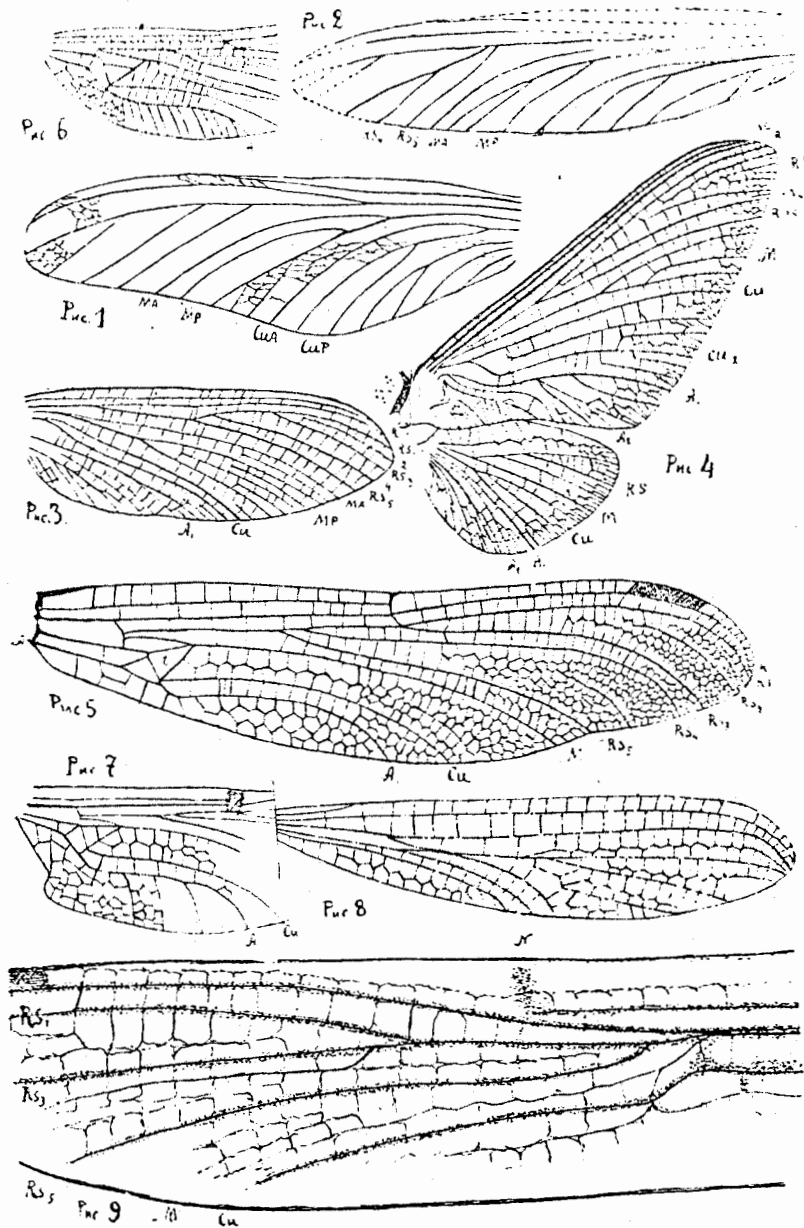


Рис. 1—9.

Русск. Энтом. Обзор., XVIII, 1924.

на серьезные противоречия внутри самих групп. Так, передняя медиана отходящей от R трахеей RS, имеет место только у *Asioptera*, у *Zygoptera* же этого нет, и трахея соответствующей жилки отходит от ветви M. Мы не имеем никаких доказательств того, что второе состояние развилось из первого. Что касается *Anisozygoptera*, то, в виду их большой близости к *Agrionidae* (через *Lestinae*), можно думать, что у них трахея RS авторов отходила от медианы авторов. Чрезвычайно разнообразная и изменчивая трахеация у нимфы поденок еще менее дает права заключать о том, что у них имеется перекрест, что и у них сложная жилка за R есть M, и т. д.

Мое рассмотрение отношений жилкования к трахеации привело меня к заключению, что формирование жилкования происходило под влиянием причин механического характера; трахеация же, приспосабливаясь к получавшемуся новому расположению жилок, часто изменялась самым оригинальным образом, почему судить о жилковании по такому, так сказать, «кривому» его отображению в трахеации можно лишь с большой осторожностью. По этим соображениям я решил в вопросе выяснения жилкования у стрекоз и поденок обратиться, как и в других группах, прежде всего к сравнительному изучению самого жилкования, постоянно учитывая при этом, насколько возможно, функцию жилок и те изменения, которые должны были вызываться в филогении крыла самой работой отдельных частей его и его жилок. Лишь после такого изучения возможно приступить и к изучению истории трахеации, зависящей от жилкования и своеобразно отражающей его историю. Этому вопросу я коснусь в конце работы.

Обратимся сначала к *Palaeodictyoptera*. Наиболее примитивным жилкованием обладает здесь семейство *Dictyoneuridae* (рис. 1 и 2); крылья здесь гомономны, в основании почти не расширены, концы их иногда несколько вытянуты и как бы перегинуты назад (*Stenodictya*, *Microdictya*, *Stilbocrocis*, *Polioptenus* и другие). RS отходит от R у более примитивных форм (*Stenodictya*, *Microdictya*) приблизительно по середине крыла или немного ближе к основанию, у большинства же других мы встречаемся с процессом отступания его к основанию; RS дает обычно 3 или 4 ветви назад, не считая своего продолжения; у некоторых ветвь 2-ая (считая от основания) не доходит до ствола RS, а присоединяется к 1-ой и иногда (*Microdictya vaillanti*, *Stilbocrocis*, *Eumecoptera*) дихотомирует. Медиана делится на две ветви, которые мы назовем M. anterior (MA) и M. posterior (MP)⁵; MA в этом семействе, а также и у большинства других *Palaeodictyoptera* остается простой, MP ветвится, при чем у *Dictyoneuridae* она чаще образует 3 ветви (*Stilbocrocis*, *Eumecoptera*, *Dictyoneurula*, *Acanthodictyon*, частью *Polioptenus*), чем очевидно напоминает M поденок. Кубитус нормально также делится

⁵ Деление и конфигурация медианы имеют здесь совершенно тот же характер, как у R. MA отвечает радиусу собственно (R), MP — радиальному сектору. Такой же характер имел первоначально и кубитус (Cu).

недалеко от также обычно (рис. 1 и 2).

Апальные одпородный жилки, у большинства свою сходят вместе, к A₁.

Нам нет и как крылья у пням, большей и стрекозы.

Все современем, что перед (рис. 4), котор многих родо в случае сохра там же, где за форму, более о взятых, первой

Если у сов от передних, т денок (13) зад редних, а по *ridae*. Так же и поденки *Tripla ляет* (6) в особ хранает в свое мы, именно *Di других Dictyom обычные 4 вет тить) ветвь 2-а с RS, образует доходит, обра лится вблизи о там, остается и при чем средня во «вставочные с M настоящих денок есть на с пала. Cu делит видеть CuA и C длинная с ветвя поперечных жил зано, имели схо напоминающие к уже не имеется.*

недалеко от основания на две ветви, при чем передняя ветвь, CuA , также обычно остается простой, как у *Polioptenus* и *Eumecoptera* (рис. 1 и 2), задняя же ветвь MP обычно дает ветви.

Анальные жилки у самых примитивных форм образуют довольно однородный ряд из 3—4 постепенно уменьшающихся к основанию жилок, у более специализованных A_1 развита сильнее, а другие теряют свою самостоятельность, присоединяясь то к A_2 , то даже, все вместе, к A_1 .

Нам нет необходимости рассматривать и другие семейства, так как крылья у них уже сильно специализируются по разным направлениям, большей частью, далеким от того, по которому пошли поденки и стрекозы.

Все современные *Agnatha* резко отличаются от *Palaeodictyoptera* тем, что передние крылья у них сильно увеличены за счет задних (рис. 4), которые имеют тенденцию к окончательной редукции у многих родов (в подотряде *Baetoidea* Ulm.). Передние крылья в случае сохранности задних широки и приблизительно треугольны; там же, где задние стремятся к исчезновению, передние принимают форму, более отвечающую форме передних и задних крыльев, вместе взятых, первой группы (*Ephemeroidea* и *Heptagenioidea*).

Если у современных поденок задние крылья сильно отличаются от передних, то не так было прежде. У известных пермских поденок (13) задние крылья очень мало или вовсе не отличались от передних, а по форме они были очень сходны с крыльями *Dictyoneridae*. Так же гомономны были крылья и замечательной карбоновой поденки *Triplosoba* Brogn. (рис. 3). Эту форму Гандлриш выделяет (6) в особый отряд *Protephemeroidea* в виду того, что она сохраняет в своем жилковании черты *Palaeodictyoptera* и, прибавим мы, именно *Dictyoneridae*. Как у *Eumecoptera* (рис. 2) и многих других *Dictyoneridae*, RS отходит ближе к основанию и дает назад обычные 4 ветви, при чем (что для нас очень важно сейчас отметить) ветвь 2-ая, т. е. RS_4 , отходит вблизи RS_3 , а RS_3 и RS_2 вместе с RS_1 образуют дистальную группу. RS_2 , повидимому, до RS_1 уже не доходила, образуя «вставочный сектор». M , как у *Dictyoneridae*, делится вблизи основания на те же две ветви MA и MP ; MA , как и там, остается простой, MP делится в дистальной части на 3 ветви, при чем средняя и две добавочных по бокам ее превратились уже во «вставочные» секторы (*Schaltsectoren*). Позное сходство этой MP с M настоящих поденок делает очень вероятной мысль, что M поденок есть на самом деле MP , а MA у них редуцировалась и выпала. Cu делится на две простых ветви, в которых также можно видеть CuA и CuP *Palaeodictyoptera*. Затем идут анальные жилки: длинная с ветвями A_1 и длинная же с ветвями A_2 или A_3 . Характер поперечных жилок уже как у поденок. Пермские поденки, как сказано, имели сходные передние и задние крылья, по форме вполне напоминающие крылья *Dictyoneridae*, но у всех известных нам MA уже не имеется. Ветвление RS очень сходно и с *Triplosoba*, и с со-

Русск. Энтом. Обзор., XVIII, 1924.

временными поденками, при чем и здесь (*Protechma* Sell., *Protereisma* Sell.) RS_4 отходит близ RS_5 , а прочие ветви образуют дистальную группу. Ветви RS_4 и RS_2 являются, как у современных поденок, «вставочными» секторами.

По толкованию Селлардса и Гандлирша, Cu делится у самого основания на две ветви; из них передняя затем делится еще раз на две боковых и среднюю «вставочную» (у *Protechma*) ветви, а задняя дает две веточки назад. Анальная область сохранилась плохо. Как смотреть на обе ветви кубитуса, отвечают ли они CuA и CuP *Palaeodictyoptera*, или здесь возможно иное толкование, — сказать трудно в виду плохой сохранности анальной области. Передняя ветвь со своими ветвями, между прочим, очень напоминает кубитус *Siphuridae*, *Ecdyuridae* или *Leptophlebiidae*.

