

О. А. Чернова

**О СИСТЕМЕ ОТРЯДА ПОДЕНОК (EPHEMEROPTERA),
ИСКОПАЕМЫХ И СОВРЕМЕННЫХ**[O. A. T S H E R N O V A. ON THE CLASSIFICATION OF THE FOSSIL
AND RECENT EPHEMEROPTERA]

Статья посвящается обзору существующих сведений по палеонтологии и системе поденок и имеет цель подготовить данные для обсуждения филогенетических отношений в отряде *Ephemeroptera*.

Изложение начинается сжатым общим очерком истории изучения системы отряда и обзором известных палеонтологических данных. Далее проводится рассмотрение системы отряда, причем обсуждаются и характеризуются лишь таксоны высших рангов, именно надсемейства и семейства. Родовые таксоны приводятся в виде списков при описаниях семейств.

ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ СИСТЕМЫ ОТРЯДА EPHEMEROPTERA

После выхода в свет сводки Ульмера (Ulmer, 1920) и монографии по североамериканской фауне (Needham, Traver, Hsu, 1935) в изучении системы *Ephemeroptera* произошли существенные изменения. В многочисленных исследованиях по систематике описывались многие новые виды, роды и даже новые семейства, причем в ряде работ обсуждались взаимоотношения родов и семейств. Однако лишь немногие специалисты в своих работах обсуждали взаимную близость тех или иных таксонов на более глубокой морфологической основе. Так, в анатомических работах Ланды было проведено обстоятельное изучение трахейной системы личинок на материале 20 родов различных семейств (Landa, 1948). В дальнейшем этот автор исследовал у поденок многих родов мальпигиевы сосуды и нервную систему (Landa, 1958). Рассмотрение различий в строении трахейной системы позволило сгруппировать их среди трех особых типов и сделать ряд обобщений по филогенезу. В результате Ланда отмечает, что считает для себя наиболее приемлемой схему классификации, предложенную Эдмундсом, который много внимания уделял вопросам системы и филогенеза поденок. Принятая им и Тревер классификация приведена в виде списка таксонов отряда и не снабжена пояснениями или аргументированными замечаниями (Edmunds, Traver, 1954б). Позже американскими авторами написан ряд статей, которые знакомят с принципами, применяемыми при установлении рангов высших таксонов отряда поденок (Edmunds, 1962), со взглядами на эволюцию и классификацию отряда (Edmunds, 1965) и на отношения семейств и родов, имеющих неясное систематическое положение (Edmunds, Traver, 1954а, 1957; Edmunds, 1959).

В настоящее время основной сводной работой по системе поденок следует считать классификационную схему отряда, составленную Демуленом (Demoulin, 1958). В ней приведен список надсемейств, семейств и родов (включая ископаемые формы!), а затем охарактеризованы и обсуждены

надсемейственные группировки. Демулен время от времени дополняет и исправляет классификационную схему (Demoulin, 1960) или расширяет характеристики надсемейств (Demoulin, 1961).

Упомянутые выше авторы имеют различные взгляды на положение некоторых семейств в системе, так как применяют разные критерии при установлении родственных отношений групп. Эдмундс замечает, что «филогенетические взаимоотношения большинства родов *Ephemeroptera* сейчас достигли вполне надежного уровня дифференциации» (Edmunds, 1965 : 29). Однако общая система отряда, именно надсемейственные группировки, еще явно недостаточно обоснованы и у разных авторов имеют различный состав. Это связано с двумя принципиально различными мнениями об установлении родства между семействами: Эдмундс базируется на использовании только морфологических различий современных поденок, в то время как Демулен основывается не только на морфологии и экологии ныне живущих видов, но привлекает данные и по вымершим формам. В результате классификация поденок, предложенная Эдмундсом, включает пять надсемейств (Edmunds, 1962), в то время как Демулен принимает восемь надсемейств (Demoulin, 1958, 1961). Кроме различного числа принимаемых надсемейств, положение некоторых семейств в этих классификациях совершенно иное. Очень характерный случай противоречивой оценки положения сем. *Neoephemeridae* в схемах Эдмундса и Демулена был рассмотрен мною раньше (Чернова, 1960).

Никак нельзя согласиться с мнением Эдмундса, что палеонтологические данные не следует привлекать при построении системы. Его положение о том, что ископаемые остатки поденок состоят исключительно из отпечатков крыльев, неверно. Также, конечно, нельзя согласиться с мнением Эдмундса о малой ценности признаков жилкования крыльев при выяснении родства поденок (Edmunds, 1962 : 22). Несмотря на все эти положения, Эдмундс все же считает филогению основой систематики и приводит в упомянутой статье филогенетическую схему.

ВЫМЕРШИЕ ПОДЕНКИ

Прежде всего следует заметить, что ископаемые остатки поденок представлены не только одними отпечатками крыльев. Так, пермские *Protereismatidae* и *Misthodotidae*, мезозойские *Hexagenitidae*, не говоря уже о палеогеновых разнообразных поденках из балтийского янтаря, известны по полным остаткам тела; кроме того, известны хорошо сохранившиеся, довольно полные остатки пермских мезозойских и третичных личинок поденок. Конечно, палеонтологические сведения очень недостаточны, однако учитывать их необходимо, что и делал Демулен при составлении своей схемы отряда.

За последние годы опубликованы новые палеонтологические данные по поденкам. Ниже приводится список всех этих материалов, рассматриваемых по геологическим периодам.

К а р б о н. *Triplosoba pulchella* (Brongniart). Представитель особого древнего подотряда *Protephemeroptera* и сем. *Triplosobidae* Handlirsch, 1906, обнаруженный в позднем карбоне Франции, переописанный Демуленом и Карпентером (Demoulin, 1956; Carpenter, 1963).

П е р м ь. Первые описания поденок из ранней перми Канзаса в Северной Америке были сделаны Селардсом (Sellards, 1907) и затем Тильярдом (Tillyard, 1932, 1936). Наиболее полно описан род *Protereisma* монотипного сем. *Protereismatidae* Sellards, 1907, в котором известно восемь американских и два вида из перми СССР (Мартынов, 1928; Залесский, 1946). Хорошо сохранившийся материал имеется по роду *Misthodotes* монотипного сем. *Misthodotidae* Tillyard, 1932, из которого описано три американских и два вида по полным остаткам крылатых и личиночных

форм из нижнепермских отложений Среднего Урала (Чернова, 1965). Значительно хуже изучено сем. *Eudoteridae* Demoulin, 1954, известное лишь по двум видам из Северной Америки. Из поздней перми Архангельской области известен представитель особого сем. *Mesephemeridae*; род *Palingeniopsis*, единственный вид которого был описан по остатку одного крыла (Мартынов, 1931). Давно была также описана личинка *Phthartus rossicus* Handlirsch, 1904, систематическое положение которой неясно.

