

УДК 595.734

Н. Ю. Клюге

РЕВИЗИЯ РОДОВ СЕМ. НЕПТАГЕНИИДАЕ (EPHEMEROPTERA).
 I. ДИАГНОЗЫ ТРИБ, РОДОВ
 И ПОДРОДОВ ПОДСЕМ. НЕПТАГЕНИИНАЕ

[N. YU. KLUGE. REVISION OF GENERA OF THE FAMILY HEPTAGENIIDAE (EPHEMEROPTERA).
 I. DIAGNOSES OF TRIBES, GENERA AND SUBGENERA OF THE SUBFAMILY HEPTAGENIINAE]

В настоящее время разделение подсем. *Heptageniinae* на роды является недостаточно обоснованным. Разными авторами выделяется от 25 до 40 родов, характеризующихся признаками строения имаго и личинок. При этом для имаго рассматривается лишь несколько признаков, которые используются сейчас как родовые: это пропорции частей ног (в современных определительных таблицах используются отношения длин 1-го и 2-го члеников лапки и отношения длин лапки и голени передней и задней ног самца), строение пениса, расстояние между глазами самца, жилкование крыльев. Однако пропорции частей ног могут очень сильно различаться у близкородственных видов или даже у особей одного вида. В то же время возможное разнообразие пропорций частей ног очень невелико, так как это одномерный признак, поэтому одинаковые пропорции могут быть у неродственных видов. Например, пропорции частей ног не позволяют различать естественные группы *Stenonema*, *Stenacron*, *Kageronia*, *Ecdyonurus*, *Rhithrogena* (s. str.), *Cinygmula*, *Epeorus* и *Cinygma*, поскольку во всех этих группах есть виды с пропорцией частей ног, соответствующей диагнозу *Cinygma* (Eaton, 1883—1888, и др.). Расстояние между глазами самца — также одномерный признак и имеет тот же недостаток. Гениталии самцов поденок имеют очень простое строение и обычно очень разнообразны у разных, иногда близко родственных видов; их строение во многих случаях является хорошим видовым признаком, но оно не позволяет разделять более крупные естественные группы. Лишь некоторые небольшие группы видов могут быть выделены по строению пениса. Имевшиеся попытки использовать для разделения родов подсем. *Heptageniinae* жилкование крыльев были малоуспешными, поскольку количество и расположение поперечных жилок отличаются большой индивидуальной изменчивостью, а положение продольных жилок почти постоянно у всех *Heptageniinae*.

В отличие от использования признаков имаго, использование признаков личинки (особенности строения ротового аппарата, жабр и др.) позволяет не только идентифицировать виды, но и выделять четко очерченные естественные группы различного ранга. Поэтому в настоящей работе диагнозы всех групп приводятся в первую очередь для личиночной стадии.

Некоторые четкие имагинальные признаки, характеризующие естественные группы, обнаружены нами в строении груди. До настоящего времени они не использовались в систематике сем. *Heptageniidae*. Эти признаки позволяют различать естественные группы, которые могут быть также охарактеризованы по признакам личинок. В настоящей работе таким группам присвоен родовой ранг. Более мелкие группы, диагностируемые только по признакам личинок, рассматриваются в ранге подродов. Это сделано для того, чтобы было возможным определение до рода и имаго, и личинок.

Диагноз по признакам личинок. Ротовой аппарат скребущего типа: нижняя губа с очень крупным ментумом, включающим очень толстые аддукторы лабиальных щупиков; лабиальные щупики 2-члениковые, первый членик очень толстый, с толстым веерообразным флексором второго членика (рис. 3); второй членик со скребком из многочисленных изогнутых щетинок на внешне-вентральной стороне и с продольным изогнутым склеротизованным ребром (рис. 10, 13, 23).