У современных поденок по причине разделения труда между крыльями (вся работа по производству взмахов и ударов по воздуху перешла на передние крылья) передние крылья увеличили свои размеры и приняли вытянуто-треугольную форму как у многих *Papilionidae*, что же касается задних крыльев, то там, где они сохраняются лучше всего — у *Ephemeroidea* и у *Heptagenioidea*, — они имеют овальную или округлую форму, как у многих *Rhopalocera* и других же поденок, — у *Baetidae*, *Ephemerellidae*, *Caenidae*, — они подвергаются сильнейшей редукции. Передние крылья, замещая у этих последних групп исчезающие задние, расширяются в кубитальной и анальной области и принимают формы, отвечающие передним плюс задним другим групп или одному крылу гомономных групп (*Dictyoneuridae*, карбоновые и пермские поденки). Я думаю, таким образом, что примитивность крыльев *Baetioidea* кажущаяся и что прежде передние крылья их, вероятно, были также приблизительно треугольны. Различия в размерах и форме обеих пар, в свою очередь, также образовались вторично, на смену первоначальной гомомнии. Изменения формы однако не извратили полученного от предков жилкования, и оно осталось очень сходным с таковым у таких пермских поденок, как *Protereisma*, *Protechma*, и с таковым *Triplosoba*. Гомологизация жилок с таковыми этих последних форм и *Dictyoneuridae* не представляет поэтому труда, и она вполне правильно проведена, напр., Гандлиршем. RS и у *Triplosoba* отходит (от R) очень базально, здесь же место отхождения его отступило (как, это вопрос другой) еще более к основанию. Обычно однако RS отходит здесь от M_1 в начале ее (вторично). Ветвление RS совершенно сходно с таковым ископаемых палеозойских поденок и большинства *Dictyoneuridae*, т. е. RS образует две группы: основную из RS_5 и почти всегда не имеющего начала или «вставочного» сектора RS_4 и дистальную из RS_3 , RS_2 и RS_1 , при чем выпуклый сектор RS_3 уже потерял свое начало («Schaltsector»). В задних крыльях вследствие их редукции редко сохраняются все ветви RS как у *Palingenia*, обычно же только RS_5 и RS_4 и, естественно, RS_1 и RS_3 и RS_2 отступают к краю и редуцируются. M отвечает M_1

Triplosobidae и в этих крыльях является уже M . M сближается с M_1 и M_2 ; в задних крыльях в этот узкий сектор отходит от M_1 сектор, т. е. M_2 , при посредстве которого отходит то от M_1 у поденок больше от боковой трапеции, а также, вероятно по повод Анне Мюллер ждать, что та следовательно Комета чально (4) обозначена на деле M . У M ниже к объяснению отхождения RS теперь перейдем к жилкам.

Cu отходит и вскоре же делится на главные ветви: Cu_1 вставочной среднесоединяющейся с Cu_2 , то Cu_1 , то Cu_2 (*Caenidae*, *Ephemeridae*) выплз, вполне напоминающиеся углом сливается с A_1 . И Cu_2 исчезают, по отчасти, физиологически. У *Heptagenioidea* (*Oniscigaster*) или и общая конфигурация вторична по сравнению с Cu . Состояние у *Siphuridae* представляется поэтому как шаг к основанию *Palaeodictyoptera*, и образованием и *Ephemerioidea*. Эта

⁶ Возможно объяснение дела у *Oniscigaster*

echma Sell., *Proto-*
ветви образуют дв-
как у современных

и делится у самого
делится еще раз на
на) ветвь, а задняя
нилась плохо. Как
они CuA и CuP
кование, — сказати
ги. Передняя ветвь
ает кубитус *Siphlo-*

ения труда между
ударов по воздуху
я увеличился свои
у как у многих *Pro-*
там, где они сохра-
eptagenioidea, — они
огих *Rhopalocera*, у
е, *Caenidae*, — они
крылья, замещаю у
ширяются в куби-

ответчающие перед-
у гомономных групп
(). Я думаю, таким
кажущаяся и что
ж: приблизительно
к пар, в свою оче-
рвоначальной гомо-
олученного от пред-
с таковым у таких
с таковым *Triplo-*
последних форм и
и она вполне пра-
Triplosoba отходит
ения его отступило
Обычно однако RS
Ветвление RS совер-
ких поденок и бол-
е трупны: основную
и «вставочного» сек-
при чем выпуклый
(tsector»). В задних
яются все ветви RS
и, естественно, RS_1
тс. M отвечает M_1

Triplosobidae и *Dictyoneuridae* и образует обычные 3 ветви. На задних крыльях ветви M также редуцируются, и она чаще всего является уже простой (рис. 10). В основании передних крыльев M сближается с R почти до соприкосновения и, ослабившись, исчезает; в задних крыльях M нередко сливается в основании с R . Вот и этот узкий промежуток и направляется здесь как «вставочный» сектор, т. е. ослабляется и исчезает, оставаясь в соединении с R и M при посредстве обычных поперечных жилок. В задних крыльях RS отходит то от R , то, чаще, от M . Как известно, RS и M трахеизуются у поденок большей частью из одного главного ствола, отходящего от боковой трахеи (в теле) независимо от R . Это обстоятельство, а также, вероятно, и то, что RS чаще всего «отходит» от M , и дало повод Анне Морган утверждать, что та сложная жилка, которую Комсток первоначально (4) обозначал как RS , есть на деле M . Мы вернемся ниже к объяснению этого отхождения RS от M , а теперь перейдем к следующим жилкам.

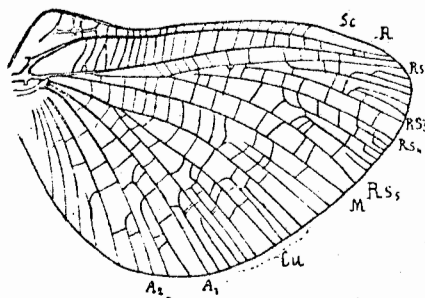


Рис. 10.

Cu отходит вблизи M и вскоре же делится на две главные ветви: Cu_1 и Cu_2 со вставочной средней ветвью, соединяющейся с основанием то Cu_1 , то Cu_2 («вставочный» сектор). У всех *Ephemeroidea* (*Palingeniidae*, *Ephemeridae*, *Polymitarcidae*, *Potamantidae*) Cu_2 образует изгиб вниз, вполне напоминающий изгиб кубитуса у стрекоз. Своим выдающимся углом изгиб этот приближается и нередко даже вовсе сливается с A_1 . Поперечные жилки между самыми началами Cu_1 и Cu_2 исчезают, почему участок этот, по моему, и морфологически и, отчасти, физиологически отвечает треугольнику стрекоз *Anisoptera*. У *Heptagenioidea* и *Baetoidea* этого изгиба нет (кроме *Baetisca*, *Oniscigaster*) или он очень слабо выражен. Базальная бифуркация и общая конфигурация начала кубитуса у *Ephemeroidea*, конечно, вторична по сравнению, напр., с состоянием его у *Dictyoneuridae*. Состояние у *Siphuridae* (быть может, и у пермских поденок) представляется поэтому менее измененным⁶. Отступлением места бифуркации к основанию (это очень распространенный процесс среди *Palaeodictyoptera*, а у поденок он, несомненно, имел место для RS) и образованием изгиба Cu_2 и образовалось оригинальное состояние *Ephemeroidea*. Эта связь с A_1 , как у стрекоз, несомненно, имеет меха-

⁶ Возможно однако, что у некоторых *Siphonuridae* — за это говорит положение дела у *Oniscigaster*, напр., — изгиб Cu_2 утратился вторично.

нические выгоды, хотя сам способ и первоначальные причины изгиба Cu_2 нам и неясны. Можно ли видеть в наших Cu_1 и Cu_2 поденок CuA и CuP , на это ответить пока трудно. Сходство со стрелками как будто подтверждает это, но палеонтологические данные с определенностью этого еще не подтверждают, и я обозначаю пока эти ветви индифферентными цифровыми обозначениями.

У групп с изгибом Cu_2 и A_1 обычно образует более или менее значительный выгиб. Нередко спускающееся колено Cu вовсе сливается с началом A_1 , что мы и имеем у некоторых *Palingeniidae* (*Anagenesia*, *Plethogenesis*), или чаще исчезает (*Campsurus*, *Polymitarcys* и другие). Дистально A_1 образует обычно ряд ветвей назад. Отметим еще ее обычный дугообразный выгиб кверху. A_2 отходит то по середине между A_1 и A_3 , то совсем близко к A_1 ; обычно она вскоре же загибается назад и является короткой, и только у *Baetiscidae* сильно выгнута параллельно прямой же A_1 . A_3 еще короче, но часто имеет еще ветви; у *Baetisca* первая ветвь ее выгнута параллельно A_2 . Проксимально от A_3 следует первоначально еще несколько слабых анальных жилок, но чаще последние теряют самостоятельность и разнообразно входят в связь с A_3 .

У групп с тенденцией к окончательной редукции задних крыльев кубито-анальная область передних крыльев разрастается, функционально заменяя исчезающие задние крылья, и соответственно удлиняет и располагает анальные ветви согласно механическим потребностям (*Cuenidae*, *Baetidae*, *Leptophlebiidae*). В задних крыльях анальные жилки сохраняют более первоначальную дугообразную форму, но быстро ослабевают к основанию.

Теперь перейдем к вопросу о выпуклостях и вогнутостях и об отношении их к жилкам в крыльях поденок. Адольфом еще в 1880 году был отмечен тот факт, что в крыльях поденок правильно чередуются вогнутости в виде долины с выпуклостями в виде продольных горбов или хребтов. На дне долины и на вершинах хребтов проходят смежные продольные жилки. Адольф придавал этому чередованию очень большое значение. По его мнению, «выпуклые» и «вогнутые» жилки имеют совсем различные происхождения, значение и судьбы. Первоначальные крылья, по его мнению, отличались более правильным чередованием более или менее многочисленных выпуклых и вогнутых жилок и были подобны вееру. Редтенбахер тщательно сравнил распределения этих жилок у поденок и стрекоз и нашел здесь полное соответствие. Позже было показано, что указанные представления Адольфа были ошибочны, и это было, может быть, причиной того, что Комсток и Индхэм не обратили достаточного внимания и на ценные сами по себе сопоставления Редтенбахера. Гофрированность крыльев и чередующееся расположение жилок по низам и верхам неровностей имеет огромное механическое значение. Крылья поденок достигли очень большой высоты специализации. Мембрана их чрезвычайно тонка и нежна, а жилки усвоили уже исключительно механическую функцию и приоб-

рели соотно
структуры
механичес
тянута на
о воздух
рвалась. Г
качества
воздуха от
в нужных
жидкие жи
располага
в деталях
ности, осно
начальным
таким обра
Вогнутое и
затем и ри
в области
более круп
Уже у более
близких к и
большая ча
 RS_2 и RS_3
оказываютс
перечными,
жилки уже
словно, втор
еще нормал
зает. То же
процесс пом
кроме основ
начала и де
совсем укор
по краю, как
щение? Оно
стями механи
жилки теря
между ветви
или М. Разу
дихотомпру
всегда прих
основной час
ничтожным;
бляется, утол

7 Cu additi
ветви Cu и M .

начальные признаки
данных Cu_1 и Cu_2 в
Сходство со стр
ологические данн
и я обозначаю пок
чениями.
ет более или мене
олоно Cu в более с
торых *Palingeniidae*
г (*Campsurus*, *Pala*
но ряд ветвей на
кверху. A_2 отходит
ко к A_1 ; обычно она
роткой, и только
й же A_1 . A_3 еще во
вая ветвь ее выде
едует первоначаль
це последние терит
зь с A_2 .
кции задних крыль
зрастается, функцио
соответственно уд
механическим потреб
В задних крыльях
льную дугообразную

ых и вогнутостях и
бк. Адольфом еще
рыльях поденок пр
выпуклостями в виде
на вершинах хребтов
придавал этому ч
нению, «выпуклые» и
происхождения, зна
то мнению, отличаю
нее многочисленны
ны вееру. Редтен
ны жилки у поденок
же было показано, ч
ли ошибочны, и это
к и Нидхэм не обра
по себе сопоставлен
чередующиеся распе
и имеет огромное ме
и очень большой п
но тонка и нежна, а
ую функцию и при