Всего из перми известно 19 видов *Ephemeroptera*, принадлежащих пяти родам четырех семейств.

Т р и а с. Описана всего лишь одна личинка *Mesoplectopteron longipes* Handlirsch, 1918, из Западной Европы (Вогезы). Систематическое положение ее неясно.

Ю р а. Юрская фауна поденок разнообразна по составу семейств (восемь!), но известна лишь из Евразии. Из ранней юры Сибири известны лишь личинки: *Mesobaetis sibirica* V., G., R., 1889 (систематическое положение неясно), *Mesoneta antiqua* V., G., R., 1889 (*Mesonetidae*, Tshernova, 1969) и три вида рода *Epeoromimus* Tshernova (*Epeoromimidae* Tshernova, 1969). Из средней юры Восточной Сибири описаны имаго и личинка *Stackelbergisca sibirica* Tshernova (*Siphonuridae*; Чернова, 1967). Из поздней юры Западной Европы (золенгофенские сланцы в ФРГ) известны два вида рода *Mesephemera* (*Mesephemeridae*, Carpenter, 1932), плохо известный вид *Paedephemera multinervosa* Oppenheim (*Paedephemeridae*, Lameère, 1917) и, по-видимому, всего два вида рода *Hexagenites*, *H. weyenberghi* Scud. и *H. mortua* Hagen, переописанные Демуленом (Demoulin, 1967) и принадлежащие к сем. *Hexagenitidae* Lameère, 1917. К последнему семейству принадлежит также род *Ephemeropsis* Eichw. с двумя видами, описанными по имагинальной и личиночной стадиям из ряда местонахождений позднеюрской фауны Забайкалья, Монголии и Китая (Чернова, 1961). Недавно описан из юры Каратау по остатку крыла вид *Aenigmephemera demoulini* Tshernova, принадлежащий к особому сем. *Aenigmephemeridae* (Чернова, 1968). Наконец, из поздней юры Китая (Синьцзян) описан особый род и вид *Turfanella tingi* Ping (1935), которых позже рассмотрел Демулен (Demoulin, 1954) и отнес к сем. *Ephemerellidae*.

Всего из мезозойских фаун известно пока 16 видов восьми семейств, принадлежащих к 10 родам; следует отметить, что среди мезозойских поденок обнаружены представители трех современных семейств.

М е л. Из нижнемеловых отложений, кроме остатков личинок *Baetidae* (данные не опубликованы), других поденок не обнаружено.

П а л е о г е н. Основная масса форм открыта в олигоценовом балтийском янтаре, фауна которого была изучена в последнее время Демуленом, ревизовавшим и все старые литературные данные (Demoulin, 1965, 1968). В балтийском янтаре были обнаружены представители семи семейств, широко распространенных в современной фауне. Сем. *Ephemeridae* представлено одной, ближе не определенной формой. Сем. *Siphonuridae* включает три рода: *Balticophlebia* Demoulin (один вид), *Baltamerletus* Dem. (один вид), ?*Siphonurus* (один вид, по-видимому, современного рода!). Сем. *Isonychiidae* с одним родом *Cronicus* Eaton (два вида). Сем. *Ametropodidae* с тремя родами: *Brevitibia* Dem. (один вид), *Metretopus* Eaton (один вид современного рода!), *Siphloplecton* Clemens (три вида современного рода!). Сем. *Heptageniidae* с пятью родами: *Electrogenia* Dem. (один вид), *Cinygma* Eaton (один вид современного рода!), *Heptagenia* Walsch (пять видов современного рода!), *Rhithrogena* Eaton (три вида современного рода!) и *Succinogenia* Dem. (один вид по личинке). Сем. *Leptophlebiidae* с пятью родами: *Paraleptophlebia* Lestage (один вид современного рода!), *Oligophlebia* Dem. (два вида), ?*Choroterpes* sp., *Xenophlebia* Dem. (один вид) и *Blasturophlebia* Dem. (один вид). Сем. *Ephemerellidae* с одним родом ?*Timpanoga* (один вид современного рода!).

Другие палеогеновые фауны известны по немногим, еще мало изученным остаткам поденок. Такова прежде всего американская фауна олигоцена Флориссант (Колорадо, США), в котором указывается из сем. *Ephemeridae* род ?*Ephemer* (семь плохо известных видов якобы указанного современного рода: Handlirsch, 1906; Cockerell, 1923), из сем. *Siphonuridae* род *Siphurites* (один вид, Cockerell, 1923) и из сем. *Leptophlebiidae* род *Lepismophlebia* (один вид, Demoulin, 1968). Кроме того, остатки поденок известны из эоцена Гейзельталя (Западная Европа): это обрывки крыла *Parabaetis eocaenicus* Haupt, 1956, которые Демулен не считает представителями *Baetidae* и относит к *Ephemeridae* (Demoulin, 1957).

Всего из палеогена известно около 40 видов поденок, принадлежащих примерно к 20 родам, 10 из которых распространены и в современной фауне. Неогеновые фауны до сих пор очень мало известны и мною не рассматриваются.

Рассмотренные палеонтологические материалы по *Ephemeroptera*, принадлежащие многим десяткам видов многих семейств, достаточно разнообразны и их безусловно необходимо учитывать при всякого рода филогенетико-систематических исследованиях. Особенно важно наличие мезозойских материалов, позволяющих осветить ранние этапы филогенеза отряда, именно время становления современных семейств.

СИСТЕМА ОТРЯДА

Подотряды

Отряд поденок делится на два подотряда: вымерший карбоновый *Protephemeroptera* и подотряд *Plectoptera*, к которому относятся все остальные поденки.

К подотряду *Protephemeroptera* Demoulin, 1958 относится всего одно монотипное сем. *Triplosobidae* Handlirsch, 1908 из позднего карбона Западной Европы (см. выше), для которого Демулен предлагает установить особое надсемейство. Эту форму рассматривал и Карпентер, отмечая, что она должна быть включена в отряд *Ephemeroptera*, притом в качестве особого подотряда (Carpenter, 1963). Недостаток материала (единственная находка!) до сих пор не позволяет достоверно судить об особенностях этой карбоновой поденки, и поэтому я не касаюсь ее строения, отсылая читателя к указанным выше работам Карпентера и Демулена.