Диагноз по признакам имаго. Паракоксальный шов около заднего края эпистернума (рис. 70, 71; сравнить с рис. 72, 73). Лапки явственно 5-члениковые. Переднее крыло обычно с 2 парами *ICu*, из которых задняя пара длиннее (рис. 94), редко с 1 парой *ICu* (рис. 93). На переднем крыле *RSA*₂ начинается проксимальнее *IRSA*, соединена с *RSA* кривой поперечной жилкой (рис. 94; сравнить с рис. 95). 2 хвостовые нити.

Триба **HEPTAGENINI** Needham, 1901

Lestage, 1917 (*Heptageniinae*, partim).

Диагноз (только по признакам личинок): I. Максиллярный щупик слабо специализирован: обе мышцы, находящиеся в первом членике, примерно одинаковой толщины, апикальные щетинки не образуют скребка (рис. 30—32). II. Жабры подвижные: живые личинки могут совершать ими быстрые ритмические респираторные движения.

Дополнительная характеристика личинок. Верхняя губа расширена, с более или менее развитыми латеральными выростами. Максиллярный щупик с явственным рудиментом третьего членика (рис. 30, 31). Суперлингва гипофаринкса изогнута в стороны (рис. 1, 9, 12, 16, 20, 27). Все щетинки на дорсальной поверхности второго членика лабиального щупика простые, прижатые (рис. 2, 3). Хвостовые нити с мутовками крепких щетинок на задних краях члеников (рис. 64—66).

Род **HEPTAGENIA** Walsh, 1863

Bogoescu, Tabacaru, 1962 : 286—289 (диагноз по личинкам); Клюге, 1980 : 568 (диагноз по личинкам).

Типовой вид *Palingenia flavescens* Walsh, 1862

Диагноз по признакам личинок: 1) щетинки на вентральной поверхности максиллы образуют ряд (рис. 30); 2) максиллярный щупик слабо специализирован (рис. 30); 3) суперлингва гипофаринкса апикально изогнута в стороны (рис. 9, 12, 16, 20); 4) щетинки на дорсальной поверхности второго членика лабиального щупика простые; 5) бедра без правильного ряда длинных крепких щетинок на заднем крае (рис. 45—47); 6) жабры подвижные; 7) края жабр без шпиков; 8) 3 хвостовые нити; 9) членики хвостовых нитей с мутовками крепких щетинок на заднем крае.

Дополнительная характеристика личинок. Зубцы мандибул обычно тонкие, апикальные зубцы левой и правой мандибул с 3 зубчиками, обычно более или менее сближенными у вершины, и с рядом зубчиков на внутреннем крае (рис. 24); реже зубцы крепкие, иной формы. Мандибула с равновеликими зубцами (обычно это левая мандибула) и длинной одиночной щетинкой перед зубцами, обе мандибулы с длинным рядом коротких щетинок на внутреннем крае. Максилла с гребенчатыми щетинками или их рудиментами на апикальном крае, вентральный ряд щетинок параллелен внутреннему краю, у вершины слегка загибается латерально. Рудимент третьего членика максиллярного щупика маленький, обычно изогнутый (рис. 30).

Диагноз по признакам имаго: 1) в передней части мезонотума явственный поперечный шов, резко изогнутый в местах соединения с медиальными парапсидными бороздами (рис. 88, 89); 2) в задней части мезонотума латеральные парапсидные швы не изогнуты в стороны, оканчиваются около медиальных парапсидных борозд (как на рис. 84, 85, 88); если латеральные парапсидные швы изогнуты в стороны [*H. (Stenonema) terminatum*], то они короткие и не достигают оснований задних тергококсальных мышц — *Tcxm* 4 (рис. 89); 3) простернум с явственным поперечным гребнем, отделяющим базистернум от фуркастернума (рис. 80, 81); 4) медиальная ложбинка фуркастернума среднегруди сильно сужается спереди, заднегрудной нервный ганглий находится в ее задней части (рис. 74, 75).

Подрод *Kageronia* Matsumura, 1931

Imanishi, 1936 : 540 (*Heptagenia* — диагноз по личинкам).

Типовой вид *Kageronia suzukiella* Matsumura, 1931 (младший синоним *Heptagenia kihada* Matsumura, 1931).