рели соответствующее строение (ребристость, отсутствие крови, сухие структуры), расположение же их также большей частью отвечает механическим требованиям. Если бы эта тонкая мембрана была натянута на жилках строго в одной плоскости, то при ударе крыльев о воздух она, нежная и неэластичная, неизбежно бы лопалась и рвалась. Гофрированность придает мембране упругие, эластические качества. Благодаря гофрированности при резких сопротивлениях в нужных пунктах. При выработке этой гофрированности близ лежащие жилки, как и в других аналогичных случаях (*Orthoptera*), располагались одни на дне, другие на вершинах, и самый ход их в деталях не оставался без влияния со стороны этой гофрированности, основной характер косяк, в свою очередь, обуславливался первоначальным расположением жилок. В ходе эволюции имело место таким образом непрерывное взаимодействие этих двух структур. Вогнутое положение занимают Sc , RS , Cu и A_2 из главных жилок, а затем и ряд дистальных ветвей, чередующихся с выпуклыми. Так, в области RS , RS_2 вогнут, RS_4 выпукл, RS_3 вогнут, RS_2 выпукл; более крупные из мелких дистальных секторов также чередуются. Уже у более примитивных *Palingeniidae*, *Ephemeridae*, *Ecdyridae* и близких к ним, сохраняющих в крыльях богатое, густое жилкование, большая часть дистальных секторов, $Cuad$ ⁷, Mad , RS_2 , ветви между RS_2 и RS_3 , как и эти самые ветви к началу своему ослабевают и оказываются связанными с соседними жилками лишь обычными поперечными, а своей истинной начальной частью и отхождения от другой жилки уже не имеют. Такое отсутствие начальной части есть, безусловно, вторичное явление. RS_4 у *Palingenia* и некоторых *Ephemera* еще нормально отходит от ствола RS , у других же начало его исчезает. То же и с другими секторами. У специализированных *Baetidae* процесс пошел еще дальше, и у *Baetidae* все продольные жилки, кроме основных (Sc , R_1 , RSc , RS_3 , M_1 , Cu_1 , A_1 , A_2 , A_3), теряют свои начала и делаются «independents» Вудвордса (16), а дистальные совсем укорачиваются и шведются до ряда маленьких жилочек по краю, как на масштабной линейке. Как объяснить такое превращение? Оно удовлетворительно может быть объяснено потребностями механики и экономии материала. Своё начало продольные жилки теряют там, где своими основаниями они входят в промежутки между ветвями дихотомизирующей под острым углом жилки, напр., RS или M . Разумеется, такая жилка всегда бывает «выпуклой», если дихотомизирующая вогнута, и наоборот. Так как вся опорная роль всегда приходится на жилку ветвящуюся, то механическое значение основной части промежуточной жилки уменьшается и делается вовсе ничтожным; соответственно и основная часть такой жилки ослабляется, утончается и, наконец, вовсе исчезает. Исчезновения не-

⁷ Cu additional или M addit.; так будем называть, для краткости, средние ветви Cu и M .

нужной части жилки требует и экономия материала. Всякому известно, что в более специализированных и, так сказать, «механизированных» крыльях, как крылья *Baetidae*, все лишние жилки исчезают, а оставшиеся как бы стремятся всюду сохранить равные между собой промежутки. Если бы основания «вставочных» секторов сохранились, получилось бы вредное нагромождение жилок в отдельных местах. Исчезновение основания требует и чередующееся расположение жилок в разных плоскостях. Если жилка «вогнута», а «вставочная» жилка, напр., RS_1 «выпукла», то близ соединения с RS короткая и слабая основная часть имела бы коленчатый вид (от выпуклой стороны к вогнутой). Механическое значение этой коленчатой части ничтожно, а потому она неизбежно ослаблялась бы и, наконец, исчезла бы. Таков был, по моему мнению, способ образования этих «вставочных» секторов немецких авторов⁸. Теперь отхождение RS то от M, то, реже, от R, то «свободное» начало его нам становится понятным. Входя в острый угол между выпуклыми R и M, вогнутой RS неизбежно должен был сделаться «Schaltsector»⁹, что мы и находим нередко в типичном виде у *Hexagenia*, у некоторых *Siphurus* и других. Приближение основания RS к одной из соседних жилок, напр., к M, вместе с небольшим изменением направления связывающей поперечной жилки (поперечные жилки, конечно, сохраняются) легко создает такое кажущееся положение, как будто RS «отходил» от M.

Явление чередования выпуклых и вогнутых жилок с его следствием — превращением выпуклых, главным образом, жилок во «вставочные» секторы⁹ приобретено предками поденок и стрекоз очень давно. Явление это было хорошо выражено не только у пермских поденок, но также и у карбоновых *Triplosobidae*, что ясно из присутствия у них ряда «вставочных» секторов. Мезозойские стрекозы не отличаются в этом отношении от современных. Карбоновые «*Protodonata*», по крайней мере часть их, также уже приобрели это чередование. У *Palaeodictyoptera* и *Megaseoptera* гофрированность, если и намечалась, то очень редко дело доходило до превращения ветвей во вставочные секторы, а по ним то мы и судим с уверенностью об этой гофрированности. Такое положение дел было до-

⁸ Woodworth (The wings of insects. Univ. Calif. Publ., Ent., I, № 1, 1—152. 1906), наоборот, видит в «независимых» жилках поденок структуры первичные, рисующие нам процесс образования продольных жилок насекомых. Своим происхождение «независимые» получают от маргинальной жилки, как выросты последней внутрь. Выросты эти вытягиваются к основанию и, наконец, сливаются с какой-нибудь главной жилкой. Медiana образовалась, по Вудворту, также как независимая, и только R, Cu и анальные имеют происхождение иное и выросли из основания. Вряд ли надо останавливаться на этой фантастической теории, она противоречит данным палеонтологии, сравнительной систематики (ведь образование дел у *Baetidae* безусловно вторично!) и невозможна анатомически (нельзя представить роста жилок в мембране).

⁹ Этим я не исключаю возможности того, что некоторые (короткие) интеркалярные жилки стрекоз могли возникнуть так, как это изображает Комстоун (1918): в результате формирования гофрированности.

Revue Russe d'Entom., XVIII, 1924.

стигнуто, в Галдлрири интеркаляр на рисунках жилок в ните *Palaeodictyoptera* таких богат *proptilidae*, зования вст с формиро ское усOVER утраты его

Оставля трахеации у у стрекоз, по начале стат сказано, ско образия и не фактиче самого жилк бенности, ср *dictyoptera*.

Прежде общему рас дукции ана примитивны весьма сильн которые в об нечувствител лейасовых не ваются частн области и об

В этом с и треугольни развитие тол типичном ви где «попытк пика, вымерн пошло больш от *Zygoptera*.

Несомнен лишь с юрн митивных *Ar ridae*, наибол *lapteridae*, T сохранилась мы в правс

стигнуто, напр., у *Campyloptera eptoni* Brongn., формы, относимой Гандлиришем к *Megasecoptera*. На рисунке Гандлириша характер интеркалярных секторов здесь очень ясен. Далее, если основываться на рисунках Гандлириша, то превращение некоторых продольных жилок в интеркалярные началось у *Lycocercus*, у *Epithethe*. У других *Palaeodictyoptera* мы этого уже не видим. Очень возможно, что у таких богатых продольными жилками группы, как *Spilapteridae*, *Lamproptilidae*, *Polycraegridae*, гофрированность намечалась, но до образования вставочных секторов дело не дошло. Гофрированность вместе с формированием вставочных ветвей есть очень важное механическое усовершенствование, позволившее сильно облегчить крыло без утраты его прочности и эластичности.

Оставляя пока в стороне вопрос о происхождении особенностей трахеации у поденок, который мы рассмотрим вместе с трахеацией у стрекоз, перейдем к жилкованию стрекоз. Перечисленные в самом начале статьи «особенности» жилкования стрекоз являются, как сказано, скорее особенностями толкования, вытекающими из своеобразия и недостаточности метода («метода онтогенеза»), а вовсе не фактическими, очевидными при непосредственном рассмотрении самого жилкования. Отодвигая в сторону эти гипотетические особенности, сравним крылья стрекоз с крыльями поденок и *Palaeodictyoptera*.

Прежде всего следует отметить, что как по форме, так и по общему расположению главных продольных жилок и меньшей редукции анальной области *Anisoptera* обнаруживают гораздо более примитивные черты, чем *Zygoptera*, крылья которых претерпели весьма сильные изменения, можно сказать, во всем. *Anisozygoptera*, которые в общем гораздо ближе стоят к *Zygoptera* и, в сущности, нечувствительно в них переходят, в своих более примитивных лейасовых представителях (*Archithemidae*, *Heterophlebiidae*), оказываются частью еще очень сходными по форме, конфигурации анальной области и общему расположению главных жилок с *Anisoptera*.

В этом сборном лейасовом комплексе начинает формироваться и треугольник (напр., у *Heterophlebiidae*), но получили дальнейшее развитие только такие группы, где треугольник выработался в своем типичном виде, — и эти группы и составили *Anisoptera*; прочие же, где «попытки» эти не привели к образованию типичного треугольника, вымерли. Оттуда же по другому пути эволюции, пути *Zygoptera*, пошло большинство известных *Anisozygoptera*, часто не отличимых от *Zygoptera*.

Несомненные *Zygoptera* и *Anisoptera* становятся известными лишь с юры. По своей форме крылья *Anisoptera* и, еще более, примитивных *Archithemidae* чрезвычайно напоминают крылья *Dictyonetidae*, наиболее примитивных из *Palaeodictyoptera*, затем также *Spilapteridae*, *Triplosobidae* и пермских поденок. Если у этих стрекоз сохранилась неизменной первобытная форма и гомопомия крыльев, мы в праве ожидать сохранения и общего плана расположения

Русск. Энтом. Обзор., XVIII, 1924.

Ent., I, № 1, 1—152.
структуры первобыт-
насекомых. Свои
жилки, как выросли
и, наконец, сливаются
Вудвордеу, также
рождение иное и выросло
антагонистической теории
систематики (ведь под-
анатомически (пальца
ые (короткие) интер-
изображает Комстоу

жилок, ибо то и другое связано функционально. Это мы и находим на деле. У *Diastatomma* (*Archithemidae*) узелка еще нет и Sc имеет вид и отношение к R как у большинства *Dictyoneuridae* и *Spilapteridae*. Следующая за R продольная жилка дает 3 или 4 ветви, способ отхождения и общее расположение которых повторяет то же самое у ряда *Dictyoneuridae* и *Spilapteridae* (напр., у *Stenodictya*, *Polioptenus*, *Acanthodictyon*, *Eumecoptera* и других) и еще более то же у *Triplosoba* и *Agnatha*. Сходство в расположении ветвей RS, особенно у *Anisoptera*, с *Triplosobidae* и настоящими поденками столь велико и очевидно, что мы без труда можем сравнить здесь жилку за жилкой. И у стрекоз обычно мы находим в области RS две группы, основную, — из первой ветви вогнутой, как у поденок ($RS_3 = M_3$ авторов), и второй выпуклой и также, обычно, «вставочной» ($RS_4 = 1$ Морган) и дистальную, из вогнутой RS_3 , выпуклой слабой и иногда почти исчезающей вставочной RS_2 и, наконец, вогнутого продолжения RS (как у поденок и *Triplosoba*). За этим сложным RS следует отделенная от него до самого *angulus* простая жилка, которую одонтологи обозначают как M_4 , но которая представляет собою M. Отвечает ли она MA или MP *Triplosoba*, сказать пока трудно, почему мы будем ее обозначать просто буквой M. В основании M крыло поворачивает к R (как у поденок) и почти сливается с ним, но не совсем: и при рассмотрении сверху (отчасти), и на разрезах разделение между обеими жилками еще ясно. Отхождение RS от этого поворота M, имеющего иногда вид поперечной жилки, нам теперь ясно. RS отходит здесь от начала M совершенно так же, как у поденок, и на такой способ отхождения, конечно, следует смотреть как на вторичное явление, хотя признак этот и был приобретен очень давно, так как он уже на лицо у стрекоз лейаса и юры. Далее идет Cu (CuP), образующий вскоре после своего начала, как у подотряда *Ephemeroidea*, более или менее резкий изгиб или уступ назад у *Anisoptera* и *Anisozygoptera*. Этот изгиб еще вполне ясен у *Agrionidae*, составляющих как бы продолжение *Anisozygoptera*, и исчезает лишь в ряду *Calopterygidae* (путем «выпрямления» Cu и A).