К подотряду *Plectoptera* Packard, 1886 относятся все остальные поденки. Ранее мною этот подотряд был разделен на два инфраотряда (*Permoplectoptera* Tillyard, 1932 и *Euplectoptera* Tillyard, 1932), следуя предложению Тильярда, однако в настоящее время следует отказаться от такого деления, которое недостаточно обосновано (Чернова, 1962).

Надсемейства

Деление отряда на надсемейства было предложено Эдмундсом и Тревер (Edmunds, Traver, 1954; Edmunds, 1962) и Демуленом (Demoulin, 1958). Первые авторы установили на современном материале пять надсемейств, а Демулен, привлекая и вымершие формы, всего восемь надсемейств. Я иначе оцениваю отношения некоторых современных и вымерших семейств и считаю правильным разделить отряд на 10 надсемейств. На таблице приводятся для сопоставления все эти схемы.

Принимаемые нами надсемейства различаются особенностями строения взрослых насекомых, именно общим строением крыльев и их жилкования, строением глаз, ног, половых придатков, а также особенностями личинок и их экологией.

Классификация отряда *Ephemeroptera* разных авторов

Эдмундс (1962)	Демулен (1958, 1961)	Предлагаемая в настоящей статье
	Подотряд <i>Protephemeroptera</i>	Подотряд <i>Protephemeroptera</i>
	Надсем. <i>Triplosoboidea</i>	Надсем. <i>Triplosoboidea</i>
	† <i>Triplosobidae</i>	† <i>Triplosobidae</i>
	Подотряд <i>Plectoptera</i>	Подотряд <i>Plectoptera</i>
	Надсем. <i>Prottereismatoidea</i>	Надсем. <i>Prottereismatoidea</i>
	† <i>Prottereismatidae</i>	† <i>Prottereismatidae</i>
	† <i>Misthodotidae</i>	† <i>Misthodotidae</i>
	† <i>Eudoteridae</i>	† <i>Eudoteridae</i>
Надсем. <i>Heptagenioidea</i>	Надсем. <i>Palingenioidea</i>	Надсем. <i>Mesephemeroidea</i>
<i>Siphonuridae</i>	† <i>Mesephemeridae</i>	† <i>Mesephemeridae</i>
<i>Baetidae</i>	<i>Palingeniidae</i>	Надсем. <i>Hexagenitoidea</i>
<i>Oligoneuriidae</i>	<i>Behningiidae</i>	† <i>Aenigmephemeridae</i>
<i>Heptageniidae</i>	<i>Euthyplociidae</i>	† <i>Hexagenitidae</i>
<i>Ametropodidae</i>	<i>Polymitarciidae</i>	Надсем. <i>Ephemeroidea</i>
Надсем. <i>Leptophlebioidae</i>	Надсем. <i>Ephemeroidea</i>	<i>Potamanthidae</i>
<i>Leptophlebiidae</i>	<i>Ichthybotidae</i>	<i>Ephemeridae</i>
<i>Ephemerellidae</i>	<i>Potamanthidae</i>	<i>Ichthybotidae</i>
<i>Tricorythidae</i>	<i>Ephemeridae</i>	<i>Euthyplociidae</i>
	<i>Neopphemeridae</i>	<i>Polymitarciidae</i>
Надсем. <i>Ephemeroidea</i>	Надсем. <i>Siphonuroidea</i>	<i>Palingeniidae</i>
<i>Behningiidae</i>	<i>Siphonuridae</i>	<i>Behningiidae</i>
<i>Potamanthidae</i>	<i>Baetidae</i>	Надсем. <i>Heptagenioidea</i>
<i>Euthyplociidae</i>	Надсем. <i>Oligoneurioidae</i>	† <i>Epeoromimidae</i>
<i>Ephemeridae</i>	<i>Isonychiidae</i>	<i>Heptageniidae</i>
<i>Ichthybotidae</i>	† <i>Hexagenitidae</i>	Надсем. <i>Siphonuroidea</i>
<i>Polymitarciidae</i>	<i>Oligoneuriidae</i>	<i>Metretopodidae</i>
<i>Palingeniidae</i>	<i>Baetiscidae</i>	<i>Ametropodidae</i>
Надсем. <i>Caenoidea</i>	Надсем. <i>Heptagenioidea</i>	<i>Leptophlebiidae</i>
<i>Neopphemeridae</i>	<i>Ametropodidae</i>	<i>Isonychiidae</i>
<i>Caenidae</i>	<i>Heptageniidae</i>	<i>Siphonuridae</i>
Надсем. <i>Prosopistomatoidea</i>	<i>Leptophlebiidae</i>	<i>Baetidae</i>
<i>Baetiscidae</i>	Надсем. <i>Ephemerelloidea</i>	<i>Siphlaenigmatidae</i>
<i>Prosopistomatidae</i>	<i>Ephemerellidae</i>	Надсем. <i>Oligoneurioidae</i>
	<i>Tricorythidae</i>	† <i>Mesonetidae</i>
	<i>Prosopistomatidae</i>	<i>Chromarcidae</i>
	<i>Caenidae</i>	<i>Oligoneuriidae</i>
		Надсем. <i>Ephemerelloidea</i>
		<i>Baetiscidae</i>
		<i>Tricorythidae</i>
		<i>Ephemerellidae</i>
		Надсем. <i>Neopphemeroidea</i>
		<i>Neopphemeridae</i>
		Надсем. <i>Caenoidea</i>
		<i>Prosopistomatidae</i>
		<i>Caenidae</i>

Надсем. **PROTEREISMATOIDEA** Tillyard, 1932(nom. transl. Demoulin, 1958 [ex *Prottereismatidae* Tillyard, 1932]).

В надсемейство входят три раннепермские семейства: *Prottereismatidae*, *Eudoteridae* и *Misthodotidae*. Это надсемейство принимается в объеме системы Демулена (1958). Для представителей надсемейства наиболее характерны почти гомономные крылья и в связи с этим обособленная крупная заднегрудь. Основные продольные жилки расположены на равном расстоянии друг от друга, не сближаясь попарно.

Сем. *Prottereismatidae* Tillyard, 1932. CuA с хорошо выраженной триадой, ветвится примерно на середине своей длины. Многочисленные поперечные жилки расположены густо. Длина крыла от 15 до 30 мм, ширина

от 4.5 до 9.5 мм. Личинка имеет девять пар жабр.¹ Один род *Prottereisma* Sellards, 1907. Восемь видов в ранней перми Северной Америки, один вид из цехштейна Западной Европы и один с Урала (*P. uralicum* G. Zal., Залесский, 1946). Кроме того, один вид известен из поздней перми европейской части СССР (*P. apicale* [Mart.] Мартынов, 1928).