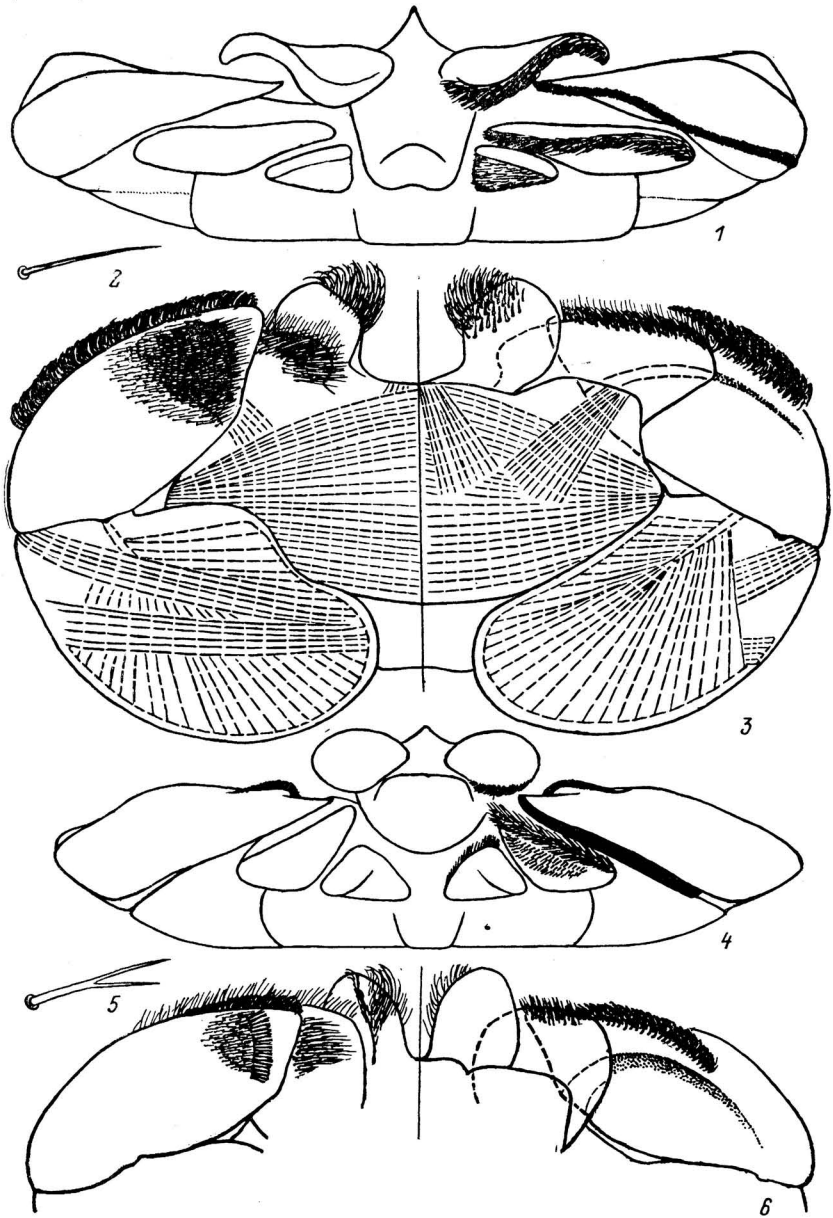


Рис. 1—6. *Heptageniinae*. Личинка, нижняя губа.

1, 4 — нижняя губа и гипофаринкс (апикально); 2, 5 — щетинка дистального ряда на дорсальной поверхности второго членика лабиального щупика; 3, 6 — нижняя губа: дорсально (слева) и вентрально (справа). 1—3 — *Ecdyonurus venosus*; 4—6 — *Rhithrogena (Rhithrogena) iridina*.