Если мы теперь сравним отношение продольных жилок к выпуклостям и вогнутостям у стрекоз с таковым у поденок, то убедимся в тождественности их расположения, что хорошо было выяснено еще Редтенбахером. Это обстоятельство, конечно, лишней раз подтверждает правильность сопоставления RS стрекоз (= M авторов) с RS поденок, и т. д. Как у поденок, Cu ($Cu + Cu_1$ авторов) лежит на дне долины, а следующая за ним жилка, состоящая из «анального мостика» + Cu_2 авторов, образует такой же уступ и так же «выпукла», как у *Ephemeroidea* Ulm. Эта жилка и есть, несомненно, A_1 , а Cu_1 авторов есть Cu_2 и даже, точнее, CuP. У большинства *Anisoptera* A_1 приходит после уступа в контакт с Cu, но подобный контакт, переходящий иногда в слияние, очень част и у *Ephemeroidea*. С другой стороны, у большинства *Zygoptera* и *Anisozygoptera* и у многих *Anisoptera* (ср., напр., рис. 6 крыла ископаемой *Hetero-*

phlebia dislocata не приходит в почти параллельных стрекоз, особенно отвечает A_1 поденки и аналогично да назад. У поденок у стрекоз жилка а у большинства у *Libellulidae* obviously ясных на слияние с A_1 то представлено

Мы не до конца представляет ра Cu и M. Выработке действительным совых *Archithemidae* застаем еще, так довольно разных крыльях и в обинку *Anisoptera*, а развились и с где сформировал *sozygoptera* - *Zyg* с этим там не изменилось жилки тилась Sc и т. д. и родственных здесь. Такой же подотряда *Ephemeroidea* Cu₂ и Cu напоминает трех первых предсткам (между Cu прямо друг против друг выражены *Heterophlebiidae* от Cu. Все эти что у стрекоз поденок. Cu₁ поденки (*Meganura*, *Vol* ветвь CuA₁, и название говорит :

10 Напр., у *He-*

но. Это мы и находим
 а еще пет и Sc имеет
Styoneuridae и *Spilaptera*
 3 или 4 ветви, способ
 повторяет то же самое
Stenodictya, *Polioptenus*.
 более то же у *Triplura*
 ветвей RS, особенно у
 венками столь велики и
 здесь жилку за жилкой.
 RS две группы, основ-
 ок ($RS_3 = M_3$ авторов).
 ой» ($RS_4 = 1$ Морган).
 эабой и иногда почти
 утого продолжения RS
 ным RS следует отде-
 килка, которую одна-
 гавляет собою M. Оче-
 , пока трудно, почему
 В основании M круто
 сливается с ним, но не
 , и на разрезах разде-
 тхождение RS от этого
 шой жилки, нам теперь
 о так же, как у поденок.
 едует смотреть как на
 бы приобретен очень
 аса и юры. Далее идет
 ачала, как у подотряда
 или уступ назад у *Ani-*
 оне ясен у *Agrionidae*.
optera, и исчезает лишь
 Cu и A).

подольных жилок к вы-
 вьм у поденок, то убе-
 дительно хорошо было выяснено
 конечно, лишней раз-
 стрекоз (= M авторов)
 и $\rightarrow Cu_1$ авторов) лежит
 а, состоящая из «аналь-
 же уступ и так же «аналь-
 и есть, несомненно, A₁
 P. У большинства *Ani-*
 кт с Cu, но подобная
 очень част и у *Epheme-*
optera и *Anisozygoptera*
 была ископаемой *Hetero-*

phlebia dislocata и рис. 7 заднего крыла *Phyllopetalia apicalis* Selys) A₁ не приходит в соприкосновение с Cu и протекает самостоятельно и почти параллельно Cu. По своему общему виду A₁ (Cu₂ авторов) стрекоз, особенно таких как *Gomphidae* или *Anisozygoptera*, вполне отвечает A₁ поденок, образуя аналогичную выпуклость (дугу) вперед и аналогично давая некоторое количество ясно выраженных ветвей назад. У поденок далее следует вогнутая A₂, затем выпуклая A₃. У стрекоз жилки эти, если и были, то давно слились в основании с A₁, а у большинства эта область подверглась значительной редукции. У *Libellulidae* обыкновенно находим в задних крыльях две еще довольно ясные продольные жилки, отходящих от A₁. Так как намек на слияние с A₁ двух анальных жилок находим и у «*Protodonata*», то представление о сложности A становится не лишним вероятием.

Мы не закончили рассмотрения Cu и треугольника. Треугольник представляет раму, расширяющую и в то же время скрепляющую Cu и M. Выработка этой рамы у *Anisoptera* являлась, очевидно, очень действительным и полезным в механике крыла приобретением. У лейкасовых *Archithemidae*, *Heterophlebiidae* образование треугольника мы застаем еще, так сказать, in statu nascendi. Формы его были здесь довольно разнообразны, иногда различны в передних и задних крыльях и в общем эти треугольники не вполне отвечали треугольнику *Anisoptera*. Эти группы с нетипичным треугольником вымерли, а развилась и сохранилась до настоящего времени только те группы, где сформировался треугольник в своем типичном виде. В ряду *Anisozygoptera* - *Zygoptera* треугольника не образовалось, но в связи с этим там не сохранилась и первоначальная форма крыльев, сильно изменилось жилкование, редуцировалась анальная область, укоротилась Sc и т. д. Первоначально однако, как это мы видим у *Lestinae* и родственных им *Anisozygoptera*, ясный уступ Cu (и A₁) имелся и здесь. Такой же уступ ясно выражен и у весьма консервативного подотряда *Ephemeroidea* Ulm. Треугольный участок между основаниями Cu₂ и Cu₁ в семействах этого подотряда также чрезвычайно напоминает треугольник стрекоз, только наружная сторона его у первых представлена не одной прямой, а двумя поперечными жилками (между Cu₁ и Cuad и Cu₂ и Cuad), редко располагающимися прямо друг против друга. «Вставочный сектор» Cuad нередко бывает выражен и у *Anisoptera*; хорошо выражен он и у ископаемых *Heterophlebiidae*¹⁰ продольной, обычно неправильной жилкой спереди от Cu. Все эти сходства естественно приводят к тому же заключению, что у стрекоз Cu₁ авторов есть вовсе не Cu₁, а отвечает Cu₂ поденок. Cu₁ поденок у современных стрекоз уже нет. У *Protodonata* (*Meganeura*, *Boltonites*, *Typidae*) находим обычно и простую переднюю ветвь CuA₁, и ветвистую, связанную с анальной группой, CuP. Сравнение говорит за то, что (наш) Cu₂ стрекоз есть CuP, а CuA у них

¹⁰ Напр., у *Heterophlebia dislocata* (Handlirsch, l. cit., t. XIII, f. 3).

Русск. Энтом. Обзор., XVIII, 1924.

исчез. Очень возможно, что Cu_1 поденка и есть CuA_1 , но утверждать этого пока нельзя.

Верхняя сторона треугольника, по представлению Нидхэма, образовалась из поперечной между Cu и M путем ее наклона наружу¹¹. Представление это частью противоречит некоторым фактам. У *Neurothemis oculata* Fabr., напр., а еще более у *Aeschnidium*, область треугольника, как и другие, занята еще густой сетью, а между M , с одной стороны, и Cu и верхней стороной треугольника, с другой, расположен густой ряд коротких поперечных жилок. Говорить здесь об образовании верхней стороны путем наклона поперечной не приходится. Как наружная, так, очень возможно, и верхняя сторона кристаллизовались, так сказать, прямо из сети (конечно, более первоначальной), под давлением причин механического характера. Далее эта жилка существует явно для скрепления основной части Cu с M . Если бы она пришла в свое положение путем наклона поперечной (между Cu и M), то было бы непонятно, как она могла пройти мимо M и несколько спуститься по наружной стороне треугольника назад, как это встречается иногда у *Libellulidae* и как это мы находим у *Heterophlebia*, где она идет к наружной стороне почти параллельно M (заднее крыло *H. dislocata*). Такое разнообразие говорит скорее в пользу разнообразия способа происхождения этой жилки. Как только условия, вытекающие из конфигурации жилкования и формы крыла и работы его частей, потребовали образования треугольной рамы, так две стороны ее (внутренняя дана уступом Cu) стали формироваться из находившихся здесь жилок безразлично каких. Мне представляется не невероятной мысль, что верхняя сторона у некоторых групп могла быть остатком начальной части Cu_1 . Cu_1 , как у поденки, должен был быть вогнутым, и как раз жилка эта и является вогнутой, переходя на конце в резко выпуклую M . Недохождение конца ее до M нам тогда было бы понятным. На предположении этом я однако не настаиваю, так как иных определенных фактических доказательств не нахожу.

У *Zygoptera* настоящего треугольника нет, но у *Agrionidae* — а они составляют большую половину *Zygoptera* — сформировалась структура, функционально до известной степени заменяющая треугольник. Это «четыреугольник», который часто принимает здесь вид узкого треугольника. Что структура эта, как она выражена у *Lestinae*, напр., весьма действительна, на это может служить указанием тот факт, что из *Anisozygoptera* до настоящего времени сохранилась только такая форма (*Epiophlebia superstes* Selys), где «четыреугольник» имеет форму, тождественную с четырехугольником *Lestinae*. Там, где уступ Cu не фиксировался образованием в этом месте треугольной или четырехугольной типа *Lestinae* рамы, там существование этого уступа, а за ним и уступа A_1 , теряло уже меха-

нический смысл. Мы прямо нецелесообразно *Calopterygidae*, где и у *Epiophlebiidae*, Cu и A_1 что и находит свое

В предыдущем карбоновых *Proteroptera neuridae*. *Protodonata* их пошли на другие их сокращаются обе *Odonata*, но в других сильно и дальше от *neuridae*, чем стремиться, была непользоваться секторов, имитируемых. В отличие от того, что *laeodictyoptera*, поденка а сократилась. Рама очень сильно, более имеем у *Dictyoncuria* иници сохранили бы чрезвычайно быстра некоторых основных из важнейших причин группы.

От корневой *Odonata* или основных чем известная нам по *brunonis* Geinitz. Жилка на табл. 42, рис. 13 внешнее сходство с *Zygoptera* побудили автор *Archizygoptera*. Се не деформированы, и он рисует двувствительность, состоит из двух деформацией RS и M формы в особый отрывание крыла не вполне.

Теперь рассмотрим. Естественен такой вопрос и поденка правильно. *soptera*, где эта трахея RS_1 и RS_2 и входит в от основания ее? Мест собственной трахеи и веточек, преимущественно

¹¹ Needham, l. cit., p. 717, f. 12.

нический смысл. Мало того, уступ этот при работе жилки был бы прямо нецелесообразен и вреден. Не удивительно поэтому, что у *Calopterygidae*, где их «четыреугольник» не усвоил формы *Lestinae* и *Eriophlebiidae*, Cu разнообразным способом стремится выпрямиться, что и находит свое завершение у *Calopteryx* и близких форм.