Сем. *Eudoteridae* Demoulin, 1954. Поперечные жилки слабо развиты. CuA простая, с неясными ветвями. Размеры мелкие, длина крыла 6 мм. Один род из ранней перми Северной Америки, по-видимому, с двумя видами. Личинки неизвестны.

Сем. *Misthodotidae* Tillyard, 1932. CuA без трех длинных ветвей, лишь с конечными короткими развилками. Поперечные жилки расположены значительно реже, чем у *Prottereismatidae*. Длина крыла 9—15 мм, ширина 3.5—5 мм. Личинка имеет восемь пар жаберных листков, по-видимому, листовидной формы (сохранность их довольно плохая), сравнительно сильные ноги и короткие хвостовые нити, без длинных волосков. Последнее говорит о том, что личинка не вела плавающий образ жизни в спокойной воде, а ползала и была придонной формой в текучей воде (Чернова, 1965). Один род в ранней перми Северной Америки (три вида) и Урала (два вида) — *M. zaleskyi* Tshernova и *M. sharovi* Tshernova. Уральский материал хорошей сохранности и позволил довольно полно описать строение этих пермских поденок. Голова крылатых особей несла хорошо развитый комплекс ротовых органов, напоминающих грызущий ротовой аппарат личинок современных поденок. Нахождение личинок довольно хорошей сохранности очень важно и доставило первые достоверные сведения о строении личинок палеозойских поденок; впервые описанные Гандлиршем пермские личинки *Phthartus rossicus* Handlirsch, 1904, характеризующиеся палочковидными жабрами и опущенными хвостовыми нитями, изучены мало и не принадлежат к *Misthodotidae*.

Надсем. M E S E P H E M E R O I D E A Carpenter, 1932

(nom. transl. Tshernova, 1962 [ex *Mesephemeridae* Carpenter, 1932]).

В надсемейство входит одно сем. *Mesephemeridae*. Гомономнокрылые поденки, жилкование крыльев которых весьма своеобразно. Продольные жилки (RS₃ и RS₄; RS₅ и MA₁ и др.) сближаются попарно к краю крыла. Поперечные жилки слабые и заметны не во всех полях. Много вставочных жилок со свободными базальными концами. Пермь — юра.

Сем. *Mesephemeridae* Carpenter, 1932. В основании крыла жилки расположены не на равном расстоянии друг от друга и некоторые из них имеют резкие изгибы; CuA и A₁ с развилками. Два рода: *Palingeniopsis* Mart. из поздней перми Архангельской области (*P. praecox* Mart., Мартынов, 1931) и *Mesephemera* Handlirsch с двумя видами из поздней юры Западной Европы (Demoulin, 1955). Личинки неизвестны, равно как неизвестно и строение тела крылатых форм. Это семейство Демулен помещает в надсем. *Palingenioidea* вместе с современными сем. *Palingeniidae* и *Behningiidae* (Demoulin, 1958), куда позже он еще добавляет *Euthyplociidae* и *Polymitarciidae* (Demoulin, 1961), выделив их из надсем. *Ephemeroidea*. Это объединение *Mesephemeridae* с *Palingeniidae* и *Behningiidae* он аргументирует развитием на крыльях явления геминации жилок (их попарное сближение) как у вымерших, так и у современных форм. Однако наличие гомономных крыльев и в связи с этим сильное развитие заднегруди являются настолько существенными чертами строения, что они полностью оправдывают обособление отдельного надсем. *Mesephemeroidea*: геминации жилок в этом случае не должно быть придано большого значения.

¹ В последнее время описано несколько представителей сем. *Prottereismatidae* по личинкам из нижней перми Северной Америки (Оклахома) и из Европы (Чехословакия) (Kukalová, 1968).

Здесь уместно в качестве дополнения после рассмотрения двух надсемейств гомономнокрылых поденок упомянуть двух давно известных, но до сих пор почти не изученных пермских и триасовых личинок поденок, систематическое положение которых остается неясным.

Личинка *Phthartus rossicus* Handlirsch, 1904 описана по остаткам из перми Приуралья. Зачатки крыльев гомономные. Ноги короткие. Девять пар палочковидных жаберных листков, расположенных по сторонам сегментов, края которых ровные. Хвостовые нити опушены волосками. Парацерк немного короче церок. Принадлежность этих личинок к представителям сем. *Prottereismatidae* мало вероятна вследствие редкости этого семейства в нашей фауне.

Личинка *Mesoplectopteron longipes* Handlirsch, 1918 из триаса Западной Европы (Вогезы). Зачатки крыльев гомономные. Бедра и голени очень тонкие и длинные. Жаберные листки расположены на спинной поверхности брюшка, по-видимому, в числе восьми или семи пар, причем последние три сегмента брюшка, вероятно, без жабр. Сегменты брюшка без выступов. Хвостовые нити опушены волосками, парацерк длиннее церок. Обсуждая особенности этого рода, Демулен причисляет его к *Ametropodidae* (Demoulin, 1958), что едва ли правильно. Гомономные крылья, спинное положение жаберных листков — все это резко отличает триасовый род от указанного современного семейства.

Надсем. HEXAGENITOIDEA Lameère, 1917

(nom. transl. Tshernova, 1962 [ex *Hexagenitinae* Lameère, 1917]).

Два семейства, *Aenigmephemeridae* и *Hexagenitidae*. Задние крылья больше половины длины передних: заднегрудь значительно меньше среднегруды и тесно с ней слита. В основании крыла продольные жилки расположены на равном расстоянии друг от друга. Средняя и поздняя юра.

Сем. *Aenigmephemeridae* Tshernova, 1968. Крыло относительно узкое: задний и передний края крыла от вершины в проксимальном направлении мало расходятся, что позволяет предполагать отсутствие четкого торнуса и, возможно, наличие большого заднего крыла (приближение к гомономии!). Продольные жилки прямые, почти не изогнутые, находятся на равном расстоянии друг от друга, попарно не сближаются. Развилка MA очень длинный. Постмедиальное поле занимает большую область крыла и несет пять продольных жилок. Один род и вид, *Aenigmephemera demoulini* Tshernova, из средней (?) юры Каратау в Южном Казахстане (Чернова, 1968). Личинка неизвестна.