Диагноз (только по признакам личинок): а) суперлингва гипофаринкса слабо изогнута в стороны (рис. 9); б) глоссы полукруглые, дорсальное ребро удалено от медиального (рис. 7, 8); в) на втором членике лабиального щупика поле скребущих щетинок оканчивается на расстоянии от конца склеротизованного ребра (рис. 10); г) бедра без длинных волосков по всему заднему краю, с короткими волосками лишь в дистальной

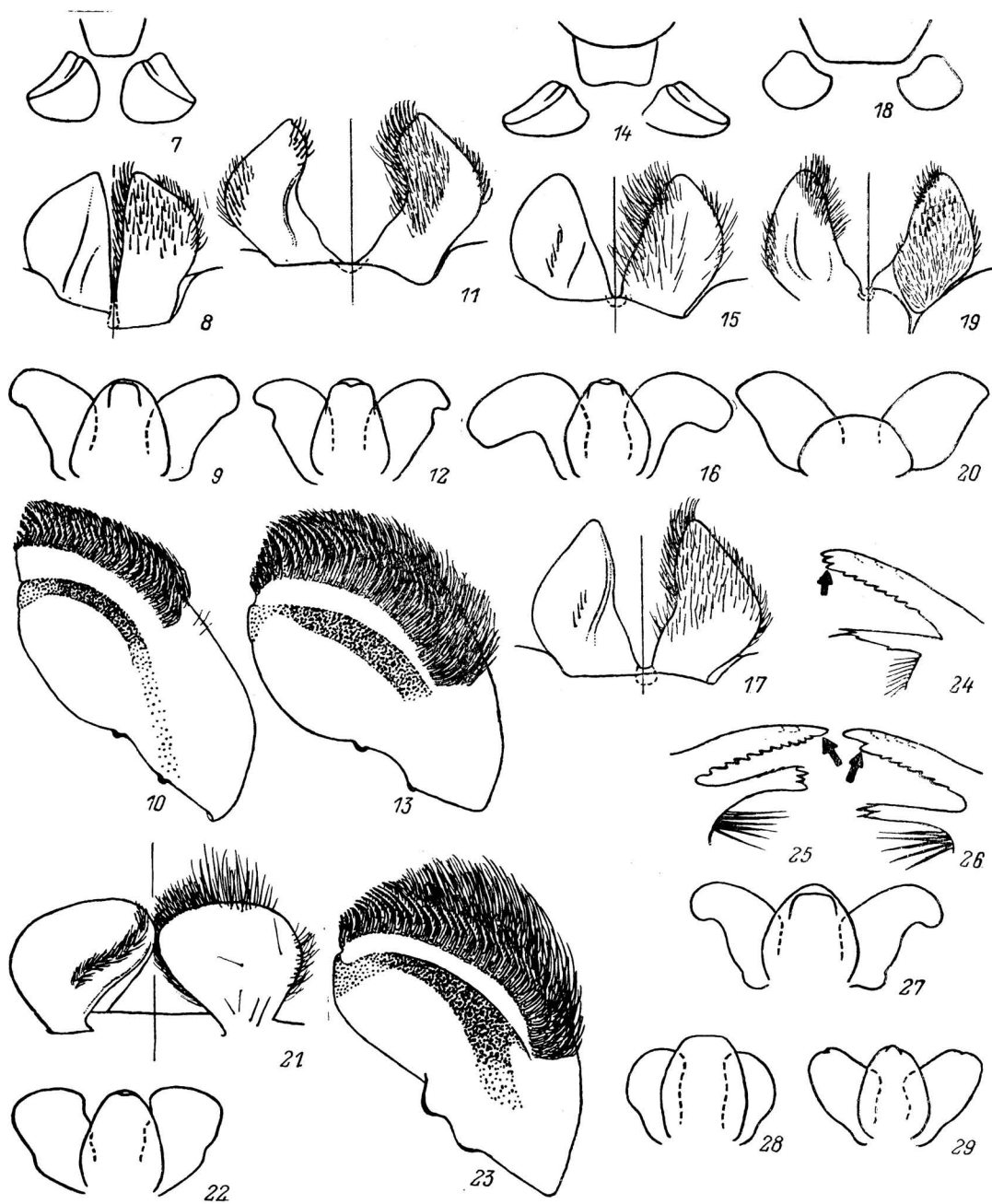


Рис. 7—29. *Heptageniinae*. Личинка, ротовые части.