В предыдущем жилковании стрекоз я сравнивал с жилкованием карбоновых *Protephemeroidea* (*Triplosoba*), а через них и с *Dictyoneuridae*. *Protodonata* я мало касался потому, что эволюция крыльев их пошла по другому пути, чем у стрекоз. Правда, у большинства их сохраняются обе ветви M, как и обе ветви Cu, чего уже нет у *Odonata*, но в других отношениях они специализовались очень сильно и дальше отошли от таких примитивных групп, как *Dictyoneuridae*, чем стрекозы. Вся первичная сеть крыла их, можно сказать, была использована для образования вторичных продольных секторов, импугнирующих и затемняющих положение первичных. В отличие от того, что закономерно проявлялось при эволюции *Palaeodictyoptera*, поденок и стрекоз, область RS здесь не разрасталась, а сократилась. Расположение ветвей RS, а также M₁ и Cu у них очень сильно, более чем у *Odonata*, отклонилось от того, которое мы имеем у *Dictyoneuridae*, *Protephemeroidea* и т. п. *Odonata* в этом отношении сохранили более примитивные черты. Односторонняя и чрезвычайно быстрая специализация крыльев *Protodonata*, с утратой некоторых основных черт их предков, и была, вероятно, одной из важнейших причин, повлекших за собой быстрое вымирание этой группы.

От корней *Odonata* отделилась когда то, вероятно, еще до усвоения ими основных черт современного жилкования, еще одна группа, известная нам по одному представителю из лейаса — *Protomyrmeleon brunonis* Geinitz. Жилкование крыла этой формы дано Гандлришем на табл. 42, рис. 14 и передано здесь на рис. 8. Некоторое внешнее сходство с *Zygoptera* и в то же время своеобразие жилкования побудили автора выделить эту форму в особый подотряд *Archizygoptera*. Sc здесь очень укорочена, а RS и M очень сильно деформированы, и понять их расположение трудно. Cu Гандлриш рисует двуветвистым; за ним следует анальная. Если Cu, действительно, состоит из двух ветвей, то этого факта, вместе со своеобразной деформацией RS и M, было бы достаточно для выделения этой формы в особый отряд. Следует однако заметить, что самое основное крыла не вполне сохранилось.

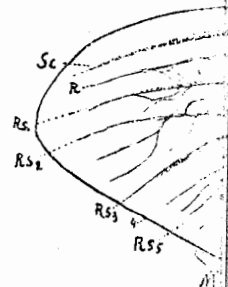
Теперь рассмотрим кратко трахеацию крыльев поденок и стрекоз. Естественен такой вопрос. Если наше толкование жилкования стрекоз и поденок правильно, то как объяснить себе ход трахеи RS у *Anisoptera*, где эта трахея, отходящая от R против узелка, пересекает RS₁ и RS₂ и входит в жилку RS₁, отстуня — и часто значительно — от основания ее? Чем объяснить почти постоянное отсутствие собственной трахеи в RS₁ поденок, а также в ряде дистальных веточек, преимущественно выпуклых, как у *Agnatha*, так и у *Odonata*,

и т. д.? Попробуем в кратких чертах осветить эти вопросы и начнем с поденок.

Характерной чертой их трахеации, правильнее, трахеации крыловых зачатков их нимф¹², является чрезвычайное разнообразие ее в разных группах и большая неустойчивость, что проявляется в очень значительной индивидуальной изменчивости. Изучая однако трахеацию в разных группах и сопоставляя ее с жилкованием, мы усматриваем в этом разнообразии определенные закономерности и причинную связь с особенностями жилкования. Основываясь мы при этом как на работе Морган, давшей ряд изображений трахеации нимф разных поденок, так и на собственных наблюдениях. Лишь у представителей некоторых более примитивных форм, да и то на ранних стадиях развития крыловых зачатков, мы встречаемся, как это показала Морган, напр., для *Chironetes*, с нормальной, полной трахеацией, с проникновением трахей во все продольные жилки через их основания. На более поздних стадиях развития того же *Chironetes* часть трахей, идущая в RS_1 (= M_1 Морган), уже исчезает, а взамен этого в жилку RS_1 направляется ряд мелких трахей из соседней более сильной трахей R. Довольно полная трахеация имеется, по Морган, у *Heptagenia* sp. (таб. V, рис. 3), но и здесь уже исчезла собственная трахея в RS_1 , а также в некоторых других мелких ветвях. С такой довольно полной и, так сказать, нормальной трахеацией мы встречаемся, повторяю, редко; у огромного же большинства всех остальных поденок мы встречаемся обыкновенно уже с явлением правильного чередования жилков, в которые трахеи нормально проникают через основание, с жилками, таких трахей не имеющими и трахеизуемыми многочисленными мелкими веточками (см., напр., рис. 11, изображающий ход трахей у одного представителя *Heptagenioidea* Ulm.) из трахей соседних жилок. Жилкой, почти всегда (за очень редкими известными исключениями у *Chironetes*, *Heptagenia*) трахеизуемой таким именно образом и, несомненно, одной из первых утратившей свою собственную трахею, является, замечательным образом, RS_4 (= 1 Морган), т. е. та жилка, которая не имеет нормальной трахеации и у *Odonata*, где она получает трахею или из RS_3 (*Zygoptera*), или из R (*Anisoptera*). Далее, таким же способом трахеизуются выпуклые (почти исключительно) жилки между RS_4 и RS_1 . Трахей, идущие в M и R, также часто очень слабы или даже вовсе выпадают (особенно у M), и таким образом и эти жилки усваивают вторичную трахеацию мелкими веточками из соседних стволов. Таким же образом трахеизуется интеркалярная выпуклая жилка в Sc, иногда и A_1 . Если мы сопоставим такой характер трахеации с характером жилкования, то без труда отметим

¹² Если трахеи с трудом различимы в крыльях imagines стрекоз, то у поденок это еще труднее. Однако все характерные черты жилкования и трахеации взрослых складываются уже у нимф, почему мы и можем рассматривать вместо imagines их нимф.

ту законность, что начинают трахеизовать жилки, сделавшиеся sectoren и другие. Как известно, и у более поздних, и у *Siphonura* также и у *Siphonura* даже исчезают трахеи, но не при утрате или кающихся в жилку начинает трахеизовать



Трахеизация так различна, так как выходящая из стволов, лежащих подчас параллельно в нужную жилку, происходящие как женных далее, ставя на себя главную часть, иногда бывает редукция. Лучает лишь одна только данная и все же остается выше, очень раз индивидуальной изменчивости, трахеизуется то или эти последние и т. п. На распр

Эти вопросы и начинаем
 вильнее, трахеаций кры-
 вычайное разнообразие
 вности, что проявляется
 чивости. Изучая однако
 я ее с жилкованием, мы
 енные закономерности и
 вания. Основываясь мы
 й ряд изображений тра-
 собственных наблюдений.
 примитивных форм, да
 вых зачатков, мы встре-
 я *Chirotonetes*, с нормаль-
 и трахей во все продоль-
 поздних стадиях развития
 я в RS_1 (= M_1 Морган)
 S_1 направляется ряд мел-
 ахей R. Довольно полно
nia sp. (таб. V, рис. 3), но
 RS_1 , а также в некоторых
 одной п, так сказать, нор-
 яю, редко; у огромного же
 встречаемся обыкновенно
 жилков, в которые трахеи
 жилками, таких трахей не
 ными мелкими веточками
 трахей у одного предста-
 соседних жилков. Жилков-
 ми исключениями у *Chiro-*
 нно образом п, несомненно,
 венную трахею, является
 н), т. е. та жилка, которая
donata, где она получает
anisoptera). Далее, таким же
 и исключительно) жилки
 I и R, также часто оче-
 нно у M), и таким образом
 еацию мелкими веточками
 трахеизуется интеркаляр-
 мы сопоставим такой ма-
 ния, то без труда отметим

ту законность, что первыми теряют свою собственную трахею и на-
 чинают трахеизоваться мелкими веточками из соседних стволов все
 жилки, сделавшиеся «вставочными» (independent, intercalary, Schalt-
 sectoren и другие), т. е. потерявшими свое начало. Такими жилками,
 как известно, являются почти исключительно жилки выпуклые.
 Затем, у более специализованных групп, как у *Baetoidea*, но
 также и у *Siphonuridae* и некоторых *Ephemeridae* ослабевают и
 даже исчезают трахеи, идущие в M и R, т. е. уже в главные про-
 дольные, но непременно выпуклые жилки. Выше было сказано, что
 при утрате или даже ослаблении (как у R и M) трахей, про-
 никающих в жилку нормальным образом через основание, жилка эта
 начинает трахеизоваться мелкими веточками из соседних ветвей.

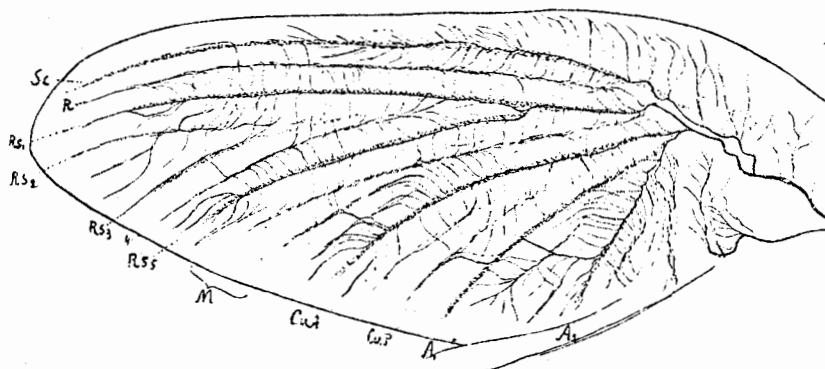


Рис. 11.

Трахеизация таких «вставочных» жилок однако гораздо разнообра-
 знее, так как в нее проникают веточки не только из соседних, но и
 из стволов, лежащих далее вперед и назад. Таким веточкам прихо-
 дится подчас проделать довольно длинный путь прежде чем попасть
 в нужную жилку. Очень нередко некоторые трахейные веточки,
 происходящие как из соседних стволов, так и стволов, распо-
 женных далее, становятся значительно сильнее других и принимают
 на себя главную задачу трахеизации: в таких случаях та или иная
 часть, иногда большая часть мелких трахейных веточек подвер-
 гается редукции. Нередки, наконец, случаи, когда возобладание по-
 лучает лишь одна трахея, которая и трахеизует почти исключи-
 тельно данную жилку (часть мелких веточек из соседних стволов
 все же остается). Способы трахеизации, как уже было отмечено
 выше, очень разнообразны вообще и подвержены сильной инди-
 видуальной изменчивости в частности. Та или иная жилка тра-
 хеизуется то только мелкими веточками, то также и более крупными;
 эти последние проникают то из ближних, то из дальних стволов
 и т. п. На распределение таких веточек влияет, очевидно, ряд без-

х imagines стрекоз, то у потен-
 ьерты жилкования и трахеиза-
 и можем рассматривать вместе

1, 1924.