Сем. *Hexagenitidae* Lameère, 1917. Очень крупные или средней величины поденки. Жилкование богатое. Переднее крыло треугольной формы: наблюдается геминация продольных жилок. CuA на переднем крыле раздвоена, причем из развилка отходит ветвь, дающая ряд правильно петлеобразно изогнутых жилок к заднему краю крыла. Личинка (*Ephemeropsis*) с семью парами одиночных листовидных жабр, расположенных по сторонам брюшка; бока брюшных сегментов с направленными назад выростами. Хвостовые нити густо опушены длинными волосками. Три рода из поздней юры: *Hexagenites* Scudder (два вида из Западной Европы), *Paedephemera* Handlirsch (один вид из Западной Европы) и *Ephemeropsis* Eichw. (два вида из поздней юры Забайкалья).

В это надсемейство я раньше помещала еще европейских позднелюрских *Paedephemeridae* (Чернова, 1962). После проведенной Демуленом ревизии рода *Paedephemera* очевидна преждевременность выделения особого семейства для этого рода, который близок к *Hexagenites*: некоторые виды *Paedephemera* должны быть отнесены к *Hexagenites* или же сведены в синонимы других, еще очень мало охарактеризованных (Demoulin, 1967). Свою классификационную схему Демулен обосновал до получения полных

данных по забайкальским *Ephemeropsis*. Указанные выше три юрских рода, вместе с современным *Chromarcys* Navas, 1932 (= *Pseudoligoneuria* Ulmer, 1939), он включал в сем. *Paedephemeridae*, которое в его схеме было частью надсем. *Oligoneurioidea*. Эти выводы Демулена мною обсуждались ранее и не казались убедительными (Чернова, 1961). Безусловно, род *Chromarcys* обнаруживает некоторые связи с *Hexagenitidae*, но не может быть объединен с ними в одном семействе. Положение этого рода в системе будет рассмотрено ниже.

Сем. *Hexagenitidae* стало значительно лучше известно благодаря большим новым материалам хорошей сохранности, найденным в Советском Союзе. Особенно важны были находки полных остатков ранее неизвестных крылатых форм *Ephemeropsis*, которые были обнаружены вместе с давно известными, очень крупными личинками, описанными еще в середине прошлого века из нескольких местонахождений Забайкалья и далее из Монголии и Китая. Систематическое положение рода *Ephemeropsis* по одним личинкам в то время не могло быть точно установлено. Новые материалы из Сибири позволили подробно описать этих поденок, сравнить жилкование крыльев *Ephemeropsis* с *Hexagenites* и установить таким образом очевидное их сходство и принадлежность к одному семейству. Их большое сходство свидетельствовало и о близости этих поденок во времени: поскольку позднеюрский возраст поденок *Hexagenites* из мальма Западной Европы не оспаривался (Золенгоффен), было сделано заключение о принадлежности тургино-витимо-лояньских свит Восточной Азии к верхней юре. Строение личинок *Ephemeropsis* (листовидные жабры, слабые ноги и сильно опушенные хвостовые нити) указывает на обитание их в спокойных водах (Мешкова, 1961).

Надсем. ЕРНЕМЕРОИДЕА Leach, 1815

Крупные насекомые. Две пары крыльев с большим количеством продольных и поперечных жилок. Хорошо выражен базальный изгиб жилок MP_1 и CuA_1 , которые в основании крыла идут не параллельно, а резко расходятся. У некоторых групп наблюдается геминация жилок (*Palingeniidae*, *Behningiidae*). Задние крылья хорошо развитые, немного меньше половины длины передних. Половой диморфизм в строении головы выражен слабо: глаза самцов больше, но без резкого деления на два отдела. Переднегрудь хорошо развита, длинная. Геностили обычно четырехчлениковые, реже до семичлениковых или же редуцированные до двух или даже одного членика (*Polyplocia* Lestage). Личинки очень характерны: у представителей почти всех семейств выросты верхних челюстей далеко выступают за край головы и в разной степени развиты приспособления для закапывания. Кроме того, все представители надсемейства характеризуются двураздельными перистыми жабрами. Почти все личинки обитают в равнинных реках или озерах.

Надсемейство нами принимается в объеме системы Эдмундса (1962) и включает семь семейств: *Potamanthidae*, *Ephemeridae*, *Ichthybotidae*, *Euthyplociidae*, *Polymitarciidae*, *Palingeniidae* и *Behningiidae*. Демулен в этом надсемействе оставляет *Ephemeridae*, *Ichthybotidae* и *Potamanthidae*, сюда же по сходству жилкования крыльев с *Potamanthidae* он включает *Neoephemeridae* (Demoulin, 1961). Все эти семейства он объединяет на основе прозрачной мембраны крыльев, меньшего числа поперечных жилок и отсутствия геминации.

Сем. *Potamanthidae* Jacobson, Bianchi, 1905. Глаза самца большие, со слабой, но заметной чертой, отделяющей нижнюю часть глаза. На переднем крыле A_1 волнообразно изогнутая и у края крыла с развилком: между A_1 и краем крыла нет серии поперечных. Задние крылья хорошо развиты. Геностиль трехчлениковый. Личинки могут укрываться в растительном мусоре, с двухветвистыми, расположенными на боках перистыми жабрами

в числе шести пар; на первом сегменте жабры редуцированные. Выросты верхних челюстей различной длины: от коротких зубцов резцового края, как у *Potamanthus* и *Potamanthodes*, до длинных у *Rhoenanthus*. В семействе шесть родов: *Neopotamanthodes* Hsu, *Potamanthodes* Ulmer, *Potamanthus* Pictet, *Rhoenanthodes* Lestage, *Rhoenanthopsis* Ulmer, *Rhoenanthus* Eaton, всего около 30 видов. Преимущественно в Восточной области и затем в Голарктике. Из шести родов, распространенных в Восточной области, — пять для нее эндемичны. Палеонтологические данные по семейству отсутствуют.

Сем. *Ephemeridae* Leach, 1815. Глаза самца слабо подразделены на два отдела (род *Ephemer*). Продольные жилки без геминации, крылья прозрачные, поперечные жилки хорошо развиты. От CuA отходят к заднему краю две-четыре ветвящиеся промежуточные жилки; A₁ слабо изогнутая, от нее к краю крыла отходит серия густо расположенных поперечных жилок. Задние крылья хорошо развиты. Геностиль четырехчлениковый. Ноги нормально развитые. Личинки закапываются в грунт; их верхне-челюстные выросты на концах расходятся, голова с лобным выростом, ноги сильные, с искривленными бедрами, жаберные листки в числе шести пар (1-я редуцированная), перистые и загнутые на тергиты брюшка. Шесть родов: *Afromera* Demoulin, *Eatonica* Navas, *Eatonigenia* Ulmer, *Ephemer* Linnaeus, *Hexagenia* Walsh, *Pentagenia* Walsh. Всего около 80 видов, из которых больше половины принадлежит роду *Ephemer*, распространенному в Восточной области и Голарктике. В южном полушарии немногие виды. Ископаемые остатки известны с палеогена.