7, 14, 18 — глоссы и вентральная сторона лингвы (апикально); 8, 11, 15, 17, 19, 21 — глоссы: дорсально (слева) и вентрально (справа); 9, 12, 16, 20, 22, 27—29 — гипофаринкс (вентрально); 24, 26 — зубы правой мандибулы (дорсально); 25 — зубцы левой мандибулы (дорсально); 10, 13, 23 — второй членик лабиального щупика (вентрально). 7—10 — *Heptagenia* (*Kageronia*) *fuscogrisea*; 11—13 — *H.* (*Heptagenia*) *flava*; 14—16 — *H.* (*Stenonema*) *integrum*; 17 — *H.* (*Stenacron*) sp.; 18—20 — *H.* (*Dacnogenia*) *coerulans*; 21—23 — *Cinygmula* *lyriformis*; 24 — *Heptagenia* (*Heptagenia*) *sulphurea*; 25—27 — *Ecdyonurus* *kibunensis*; 28 — *Rhithrogena* (*Cinygmula*) sp.; 29 — *Epeorus* (*Ironodes*) *nitidus*.

части заднего края (рис. 47); д) коготки с зазубренным внутренним краем (рис. 52); е) фибриллезные доли только на жабрах I—VI пар; ж) жабры без ребер, отстоящих от края.

Дополнительная характеристика личинок. Тело более стройное, чем у большинства *Heptageniinae*. Жабры с заостренными вершинами. Хвостовые нити с плавательными волосками или без них.

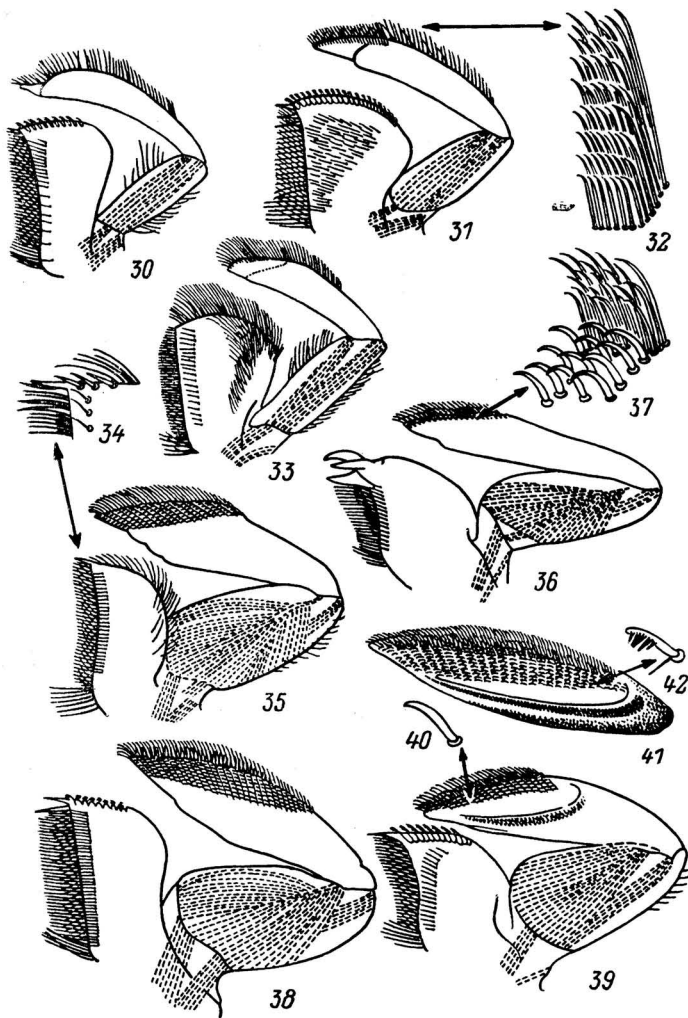


Рис. 30—42. *Heptageniinae*. Личинка, левая максилла (вентрально).