численных мелких, не учитываемых ближе причин, т. е. другими словами, случай. Иногда, впрочем, тот или иной способ трахеизации нам понятен. У очень многих форм, как отмечено, трахея RS не продолжается в дистальную ветвь RS_1 , а заворачивает в RS_3 , RS_1 же трахеизуется мелкими ветвями. Явление это станет понятным, если мы вспомним, что рядом с RS_1 протекает трахейный ствол R, который и может снабдить ветвями RS_1 . Однако, где R исчезает, там трахея RS_1 обычно сохраняется. Морган, ища аналогии со стрекозами, обратила внимание на то, что у одного вида *Heptagenia*, да и то лишь у части экземпляров, трахея, снабжающая RS_1 (= RS_2 Морган), отделяется не от ствола RS, как обычно, а от R. Желая видеть в этом аналогию с *Odonata*, Морган заключила, что эта жилка и есть RS и что здесь мы имеем сохранение того перекреста трахей и жилки, который имел когда то место у поденок, как теперь у стрекоз¹³. Нечего много говорить о том, что для такого заключения, которое поддерживается теперь и Комстоком (3), нет достаточных оснований. У всех поденок вогнутая RS_3 нормальным образом трахеизуется из вогнутого же ствола RS (= M_1 Морган и Комстока), как это и должно быть, и только у *Heptagenia*, да и то у части экземпляров, самой сильной идущей сюда трахеей оказалась ветвь R. Принимая во внимание вообще необычайную изменчивость, капризность трахеации, можно ли придавать этому исключительно столь большое значение, чтобы заключать, что прежде так было у всех поденок и что у всех поденок RS внедряется в область медианы? Очевидно, такое заключение очень рискованно и подсказано было желанием провести полную аналогию со стрекозами. Однако Морган ошибается, полагая, что таким толкованием устанавливается полная аналогия со стрекозами, ибо ее RS у поденок есть жилка вогнутая и вполне отвечает такой же вогнутой жилке стрекоз, т. е. RS_3 , а не выпуклой и почти всегда имеющей характер *Schaltsector's* жилке RS_1 , которая и является, по представлению авторов, ветвью R, т. е., RS. Этой жилке в полной мере отвечает у поденок та жилка, также выпуклая и всегда вставочная, которую Морган обозначает как 1, а Комсток как IRS (*intercalary*). Если придавать значение подобным уклоняющимся случаям захождения трахейных стволов, то мы потеряем всякую почву под ногами в деле установления гомологии жилок. По изображению Морган (табл. V, рис. 7), у *Epeorus humeralis* жилка 1 снабжается в дистальной половине одной трахеей из M_2 . Почему в таком случае не считать жилку 1, т. е. RS_4 , лишь ветвью M_2 , т. е. нашу RS_5 , а основную часть ее за «мостик» (*bridge*)? У *Blasturus*, по тому же автору (табл. VI, рис. 27), срединная (промежуточная) жилка медианы трахеизуется одной трахеей, отделяющейся от RS_3 (= M_2 Морган). Почему не

¹³ Только у *Anisoptera*. Морган говорит, что перекрест был, несомненно, и у *Zygoptera*, но это чистая гипотеза, не имеющая фактических подтверждений и более чем сомнительная.

предположить, что жилку ветвью RS_3 вольны, чем перекрест.

Выше я отмечала трахеацию с характером трахеизации и жилки, которые утрачены или ослаблены в некоторых жилках и которые мелкие ветви не повсюду имеются, а имеются не только в типичный ветви, определенно выходя к вогнутой жилке R и M_1 , первоначальные собственные трахеи, но у других эти группы, как у *Blasturus* лишние жилки и в вогнутостей и собственные трахеи.

Указанные соотношения на функциональном плане, конечно, когда чередовались. Вставочные выпуклые RS_4 , RS_5 и отсутствия гофрирования различия нормально, т. е. жилки, концы они трахеации сохраняются у очень немногих ранних стадиях, как крылья все более жилки принимали.

¹⁴ В задних крыльях тором.

¹⁵ Я не хочу сказать, что стальные жилки были гомологичны таким жилкам, были неустойчивыми дования вогнутостей, прежде они трахеизовались. Этих добавочных ветвей

предположить здесь бывшего когда то перекреста и не считать эту жилку ветвью RS_3 , и т. д.? Такие предположения не более произвольны, чем первое предположение Морган.

Выше я отметил уже основную закономерность в соотношении трахеации с характером жилкования. Утратили нормальный способ трахеации и приобрели вторичную трахеацию те жилки, которые утратили нормальный способ отхождения от других жилок и сделались «вставочными» секторами, т. е., ослабившись в основании, утратили самое основание. Такими жилками и являются все выпуклые ветви, а также и некоторые мелкие вторичные дистальные вогнутые веточки. Правда, не повсюду выпуклые жилки-ветви превратились во «вставочные», а имеются исключения, впрочем очень редкие. Так, у *Palingenia* RS_1 отходит в передних¹⁴ крыльях нормально и не превратилась еще в типичный вставочный сектор. Однако и здесь эта жилка заняла определенно выпуклое положение и образовала в основании уступ к вогнутой жилке R. Этого оказывается достаточно, чтобы усвоена была вторичная трахеация. Главные жилки из числа выпуклых, R и M_1 , первоначально имели и сейчас еще у многих имеют свои собственные трахейные стволы, проникающие в них через основание: но у других эти трахеи ослабевают, а у наиболее специализованных группы, как у *Bactroidea*, напр., где мембрана очень утолщена, все лишние жилки выкинуты, а у оставшихся чередование выпуклостей и вогнутостей резко выражено до самого основания, там теряют собственные трахеи и главные, но выпуклые жилки M и R.

Указанные соотношения нам становятся понятными, если мы станем на функционально-историческую точку зрения. Было время, конечно, когда чередование выпуклостей и вогнутостей только еще намечалось. Вставочных секторов тогда еще не было¹⁵ и теперешние выпуклые RS_1 , RS_2 имели нормальное отхождение от R. В виду отсутствия гофрированности крыльев и различия в способах отхождения различных жилок все такие жилки получали свои трахеи нормально, т. е. через основание от более крупных трахей других жилок, концы они были ветвями. Такое приблизительно положение трахеации сохранилось до настоящего времени, как выше сказано, у очень немногих примитивных форм, да и то скорее на более ранних стадиях развития крыловых зачатков у имф. По мере того как крылья все более «механизовались», т. е. мембрана утончалась, жилки принимали, чередуясь, выпуклое и вогнутое положение,

¹⁴ В задних крыльях эта жилка является уже типичным вставочным сектором.

¹⁵ Я не хочу сказать этим, что все, даже самые мелкие неправильные дистальные жилки были первоначально нормальными ветвями, отходящими от других жилок. Такие мелкие веточки формировались на местах из первоначальной сети, были неустойчивы, неправильны, разнообразны и своего (вторичного) чередования вогнутостей и выпуклостей, как правило, не давали. Как теперь, так и прежде они трахеизовались мелкими веточками, вероятно, очень разнообразно. Этим добавочных вторичных ветвей я здесь не рассматриваю.

основная коленчатая часть жилок при переходе с вогнутого положения на выпуклое (напр., от R к RS₁) ослаблялась и, наконец, облитерировалась, нормальное проникновение трахеи через основание в выпуклые жилки-ветви все более и более затруднялось и, наконец, делалось невозможным, когда жилка теряла свое основание. Это положение дел переходило и на нимфу, где вообще сразу закладывается уже магистральное жилкование. Такие выпуклые жилки должны были приобретать трахейное снабжение каким либо иным способом. Надо сказать, что мелкие трахеолы у поденок и стрекоз (у нимфы и молодых imagoes) отделяются от продольных стволов очень густо и по поперечным жилкам обычно достигают и соседних стволов. Когда основные, собственные трахейные стволы стали ослабляться, взамен их стали усиливаться эти мелкие боковые веточки от соседних стволов и, в конце концов, функционально вполне заменили их. По причинам, ближе часто не учитываемым, те или иные ветви усиливались за счет других, а иногда оказывалась более выгодной почему либо трахеизация преимущественно одной трахеей, отходившей или от соседнего, или вовсе не соседнего ствола. Так как усиление тех или иных мелких трахей, при их многочисленности и первоначальном полном сходстве, зависит от тысячи мелких причин даже в одном онтогенезе, естественно, что вторичная трахеизация должна была быть, как и есть, очень разнообразной и изменчивой. В таких условиях при толковании жилкования придавать значение тому обстоятельству, что у такой то формы такая то жилка получает свою вторичную трахею не из соседнего ствола или не с того бока, откуда следует, не приходится. Таким мне представляется происхождение вторичной трахеизации у поденок; и если это представление справедливо для поденок, то оно справедливо и вполне приложимо и к стрекозам.

У стрекоз весь характер трахеизации крыльев и отношение трахеизации к жилкованию сохраняет в общем тот же характер, что и у поденок, только у стрекоз гораздо меньше разнообразия и гораздо больше устойчивости в трахеизации, чем у поденок. Собственная трахея R всюду сохраняется, что нам до известной степени понятно, если мы примем во внимание укорочение у стрекоз субкосты. В M также сохраняется своя трахея, хотя у *Zygoptera* она подчас сильно ослабляется. Выпуклые RS₂, RS₄ и A₁ обладают вторичной трахеизацией мелкими веточками от соседних трахей; через посредство поперечных снабжаются, разумеется, и мелкие добавочные дистальные продольные жилки. Меднапа у *Zygoptera* снабжается как собственной трахеей, так, в той или иной степени, и мелкими веточками от соседних жилок. RS₂, как и ряд других дистальных жилок как в области RS, так и M, снабжается мелкими трахеолями (см., напр., рис. 9), выпуклая же жилка RS₄ у *Zygoptera* трахеизуется таким образом лишь в основной половине, в дистальной же преимущественно (но не исключительно) одной значительной ветвью, отходящей от RS₃ (рис. 9). У *Anisoptera* та же RS₄ получает трахею из R, и даже основная

Rovno Russe d'Entom., XVIII, 1924.

часть этой жилки
обратно веточка
факта то заклю
дряющаяся в
Zygoptera, у ко
не наблюдалос
такой характер
в обоих подот
радиального се
утратили перв
образли вторич
двиших сюда и
способ трахеиз
в большей дист
отделяющаяся
или нескольких
частью в дист
удивительного
других в RS₄
только что ск
разнообразия,
спачала трахе
у одних групп
хейные ветви.
прос — трахеиз
частью сохран
хеолями (в основ
одной ветвью
на процесс ус
зало формиро
У *Anisoptera* м
как раз против
гораздо менее
деформациям,
трахея естестве
больше имеют
дистально леж
снабжается со
отхождения эт
дистальнее. С
Zygoptera им
точек отходе
пятым. Разли
подтверждает
вероятно, изме
трахеизации. Б
вание обоих и

часть этой жилки («мостик») трахеизуется, главным образом, идущей
обратно веточкой этой трахеи. Комсток и Нидхэм сделали из этого
факта то заключение, что жилка RS_4 есть на самом деле RS_3 , вне-
дряющаяся в область меднаны, и перенесли это заключение и на
Zygoptera, у которых подобного рода трахеации RS_4 однако никогда
не наблюдалось. С моей функционально-исторической точки зрения
такой характер трахеации RS_4 и, в особенности, несходство его
в обоих подотрядах делается в общем понятным. Выпуклые ветви
радиального сектора, а также A_1 , по тем же причинам как у поденок,
утратили первичный нормальный способ получения трахей и при-
обрели вторичную трахеацию за счет усилившихся, по частью захо-
дивших сюда и раньше мелких веточек от соседних стволов. Такой
способ трахеации сохранился в основной части RS_4 *Zygoptera*, но
в большей дистальной половине получила преобладание одна трахея,
отделяющаяся от RS_3 . Получение преобладания какой-нибудь одной
или нескольких ветвей над другими у стрекоз, как и у поденок, встре-
чается в дистальных продольных жилках нередко, и ничего нет
удивительного в том, что одна из таких трахей усилилась за счет
других в RS_4 . Первоначально, когда современный тип трахеации
только что складывался, здесь имело место, вероятно, значительное
разнообразие, как и у поденок. Утратив свою трахею, RS_4 получила
сначала трахеолы, конечно, как из соседних стволов, так и из R, и
у одних групп получала преобладание одни, у других другие тра-
хейные ветви. В конце концов установилась — почему, это другой во-
прос — трахеация RS_4 у *Anisoptera* из R, у *Zygoptera* частью из RS_3 ,
частью сохранился более ранний способ снабжения мелкими тра-
хеолами (в основной половине). Почему установилась трахеация RS_4
одной ветвью из R или RS_3 (почти), сказать трудно, но, думается,
на процесс усвоения такой трахеации значительное влияние ока-
зало формирование прочного опорного пункта спереди, узелка (*nodus*).
У *Anisoptera* место отхождения от трахей R ветви в RS_4 приходится
как раз против узелка. В области узелка крыло, несомненно, прочнее,
гораздо менее способно сгибаться и подвергаться другим случайным
деформациям, чем в дистальной части. Отходящая в этом месте от R
трахея естественно более защищена в своем основании, а потому и
больше имела шансов сохраниться и усилиться, чем другие, более
дистально лежащие ветви от соседних стволов. У *Zygoptera* RS_4
снабжается совсем другой трахеей, именно из RS_3 , но и здесь место
отхождения этой трахеи лежит недалеко от узелка, хотя несколько
дистальнее. Следует однако принять во внимание, что в флогенезе
Zygoptera имело место отступление узелка к основанию, и расхождение
точек отхождения трахей от RS_4 и узелка становится при этом по-
нятным. Различие между обоими подотрядами в трахеации RS_4 лишь
подтверждает мое представление о первоначальном разнообразии и,
вероятно, изменчивости устанавливавшейся у стрекоз вторичной
трахеации. Было бы странно, если бы у столь различных по жилко-
ванию обоих подотрядов установилась тождественная трахеация RS_4 .