Сем. *Ichthybotidae* Demoulin, 1957. На переднем крыле A₁ заканчивается неправильным развилком с интеркалярной жилкой. Генитальные придатки напоминают таковые *Siphonurus*. Геностиль четырехчлениковый, стилигер почти четырехугольный с притупленными углами, пенис двураздельный, лопасти большие, закругленные. Общий облик личинки, как у *Ephemeridae*, верхние челюсти, как у *Polymitarcidae*. Один малоизвестный род *Ichthybotus* Eaton с двумя видами из Новой Зеландии. Тилльярд помещал его в сем. *Ephemeridae* (Tillyard, 1923), Демулен выделил в особое семейство (Demoulin, 1957).

Сем. *Euthyplociidae* Lestage, 1921. Задний край переднего крыла с хорошо развитыми мелкими интеркалярными жилочками, образующими анастомозы. На переднем крыле Sc расположена в складке под R₁; MA ветвится на одном уровне с RS или дистальнее; в кубитальном поле отсутствуют или имеются одна-две промежуточные жилки; S-образно изогнутые жилки отходят от последней интеркалярной или, если их нет, от CuA к заднему краю крыла. Переднее и заднее крыло сцелены друг с другом складкой; заднее крыло треугольной формы, иногда суженное (*Mesoplocia*). Ноги, особенно передние, у самца часто равны длине тела, средние и задние тоже довольно длинные, но иногда (*Exeuthyplocia*) передние ноги самца короткие, равные длине головы и груди, вместе взятых, задние ноги слабые, с сокращенным числом члеников лапки, у самки еще слабее. Геностиль обычно одночлениковый, реже имеется еще небольшой вершинный членик; лопасти пениса разной формы. Обычно три, иногда две хвостовые нити. Тропическое семейство с шестью родами: *Afroplocia* Lestage, *Euthyplocia* Eaton, *Exeuthyplocia* Lestage, *Mesoplocia* Dem., *Polyplocia* Lestage, *Probosciodplocia* Dem. и около 20 видов, распространенных преимущественно в Неотропической, затем в Эфиопской и Восточной областях. Палеонтологических сведений нет.

Сем. *Polymitarcidae* Banks, 1900. Глаза самца не разделены, широко расставленные у обоих полов. Крылья молочно-белые у *Polymitarcinae*, белые или прозрачные у *Campsurinae*. Задний край переднего крыла с мелкими интеркалярными жилочками (*Polymitarcinae*), которые могут отсутствовать (*Campsurinae*); SC хорошо выражена до вершины крыла; MA ветвится дистальнее RS (*Polymitarcinae*) или же значительно прокси-

мальнее (*Campsurinae*); в кубитальном поле или всего две длинные простые промежуточные жилки (*Campsurinae*), или же число их различно, от одной до девяти длинных, прямых, при основании слегка сходящихся промежуточных жилок, связанных друг с другом поперечными; у заднего края переднего крыла *Campsurinae* поперечные отсутствуют. Ноги слабые, за исключением передних ног самца *Ephoron*, которые тонкие, но нормально развитые; средние и задние ноги и все ноги самок не функционируют; у *Campsurinae* средние и задние ноги самца и все ноги самки редуцированы до незначительных остатков. Геностиль четырех- или двучлениковый, в последнем случае базальный членик короткий, второй тонкий и длинный. Хвостовых нитей у *Ephoron* две (самец) или три (самка), у *Campsurus* две у обоих полов. Личинки закапывающиеся, с длинными выступами верхних челюстей, концы которых загнуты внутрь. Жабры (шесть пар) перистые, двураздельные, загнутые на тергиты брюшка. Лобный вырост у *Ephoron* имеется, у *Campsurus* отсутствует. Преимущественно в Неотропической области: шесть родов и около 70 видов. Семейство делится на три подсемейства: *Polymitarcinae* с одним, всеветно распространенным родом *Ephoron* Williamson (= *Polymitarcys* Eaton); *Asthenopodinae* с тремя родами — двумя неотропическими, *Asthenopodes* Ulmer и *Asthenopus* Eaton, и родом *Povilla* Navas, распространенным в Восточной (один вид) и Эфиопской (один вид) областях; *Campsurinae* с родами *Campsurus* Eaton и *Tortopus* Need., Murph, распространенными в Неотропической и Неарктической областях. Самый обширный род *Campsurus* включает более 40 видов в Южной Америке. Палеонтологических сведений по этому семейству нет.

Из этого семейства было выделено несколько родов в качестве отдельного сем. *Euthyplociidae* (Edmunds, Traver, 1954).

По-видимому, имеется не меньше оснований для обособления в качестве отдельного семейства и подсемейства *Campsurinae*, представители которого несут черты большой специализации, выражающейся в редукации ног, геностыля и некоторых продольных и поперечных жилок.

Сем. *Palingeniidae* Jacobson, Bianchi, 1905. Насекомые крупные. Глаза самца не разделены на два отдела. Задние крылья всегда хорошо развитые, продольные и поперечные жилки многочисленные, SC переднего крыла в складке и в апикальной части слита с C. Характерна геминация жилок, притом, как правило, не на всем протяжении, а лишь в апикальной половине крыла: попарно сближены RS и передние медиальные жилки, у *Cheirogenesis* (Мадагаскар) их больше, до пяти пар сближенных жилок. IMA всегда имеется, CuA с развилком, CuP всегда изогнутая. Ноги самки обычно слабо развиты. Геностиль трехчлениковый, иногда семичлениковый, причем шесть апикальных члеников маленькие. Личинки роющие, с лобным выростом, плоскими большими выростами верхних челюстей и копательными ногами. Всего в семействе около 30 видов, распределенных среди шести родов: *Anagenesia* Eaton, *Chankagenesia* Buldovskij, *Cheirogenesis* Demoulin, *Mortogenesis* Lestage, *Palingenia* Burmeister, *Plethogenesis* Ulmer. Преимущественно в Палеарктической и Восточной областях, за исключением двух монотипных эндемичных родов — *Plethogenesis* в Австралийской (Новая Гвинея) и *Cheirogenesis* в Эфиопской (Мадагаскар) областях. В Неотропической области их нет, в Неарктической указано два сомнительных вида. В Восточной области видов больше всего, в Палеарктической наибольшее родовое разнообразие. В континентальной Африке их нет. Палеонтологических данных нет.