30 — *Heptagenia* (*H.*) *flava*; 31, 32 — *Ecdyonurus lateralis*; 33 — *Cinygmula lyriformis*; 34, 35 — *Epeorus* (*Ironodes*) *nitidus*; 36, 37 — *Epeorus* (*Belovius*) sp.; 38 — *Rhithrogena* (*Paegniodes*) sp. n. 1; 39, 40 — *Rhithrogena* (*Cinygmula*) sp.; 41, 42 — *Rhithrogena* (*Rhithrogena*) *lepnevae*.

Распространение. Палеарктика.

Исследованные виды. *H.* (*K.*) *fuscogrisea* (Retzius, 1783): личинки, имаго; *H.* (*K.*) *orbicicola* Kluge, 1987: личинки, имаго.

Подрод *Heptagenia* Walsh, 1863

Flowers, 1980 : 305 (диагноз по личинкам).

= *Sigmoneuria* Demoulin, 1964, syn. n.

Диагноз (только по признакам личинок): а) суперлингва гипофаринкса лировидная (рис. 12); б) глоссы узкие, изогнутые, в апикальной половине дорсальное ребро сближено с медиальным (рис. 11, 14); в) на втором членике лабиального щупика поле скребущих щетинок оканчивается рядом с концом склеротизованного ребра (рис. 13); г) бедра с длинными волосками по всему заднему краю (рис. 45, 46); д) коготки без мелких