Русск. Энтом. Обзор., XVIII, 1924.

Несомненно, вторична трахеация п A_1 . Трахеация эта в общем сходна в обоих подотрядах, но имеются и некоторые, довольно непостоянные, впрочем, различия. Трахеация крыльев стрекоз отличается в общем от таковой поденок устойчивостью; однако эта устойчивость не так велика, как это часто думают, и вариации, притом серьезного характера, встречаются и у *Anisoptera*. Я не занимался этим вопросом специально; укажу лишь, что из числа четырех молодых имъ *Aeschna* sp., взятых вместе осенью 1923 года из одного прудка под Лахтой, у одной трахеация оказалась аномальной в следующем отношении. На переднем левом крыле трахея R за узелком отделяет спящую трахею, которая тотчас делится еще на три, входящих в RS_4 , RS_3 и RS_1 . Только RS_3 трахенуется здесь из трахей медианы. На правом заднем крыле трахея, снабжающая

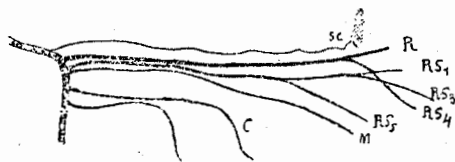


Рис. 12.

нашу M (M_1 автором), оказывается самостоятельной до самого основания и отходящей лишь совсем рядом с трахеей RS (рис. 12). Последняя вариация особенно интересна, показывая, что отхождение трахей M от общего ствола

RS—M есть, может быть, результат вторичного слияния основания трахей M с таковой RS.

Итак, рассмотрение трахеации крыльев стрекоз и поденок с функционально-исторической точки зрения приводит нас к заключению, что особенности ее выработались в связи с приобретением характерных для этих групп черт, чередования вышуклых и вогнутых жилок и превращения вышуклых (преимущественно) во «вставочные» секторы. Черты эти характерны для этих двух современных групп, а из ископаемых еще лишь родственными им *Triplosobidae*, *Protodonata* (отчасти), некоторым *Megasecoptera* и, повидимому (см. выше), некоторым *Palaeodictyoptera*.

Изучение отношений югальной области к остальной части крыла привело меня в другой работе (7) к заключению, что *Insecta Pterygota* рано, вероятно, в нижнем карбоне, распались на две ветви, пошедших по разным путям эволюции, — *Palaeoptera* (*Palaeodictyoptera*, *Megasecoptera*, *Agnatha* и *Odonata* с их карбоновыми родственниками) и *Neoptera* (остальные *Pterygota*, в покое складывающие крылья крышеобразно на спине). Мое изучение жилкования и трахеации крыльев стрекоз и поденок подтверждает это заключение, так как по крыльям обе эти группы во многом сходны еще с *Dictyonuridae*, *Triplosobidae* и другими типичными членами *Palaeoptera*.

В заключение я хотел бы поставить еще один вопрос. Чем объяснить, что от когда то богатой и разнообразной группы *Palaeoptera* до настоящего времени дожили лишь *Agnatha* и *Odonata*, а другие, частью высоко-развитые, группы вымерли? Я думаю, что

при обсуждении этого важного органа, как крыла. Конечно, крылья совершеннее, чем крылья их предков. Они утратили множество жилок предков (в том числе и свою форму (поденки и т. д., вообще, сильно объясняют выживание механического совершенства групп, особенно *Megasecoptera* и *Protodonata* в отношении особенно как и другие упомянутые, точно, и нужно еще что-то примитивных форм, например поденок и стрекоз, а с специализированных родов и другими некоторые сильно редуцировалось. Многие *Dictyonuridae*.

У *Protodonata* количество жилок возросло, но относительно положение их ветвей сильно изменилось. С подобными же ветвей мы встречаемся и в *Anisoptera* и поденки на разные специализации. Начальные относительно положение их ветвей (особенно и первобытную форму крыла примитивных черт и сдвинулись и поденок не сделались. В первых группах. Слишком с утратой основных признаков, например, у *Megasecoptera* сильно сужает потенциалности и приводит к вымиранию, в вымиранию.

Итак, изучение жилкования и трахеации крыльев *Odonata*, являющихся самыми живыми от примитивных и не имеющих ничего общего

¹⁰ *Plecoptera* должны быть *Orthopteroidea*. Подобный вид

при обсуждении этого вопроса нам нельзя упускать строения столь важного органа, как крылья.

Конечно, крылья современных стрекоз и поденок гораздо совершеннее, чем крылья их далеких предков, подобных *Dictyonuridae*. Они утратили множество ненужных с механической точки зрения жилок предков (в том числе даже главные ветви M или Cu), изменили свою форму (поденки), приобрели (стрекозы) столь ценные механические структуры, как треугольник и прилегающие к нему части и т. д., вообще, сильно механизовались, но этим вряд ли еще можно объяснить выживание этих двух групп, так как очень большого механического совершенства достигли крылья и многих вымерших групп, особенно *Megaseoptera*, *Protodonata* и многих специализованных родов и семейств *Palaeodictyoptera*. *Megaseoptera* в этом отношении особенно далеко ушли и тем не менее рано вымерли, как и другие упомянутые группы. Очевидно, всего этого недостаточно, и нужно еще что то другое. Сравнивая с крыльями наиболее примитивных форм, напр., с *Dictyonuridae*, с одной стороны, крылья поденок и стрекоз, а с другой, *Megaseoptera*, *Protodonata* и более специализованных родов *Palaeodictyoptera*, мы находим между теми и другими некоторые определенные отличия. У *Megaseoptera* так сильно редуцировалось жилкование, что крылья их уже мало напоминают *Dictyonuridae*.

У *Protodonata* количество продольных жилок, наоборот, чрезвычайно возросло, но относительные размеры систем RS, M, Cu и расположение их ветвей сильно уклонилось от того, что мы имеем у *Dictyonuridae*. С подобными же изменениями в размерах и расположении ветвей мы встречаемся и у многих *Palaeodictyoptera*. Стрекозы (особенно *Anisoptera*) и поденки, наоборот, отличаются тем, что, несмотря на разные специализации, они в значительной мере сохранили первоначальные относительные размеры главных систем жилок и расположение их ветвей (особенно RS!). Стрекозы *Anisoptera* сохранили и первобытную форму крыла. Вот такого рода сохранность основных примитивных черт и сделала то, что специализации крыльев стрекоз и поденок не сделались для них роковыми, как это имело место для первых групп. Слишком ранняя и быстрая специализация, с утратой основных примитивных черт предков, как это мы имеем, напр., у *Megaseoptera*, *Protodonata* и других, неизбежно сильно сужает потенции дальнейшей эволюционной изменчивости и приводит такие группы в тупик развития и, следовательно, к вымиранию.

Итак, изучение жилкования двух современных отрядов — *Agnatha* и *Odonata*, являющихся, по моему мнению, ветвями, рано отделившимися от примитивных форм очень подобных *Dictyonuridae* и не имеющих ничего общего с *Neuroptera* или *Plecoptera*¹⁶, привело

¹⁶ *Plecoptera* должны быть включены, по моему мнению, в состав надотряда *Orthopteroidea*. Подобный взгляд высказал ранее Lameere (1917).

меня между прочим к заключению, что у стрекоз и поденок некоторые характерные черты жилкования и расположения жилок (особенно RS, отчасти M, анальных жилок) *Dictyoneuridae* сохранились лучше, чем у многих *Palaeodictyoptera* или *Megasecoptera*, у которых жилкование слишком специализировалось и частью редуцировалось.

Май 1923.

P. S. — Моя работа находилась уже в редакции Русского Энтомологического Обозрения, когда был получен номер журнала *Psyche* (XXX, 1923, № 3—4) со статьей Aug. Lameere'a, «On the wing venation of insects». В этой небольшой, но очень содержательной и интересной статье автор обсуждает, главным образом, жилкование *Palaeodictyoptera*, стрекоз и поденок и во многом приходит к тем же самым заключениям по вопросам интерпретации их жилкования, к каким пришел и я. В трактовке RS у стрекоз и поденок мы сходимся вполне, если не касаться терминологии. Медiana поденок и по Ламееру отвечает задней ветви (наша MP) *Triplosoba* и т. д., а медiana стрекоз, по этому автору, есть MA (моя терминология). Исходя из сравнения с *Protodonata*, я теперь вполне разделяю это представление, по которому стрекозы утратили MP. В трактовке кубитуса мы сходимся не во всем, так как утверждение Ламеера, что и поденки потеряли CuA подобно стрекозам, для меня представляется не вполне доказанным. Я не буду здесь касаться жилкования разных других групп и отмечу лишь то, что представления автора о близости *Hemiptera*, через *Eugereon*, к *Palaeodictyoptera*, мне представляются мало убедительными. По моему мнению, жилкование у *Eugereon* построено вполне по типу *Palaeodictyoptera* и далеко от типа *Hemiptera*. *Eugereon* вместе с некоторыми другими формами представляет собою лишь одну из ветвей *Palaeodictyoptera*, и его вряд ли можно приводить в связь с *Hemiptera*, которые представляют собою совсем другой ствол и относятся к моему отделу *Neoptera*, очень рано обособившемуся от отдела *Palaeoptera*, куда и должен быть отнесен *Eugereon* Dohrn. Ко всем этим вопросам я еще надеюсь вернуться.

Осень 1924 г.

En 1898 et 1899 Comstock et Needham ont proposé une explication originale de la nervuration des ailes des Odonates, basée sur leur trachéation nymphale. La nervuration des Éphémères ces auteurs expliquaient d'abord tout-à-fait autrement, mais, après le travail de Miss A. Morgan, qui en 1912 a essayé de rapprocher leur nervuration au type de celle des Odonates, Comstock en 1918 a adopté son point de vue. D'après cette dernière interprétation la nervuration des Odonates et des Agnathes diffère beaucoup de celle des autres ordres, y compris les Protodonates, les Protéphémères et les Paléodictyoptères. Je crois que dans les études des homologues des nervures on doit principalement se baser sur la nervuration, mais faire aussi compte de

Revue Russe d'Entom., XVIII, 1924.

la fonction des nervures, qui est inévitablement au premier plan. Puis ces modifications de la trachéation des ailes sont inadéquates ou fausses chez les Odonates et des Agnathes.