Сем. *Behningiidae* Motas, Vacesco, 1938. Сложные глаза самца большие, не разделенные, глазки очень крупные. Ноги слабые, искривленные и редуцированные. На переднем крыле MA ветвится у основания крыла и базальнее ветвления RS; жилки IMA и IMP имеются; CuA в основании крыла расходится с MP под острым углом. Передние крылья с попарно сближенными жилками у *Behningia* и с несдвоенными жилками у *Dolania*

и *Protobehningia*. Геностиль одночлениковый, лопасти пениса длиннее геностиля, палочковидные. Личинка со щетинистыми выступами на голове. Верхние челюсти без длинных выступов и на молярном крае без жевательной поверхности. Передние ноги прилегают к ротовым органам; средние и задние ноги в густых волосках или с крепкими шипами. Все жаберные листки перистые: на первом сегменте одиночные, на остальных шести сегментах двураздельные. Паранотальные выросты брюшных сегментов сильно развиты, жаберные листки загнуты под параноталии или лежат на них сверху. Личинки обитают в реках, закапываясь в песок. В семействе всего пять видов, распределенных среди трех родов: *Behningia* Lestage, *Dolania* Edmunds, Traver, *Protobehningia* Tshernova, распространенных в Голарктике. Палеонтологических данных нет. Семейство было установлено по строению личинки (Motas, Vacesco, 1938) и одновременно по имаго (Чернова, 1938). Позже род *Behningia* был включен в качестве особого подсемейства в сем. *Oligoneuriidae* (Motas, Vacesco, 1940). Положение этого семейства установилось после описания двух других родов. Предположение о принадлежности бенингий к *Oligoneuriidae* не было лишено некоторых оснований: так, геминация жилок, облик палочковидных лопастей пениса и общее габитуальное сходство имаго напоминают *Oligoneuriidae*. Однако ряд других черт строения показал с очевидностью, что место *Behningiidae* — в надсем. *Ephemeroidea*.

Надсем. НЕПТАГЕНИОИДЕА Needham, 1901

В это надсемейство я помещаю лишь одно современное сем. *Heptageniidae* и вымершее *Epeoromimidae*. Очень крупные, но не разделенные на два отдела глаза самцов. Оба крыла и их жилкование хорошо развиты. Продольные жилки попарно не сближаются; MP_1 и CuA_1 в основании почти параллельные; в кубитальном поле две пары прямых промежуточных жилок, связанных друг с другом поперечными. Личинки с уплощенным телом и семью парами жабр, верхняя пластинка которых очень крупная.

В схеме Эдмундса в это надсемейство помещено пять семейств (табл. 1), в то время как Демулен поместил лишь три — *Heptageniidae*, *Ametropodidae* и *Leptophlebiidae*, причем сам отмечает, что положение *Leptophlebiidae* несколько обособленное и что впоследствии это семейство следует изолировать в особое надсемейство (Demoulin, 1958). Близость *Leptophlebiidae* к *Heptageniidae* он видит в несколько уплощенном теле личинок, живущих в быстротекущей воде. Гораздо существеннее, на мой взгляд, особенности крылатых насекомых, резко различающие эти две далекие друг от друга группы поденок. О положении *Ametropodidae* будет сказано ниже. Таким образом, содержание надсем. *Heptagenioidea* оказывается существенно отличным.

Сем. *Heptageniidae* Needham, 1901. На переднем крыле в кубитальном поле две пары промежуточных жилок, из которых наиболее длинная пара располагается ближе к основанию крыла. Задние лапки с пятью члениками. Геностиль четырех-, редко пятичлениковый. Личинки плоскотелые, их голова и жабры часто образуют прикрепляющие диски, удерживающие на камнях личинку от сноса водой. Ноги с расширенными бедрами. Семь пар жабр по бокам брюшка, состоящих из верхней листовидной пластинки, покрывающей пучок нитей. В реках и озерах под камнями. Второе после *Baetidae* по количеству видов семейство отряда, заключающее 25 родов, распределяющихся среди четырех подсемейств: *Heptageniinae* — *Afganurus* Dem., *Afronurus* Lestage, *Atopopus* Eaton, *Bleptus* Eaton, *Cinygma* Eaton, *Cinygmina* Kimmins, *Cinygmula* McDunnough, *Componeuria* Eaton, *Componeuriella* Ulmer, *Ecdyonurus* Eaton, *Epeiron* Dem., *Epeorella* Ulmer, *Epeorus* Eaton (с подродами!), *Heptagenia* Walsh, *Notonurus* Crass, *Ororotsia* Traver, *Paegniodes* Eaton, *Rhithrogena*

Eaton, *Rhithrogeniella* Ulmer, *Sigmoneuria* Dem., *Stenonema* Traver, *Thalero-sphyrus* Eaton; *Arthropleinae* — *Arthroplea* Bengtsson; *Pseudironinae* — *Pseudiron* McDunnough; *Anepeorinae* — *Anepeorus* McDunnough. Кроме того, известно два вымерших рода из палеогена (см. выше) и один вымерший род из миоцена Западной Сибири (*Miocoenogenia* Tshernova, 1962), принадлежащие к *Arthropleinae* (один палеогеновый род) и *Heptageniinae* (оба других). Всего в семействе около 350 видов, распространенных почти исключительно в северном полушарии; в Неотропической области неизвестны, в Восточной области видов немного, но родовой эндемизм велик. Известны с палеогена.

Сем. *Epeoromimidae* Tshernova, 1969. Известны только личинки *Epeoromimus* Tshernova (см. выше) по остаткам из верхов нижней юры Сибири. Переднегрудь шире головы, заднегрудь короче среднегруды в 2—3 раза. Зачатки передних крыльев без выраженного торнуса. Ноги короткие, слабые и узкие. Брюшко длинное, семь пар одиночных крупных жаберных пластинок, расположенных по сторонам брюшка. Личинки, по-видимому, обитали в спокойных водах, на что указывают длинные коготки, узкие ноги и опущенные длинными волосками хвостовые нити.

Надсем. SIPHLONUROIDEA Banks, 1900

Это надсемейство я понимаю очень широко и включаю в него семь семейств: четыре из них составляют 40% состава поденок всей фауны Земли — *Baetidae*, *Leptophlebiidae*, *Siphonuridae* и *Isonychiidae*; кроме них, я сюда помещаю еще *Ametropodidae*, *Metretopodidae* и *Siphlaenigmatidae*. Большинство представителей этого надсемейства характеризуется богатым, мало специализированным жилкованием, и лишь у *Baetidae* и некоторых *Leptophlebiidae* в связи с процессами редукции задних крыльев сокращается количество поперечных жилок на передних крыльях. Характерно для надсемейства расположение жилок в основании крыла: MP_1 и CuA в основании параллельны и слабо расходятся, CuP неизвилистая. Задние крылья иногда резко сокращаются или даже совсем редуцируются (*Baetidae* и некоторые *Leptophlebiidae*). Личинки, как правило, ведут свободный, плавающий образ жизни, почти никогда не обитая в укрытиях. В схеме Эдмундса (1962) этого надсемейства нет; Демулен в него включает всего два семейства — *Siphonuridae* и *Baetidae*.