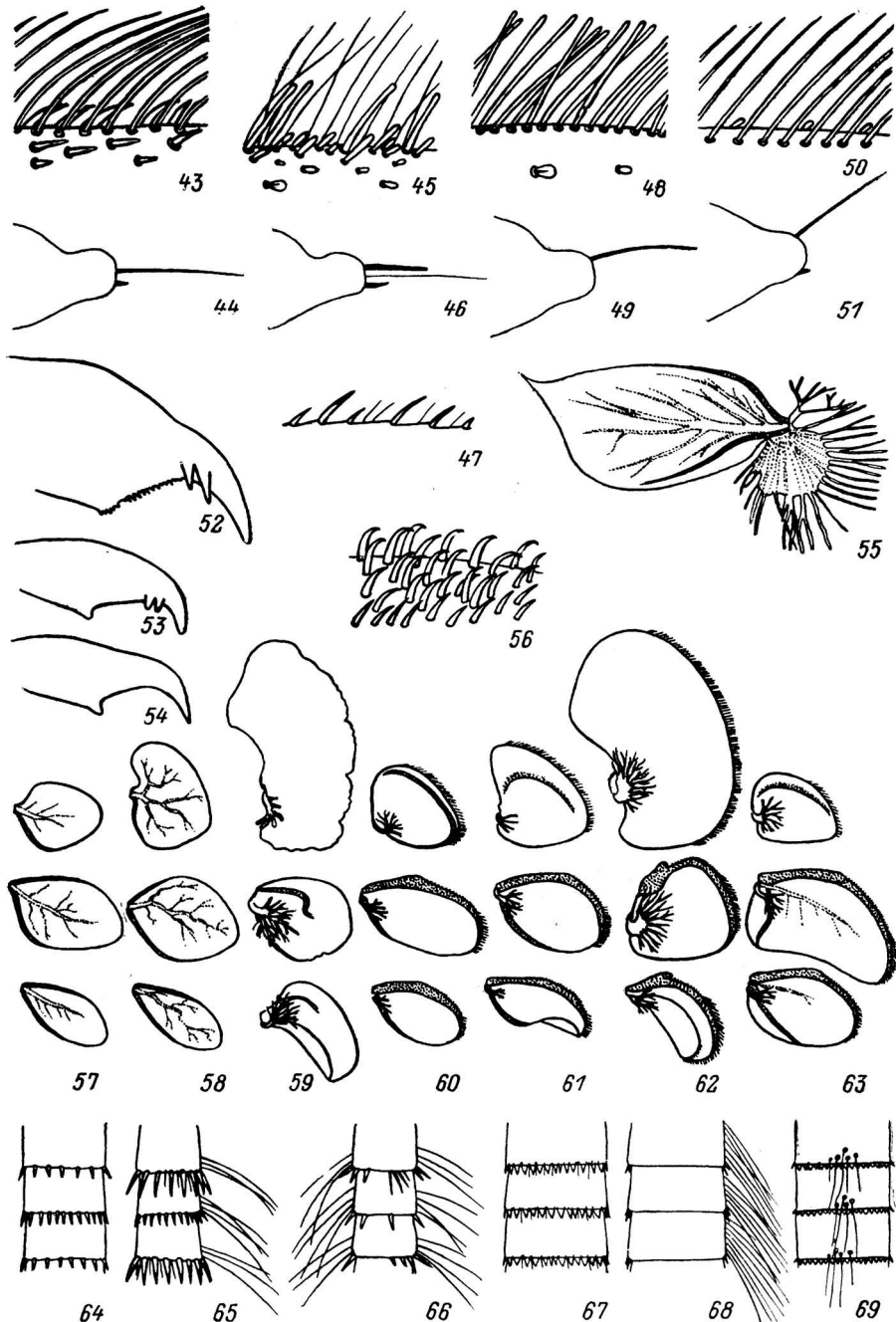


Рис. 43—69. *Heptageniinae*. Личинка.

43, 45, 47, 48, 50 — задний край бедра (дорсально); 44, 46, 49, 51 — то же (поперечный разрез); 52—54 — коготки; 55 — жабра II пары; 56 — передний край жабры; 57—63 — жабры I, III и VII пар; 64—69 — левый перк (дорсально). 43, 44 — *Ecdyonurus dispar*; 45, 46 — *Heptagenia (H.) sulphurea*; 47 — *H. (Kageronia) fuscogrisea*; 48, 49 — *Cinygma lyriformis*; 50, 51 — *Epeorus (Iron) guttatus*; 52 — *H. (Kageronia) fuscogrisea*; 53 — *H. (Stenonema) femoratum*; 54 — *H. (S.) integrum*; 55 — *H. (Stenacron) sp.*; 56 — *Epeorus (Ironodes) nitidus*; 57 — *Rhithrogena (Cinygmula) kurenzovi*; 58 — *Rh. (C.) putoranica*; 59 — *Rh. (Rh.) binnervae*; 60 — *Epeorus (Epeorus) assimilis*; 61 — *E. (Iron) aesculus*; 62 — *E. (I.) magnus*; 63 — *E. (Belovius) pellucidus*; 64 — *Ecdyonurus levis*; 65 — *Heptagenia (H.) flava*; 66 — *H. (Stenonema) integrum*; 67 — *Rhithrogena (Cinygmula) levanidovi*; 68 — *Rh. (Paegniodes) sp. n. 1*; 69 — *Epeorus (Iron) montanus*.

зубчиков на внутреннем крае (как на рис. 54); е) фибриллезные доли на жабрах всех (I—VII) пар; ж) жабры без ребер, отстоящих от края.

Д о п о л н и т е л ь н а я х а р а к т е р и с т и к а л и ч и н о к. Хвостовые нити с рядами плавательных волосков на внутренних краях церок и латеральных краях парацерка (рис. 65).

Р а с п р о с т р а н е н и е. Голарктика.

И с с л е д о в а н н ы е в и д ы. *H. (H.) chinense* Ulmer, 1920: личинки, имаго; *H. (H.) flava* Rostock, 1878: личинки, имаго; *H. (H.) guranica* Belov, 1981: личинки, имаго; *H. (H.) lutea* Kluge, 1987: личинки, имаго; *H. (H.) perflava* Brodsky, 1930 (= *H. platysma* Tshernova, 1941, = *Sigmoneria amseli* Demoulin, 1964): личинки, имаго; *H. (H.) sulphurea* (Muller, 1776): личинки, имаго.