La nervuration des ailes de celle des Agnathes ne peut être interprétée que comme celle des Triplosobes. Mais chez les Paléodictyoptères l'absence (la perte) de la nervure CuP est le même caractère que chez les Odonates et les Agnathes. Les nervures des Odonates et les Agnathes sont moindres. La nervuration est comparable à celle des Triplosobes et des Paléodictyoptères. La nervure CuP des Agnathes forme un caractère toujours la nervure CuP et le Cu₁ (des autres) (CuP) des Agnathes chez les Odonates. La nervure correspondante correspondamment elle correspondamment.

Les nervures des ailes sont presque toujours dans l'intervalle étroit entre R et M. Ces dernières sont des nervures de substitution une fois obtenues de ces nervures de substitution. Cette partie fut inévitablement demandée à la trachéation. Elle a subi le même sort que les autres. Entre R et M de la nervure il y a quelques Agnathes et des Odonates. Les nervures transversales basales des Odonates le sont et avec la M est séparée.

Dans la trachéation on découvre plusieurs nervures.

C'est, à la partie principale, des nervures convexes principales partant des troncs des branches trachéales. Ce phénomène peut être expliqué par des concavités et des portions basales.

екоз и поденок неко-
ложения жилкок (осо-
meuridae сохранялись
aseoptera, у которых
ю редуцировалось.

акции Русского Энто-
номер журнала Psyche
еере'a, «On the wing
чень содержательной
образом, жилкование
том приходит к тем же
акции их жилкования,
оз и поденок мы счи-
т. Медпана поденок и
P) *Triplosoba* и т. д. а
терминология). Исходя
те разделяю это пред-
В трактовке кубитуса
ние Ламеера, что и
ия меня представляется
сь жилкования разных
ения автора о близости
а, мне представляется
жилкование у *Eugeneo*
далеко от типа *Hemi-*
формами представляет
и, и его вряд ли можно
представляют собою совсем
optera, очень рано обо-
и должен быть отнесен
еще надеюсь вернуться.

m ont proposé une expli-
des Odonates, basée sur
s Éphémères ces auteurs
mais, après le travail de
approcher leur nervuration
1918 a adopté son point
la nervuration des Odo-
celle des autres ordres.
s et les Paléodictyoptères.
es des nervures on doit
mais faire aussi compte de

la fonction des nervures et surtout des modifications qu'elles subissent inévitablement au cours de leur évolution sous l'influence de la fonction. Puis ces modifications se manifestent ou se réfléchissent dans la trachéation des ailes, mais ce réfléchissement est souvent tout-à-fait inadéquat ou faux, ce que nous observons justement dans les ailes des Odonates et des Agnathes.

La nervuration des Agnathes contemporains ressemble tellement celle des Agnathes permieniens et des Triplosobes de Handlirsch, qu'on ne peut l'interpréter autrement qu'en la comparant avec celle des Triplosobes. Mais cette dernière, à son tour, ressemble beaucoup celle des Paléodictyoptères plus primitifs et diffère principalement par l'absence (la perte) de la médiane antérieure (MA). Le RS a conservé le même caractère et possède quatre branches. Les ailes des Anisoptères sont moins spécialisées que celles des Zygoptères, et leur nervuration est conforme en quelques caractères principaux à la nervuration des Triplosobes, des Dictyoneurides et de quelques autres Paléodictyoptères. Le Cu est concave et comme chez la plupart des Agnathes forme une saillie, en arrière de laquelle il touche presque toujours la nervure suivante convexe qui est, sans doute, l'A₁. Le Cu et le Cu₁ (des auteurs) des Odonates correspondent au Cu postérieur (CuP) des Agnathes et des Dictyoneurides. Le CuA est absent (reduit) chez les Odonates. Leur M est simple, et il n'est pas clair, si cette nervure correspond au MA ou au MP des Triplosobes; mais probablement elle correspond au MA.

Les nervures «indépendantes» (Schaltsectoren des auteurs allemands) sont presque toujours convexes. Leur origine entre toujours dans l'intervalle étroite parmi deux nervures voisines et est convexe, quand ces dernières sont concaves, ou rarement, au contraire. Cette disposition une fois obtenue, la signification mécanique de la partie basale de ces nervures «intercalaires» devint négligeable ou nulle, et cette partie fut inévitablement soumise à la réduction. L'économie du matériel demandait le même résultat. Le RS des Odonates et des Agnathes a subi le même sort. Sa partie basale entrant dans l'intervalle étroite entre R et M devenait faible et enfin disparut; elle est conservée chez quelques Agnathes; chez les autres elle se réunit par une des nervures transversales basales au R ou, beaucoup plus souvent, à la M. Chez les Odonates le RS se réunit partout avec la M, mais ce mode de fusion avec la M est secondaire, comme chez les Agnathes.

Dans la trachéation des ailes des Agnathes et des Odonates on découvre plusieurs traits anormaux.

C'est, à la première place, la trachéation de quelques nervures, convexes principalement, qui est produite par des trachéoles nombreuses partant des troncs voisins, parfois par deux ou trois, parfois par une branche trachéale, partant du tronc voisin ou plus éloigné. Ce phénomène peut être regardé comme résultat d'acquisition de l'alternance des concavités et des convexités de la membrane alaire et de la perte des portions basales des «intercalaires». Ces dernières ne pouvant

Русск. Энтох. Обзор., XVIII, 1924.

déjà obtenir leur trachées normalement, de leur bases, commencent à se trachéiser par un nombre des trachéoles-branches des troncs-voisins et non voisins. Parfois une de ces trachéoles obtient une prédominance. Les détails de ce mode de trachéation sont, et étaient autrefois, très différents et très variables chez différents genres et familles des Agnathes. Ainsi, la trachéisation de RS_1 par une branche du R chez les Anisoptères et par une branche du RS chez les Zygoptères ne doit point sembler comme extraordinaire: la trachéisation de cette nervure était auparavant très variée, et il n'y a rien d'étonnant que le mode de sa trachéation secondaire devint différent chez ces deux sousordres des Odonates.

Ainsi, la trachéation s'adaptait dans son évolution aux changements que la nervuration a subis pendant un procédé phylétique de la perfection mécanique. Dans ses traits essentiels la nervuration des Agnathes et des Odonates ressemble beaucoup celle des Dictyoneurides et quelques autres Paléodictyoptères.

Paléodictyoptères, Megaséoptères, Protohémiptères, qui sont en effet une branche des Paléodictyoptères spécialisés, Protodonates et Protéphéméroïdes de Handlirsch, ainsi que les Odonates et les Agnathes, constituent une division des insectes Ptérygotes, «*Palaeoptera*» mihi, très différente par rapport d'une autre — «*Neoptera*» mihi, qui contient tous les autres ordres des Ptérygotes. Le reste des «Pseudoneuroptères» n'a rien de commun avec les Odonates et les Agnathes. L'ordre des Plécoptères, d'après la nervuration, doit être placé dans le susordre des Orthoptéroïdes.

I. A. G.
Akad. Nat.
Entwickelung
stock, J. T.
J. The wing
5. Eaton.
Trans. Linnean
Insekten m
тынов, А.
Русск. Зоол.
wing-veins
A venation
10. Needham
Nat. Mus.
das Flügelg
Über Ontogenese
XXVIII, 13
XXII, XXI
concerning
New South
wing venation
gidae. Proc.
wing-veins of
I, 1906. —
Platyphylax
Burrowing m
1917—1918.

Рис. 1.
реднее крыло
Brongn. —
Gomphus discolor
dislocata Brongn.

Цитированная литература.

1. Adolph, G. Über Insectenflügel. Nova Acta Leopold.-Carol. Deutsch. Akad. Naturf., XLI, 1880. — 2. Brauer und Redtenbacher, J. Ein Beitrag zur Entwicklung des Flügelgeäders der Insecten. Zool. Anz., XI, 1888. — 3. Comstock, J. The wings of insects. Ithaca, 1918. — 4. Comstock, J., and Needham, J. The wings of insects. American Natur., XXXII and XXXIII, 1898—1899. — 5. Eaton, M. A revisional monograph of recent Ephemeroidea or may-flies. Trans. Linn. Soc. London, (2), III, 1883. — 6. Handlirsch, A. Die fossilen Insekten und die Phylogenie der rezenten Formen. Leipzig, 1906—1908. — 7. Мартынов, А. (Martynov, A.). О двух типах крыльев насекомых и их эволюции. Русск. Зоол. Журн. Москва, 1924. — 8. Morgan, Anna. Homologies in the wing-veins of may-flies. Annals Ent. Soc. Amer., V, 1912. — 9. Munz, Ph. A venational study of the suborder Zygoptera. Mem. Amer. Ent. Soc., III, 1919. — 10. Needham, J. A genealogic study of dragonfly wing venation. Proc. U. St. Nat. Mus., XXVI, 1903. — 11. Redtenbacher, J. Vergleichende Studien über das Flügelgeäder der Insecten. Ann. K. K. Naturhist. Hofmus., I, 1886. — 12. Ris, F. Über Ontogenese der Flügeladerung bei den Libellen. Mitt. Schweiz. Ent. Ges., XXVIII, 1916. — 13. Sellards, E. Types of permian insects. Amer. Journ. Sci., XXII, XXIII, XXVII, 1906, 1907, 1909. — 14. Tillyard, R. On some problems concerning the development of the wing-venation of Odonata. Proc. Linn. Soc. New South Wales, XXXIX, 1914. — 15. Tillyard, R. On the development of the wing venation in Zygopterous dragonflies, with special reference to the Calopterygidae. Proc. Linn. Soc. New South Wales, XL, 1915. — 16. Woodworth, C. The wing-veins of insects. Univ. Calif. Publ., Agric. Exper. Station, Techn. Bull., Ent., I, 1906. — 17. Marshall, W. The development of the wings of a caddis-fly, *Platyphylax designatus* Walk. Zeitschr. Wiss. Zool., CV, 1913. — 18. Needham, J. Burrowing may-flies of our larger lakes and streams. Bull. Bureau Fish., XXXVI, 1917—1918.

Объяснения рисунков.

Рис. 1. Крыло (заднее?) *Polioptenus elegans* Goldenberg — Рис. 2. Переднее крыло *Eumecoptera laxa* Gold. — Рис. 3. Крыло *Triplosoba pulchella* Brongn. — Рис. 4. Крылья *Hexagenia bilineata* Say. — Рис. 5. Переднее крыло *Gomphus descriptus*. — Рис. 6. Основная часть заднего крыла *Heterophlebia dislocata* Brodie et Westw. — Рис. 7. Основание заднего крыла *Phyllopetalia*

Русск. Энтом. Обзор., XVIII, 1924.

apicalis Selys. — Рис. 8. Крыло *Protomyrmeleon brunonis* Geinitz. — Рис. 9. Трахеация крыла нимфы *Lestes rectangularis* Say. — Рис. 10. Заднее крыло *Palingenia longicauda* Oliv. По Итону (5). — Рис. 11. Трахеация зачатка переднего крыла взрослой нимфы представителя *Hexagenioidea* Ulm. (оригин.). — Рис. 12. Аномальная трахеация зачатка заднего крыла нимфы *Aeschna* sp. (оригин.).

Рисунки 1, 2, 3, 6 и 8 по Гандльршу (6); рис. 4 по Нидхэму (18); рис. 5, 7 и 9 по Нидхэму (10).

К биологии
ranus Sa

Sur la biologie
ranus S

Соссюру, в
был известен те
Андре, резко отл
не обратил бы в
в окрестностях се
вым были пойма
гнездования сам
дают с описания
отличны от тех,
нужно подчерки
один и тот же о
окрашенного в
было бы счастье
рого приводит та
tus экземпляров,
вого экземпляром
Академии Наук,
считает *P. chevri*
сказанного я пр
подлинной *chevri*