Подрод *Dacnogenia* Kluge, subgen. n.

Eaton, 1883—1888 : 265 (*Heptagenia* — диагноз по личинкам).

Типовой вид *H. (D.) coeruleans* Rostock, 1878.

Э т и м о л о г и я. δαχυν — кусаю; личинки имеют крепкие острые мандибулы и максиллы.

Д и а г н о з (т о л ь к о п о п р и з н а к а м л и ч и н о к): а) суперлингва гипофаринкса слабо изогнута в стороны, лингва очень короткая (рис. 20); б) глоссы пирамидальные, дорсальное ребро удалено от медиального (рис. 18, 19); в) на втором членике лабиального щупика поле скребущих щетинок оканчивается рядом с концом склеротизованного ребра (рис. 13); г) бедра с длинными волосками по всему заднему краю (как на рис. 45, 46); д) коготки без мелких зубчиков на внутреннем крае (рис. 54); е) фибриллезные доли на жабрах всех (I—VII) пар; ж) жабры без ребер, отстоящих от края.

Д о п о л н и т е л ь н а я х а р а к т е р и с т и к а л и ч и н о к. Мандибулы очень короткие, с крепкими зубцами; максилла остроугольная, щетинки в апикальной части мидо-вентрального ряда крепкие, заостренные (Eaton, 1883—1888, Pl. 60: 7, 8, 9). Хвостовые нити с рядами плавательных волосков на внутренних краях церок и латеральных краях парацерка (рис. 65).

Р а с п р о с т р а н е н и е. Палеарктика (по крайней мере, западная часть).

И с с л е д о в а н н ы е в и д ы. *H. (D.) coeruleans* Rostock, 1878: личинки, имаго

Группа подродов *Stenonema* (включает *Stenonema* Traver, 1933; *Stenacron* Jensen, 1974; *Maccaffertium* Bednaric, 1979; *Macdunnoa* Lehmkuhl, 1979)

Д и а г н о з (т о л ь к о п о п р и з н а к а м л и ч и н о к): а) суперлингва гипофаринкса сильно изогнута в стороны (рис. 16); б) глоссы с прямым или слабо изогнутым внутренним краем, в апикальной половине дорсальное ребро сближено с медиальным (рис. 14—17); в) на втором членике лабиального щупика поле скребущих щетинок оканчивается рядом с концом склеротизованного ребра (как на рис. 13); г) бедра с длинными волосками по всему заднему краю (как на рис. 45, 46); д) коготки без мелких зубчиков на внутреннем крае (рис. 53, 54); е) фибриллезные доли только на жабрах I—VI пар; ж) жабры I—VI пар с крепким задним ребром, идущим отступая от заднего края (рис. 55).

Д о п о л н и т е л ь н а я х а р а к т е р и с т и к а л и ч и н о к. Жабры VII пары более или менее рудиментарные. Хвостовые нити с рядами плавательных волосков на внутренних краях церок и латеральных краях парацерка, иногда имеются дополнительные ряды волосков на латеральных краях церок.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Неарктика и Центральная Америка (преимущественно Восточная Неарктика).

И с с л е д о в а н н ы е в и д ы. *H. (Stenonema) femoratum* (Say, 1823): личинки; *H. (S.) integrum* McDunnough, 1934: личинки; *H. (S.) mediopunctatum* (McDunnough, 1926): личинки, имаго; *H. (S.) terminatum* (Walsh, 1862): личинки, имаго; *H. (Stenacron) sp.*: личинки; *H. (Macdunnoa) brunnea* (Flowers, 1982): имаго.

О б с у ж д е н и е. Родовое название *Kageronia* было установлено Матсумурой для единственного вида *K. suzukiella* Mats. Иманиси (Imanishi, 1935) установил синонимию этого вида с *Heptagenia kihada* Mats. Название *Kageronia*