Сем. *Ametropodidae* Bengtsson, 1913. Голова маленькая, лобный выступ отсутствует. Глаза самца большие, соприкасающиеся, разделенные на два отдела, верхний отдел грибовидный, светлоокрашенный. Задние крылья крупные, жилкование хорошо развитое; в кубитальном поле переднего крыла две пары прямых промежуточных жилок, из которых передняя очень длинная, задняя короткая; на заднем крыле MA_1 без развилка, между ней и MP_1 находятся две жилки, не доходящие до середины крыла, связанные друг с другом поперечными. Передние лапки самца почти в 5 раз, у самки в $2\frac{2}{3}$ раза длиннее голени. Геностиль четырехчлениковый, первый членик такой же длины, как второй. Парацерк длинный у обоих полов. Личинка с небольшими, похожими на максиллярный щупик передними ногами, которые тесно примыкают к нижней губе, имеют большие, опущенные коксальные выстулы, расположенные поперек под нижней губой и образующие особый цедильный аппарат. Семь пар одиночных округлых пластинчатых жабр с длинными волосками по краю. Три опущенные хвостовые нити. Личинки живут в реках, закапываясь в песок и выставляя наружу голову с передними ногами. Известны с палеогена: всего один вымерший род (см. выше) и один современный *Ametropus* Albarda с пятью видами, распространенными в Голарктике.

Сем. *Metretopodidae* Lestage, 1938. Лицевая часть головы выступает в виде пластинки. Глаза самца большие, соприкасающиеся, не разделенные на два отдела. Обе пары крыльев и жилкование хорошо раз-

витые: в кубитальном поле переднего крыла одна (*Metretopus*) или две пары (*Siphloplecton*) промежуточных жилок, из которых передняя короче задней пары, как у *Heptageniidae*. На заднем крыле MA_1 ветвится вблизи основания крыла. Передняя лапка самца в 2—3 раза, у самки в $4\frac{1}{3}$ раза длиннее голени. Геностиль четырехчлениковый, первый членник короткий, второй самый длинный. Парацерк рудиментарный. Личинка с передними ногами такого же строения, как средние и задние, тазики передних ног без выростов. Семь пар одиночных, крупных листовидных жабр, без длинных волосков по краю; три хвостовые, густо опушенные по краям нити.

До последнего времени правильный вывод Лестажа (Lestage, 1938), обособившего это семейство, не учитывался другими авторами. По существу, виды этого семейства почти не имеют общих черт с *Ametropodidae*. Имаго имеет сходство с гептагенидами, в то время как личинки — с сифлопуридами. Всего в семействе два рода: *Metretopus* Eaton и *Siphloplecton* Clemens с примерно 10 видами. Первый род широкого голарктического распространения, второй лишь неарктический. Семейство известно с палеогена.

Сем. *Leptophlebiidae* Banks, 1900. Глаза самца разделены на два отдела. Крылья со многими поперечными жилками. Задние крылья обычно имеются, часто небольшой величины, очень редко могут совсем отсутствовать. Промежуточные жилки в постмедиальном поле (между MP_1 и MP_2), а также между MP_2 и CuA отсутствуют. Геностиль трехчлениковый, два дистальных членика маленькие (очень редко присутствуют три конечных членика). Иногда VII стернит брюшка самки сильно удлиннен, почти достигая конца брюшка (например, *Maheathraulius*). Хвостовых нитей три. Личинки обычно тонкие, реже со слегка уплощенными головой, грудью и бедрами. Жабры обычно в числе семи пар по сторонам брюшка, двураздельные листовидные или нитевидные, иногда пластинчатые с длинной бахромой по краю. Первая жабра часто меньше следующих, редко она имеет вид крышечки, покрывающей остальные (*Adenophlebioides*). Личинки живут в различных водоемах. Семейство по числу видов занимает третье место в отряде (около 300 видов) и включает наибольшее число родов, более 50: *Adenophlebia* Eaton, *Adenophlebioides* Ulmer, *Aprionyx* Barnard, *Atalomicria* Harker, *Atalonella* Needham, Murphy, *Atalophlebia* Eaton, *Atalophlebioides* Phillips, *Boringuena* Traver, *Calliarcys* Eaton, *Castanophlebia* Barnard, *Choroerpes* Eaton, *Choroerpides* Ulmer, *Cryptopenella* Gillies, *Deleatidium* Eaton, *Dipterophlebiodes* Demoulin, *Fuletta* Navas, *Fulettomimus* Dem., *Gilliesia* Peters, *Habroleptoides* Schoenemund, *Habrophlebia* Eaton, *Habrophlebiodes* Ulmer, *Hagenulodes* Ulmer, *Hagenulopsis* Ulmer, *Hagenulus* Eaton, *Hermanella* Needham, Murphy, *Homothraulius* Demoulin, *Indialis* Peters, *Isca* Gillies, *Jappa* Harker, *Kimminsula* Peters, *Kirrara* Harker, *Leentvaaria* Dem., *Leptophlebia* Westwood, *Maheathraulius* Peters, Gillies, *Masharikella* Peters, Gillies, Edmunds, *Massartella* Lestage, *Massartellopsis* Dem., *Megaglana* Peters, *Minyphlebia* Peters, *Miroculis* Edmunds, *Nathanella* Dem., *Neohagenulus* Traver, *Nesophlebia* Peters, Edmunds, *Nousia* Navas, *Paraleptophlebia* Lestage, *Simothraulius* Ulmer, *Simothraulopsis* Dem., *Thraulodes* Ulmer, *Thraulophlebia* Dem., *Thraulius* Eaton, *Traverella* Edmunds, *Ulmeritus* Traver, *Ulmerophlebia* Dem., *Zephlebia* Penniket. Больше половины родов являются эндемиками южного полушария. Наибольшее число видов в Неотропической области. Для Голарктики характерны два эндемичных рода: *Paraleptophlebia* Lestage, *Habrophlebia* Eaton.

Сем. *Isonychiidae* Burks, 1953. Средней величины насекомые. Глаза самца не разделенные, соприкасающиеся. Передние ноги самца длинные и значительно длиннее задних. На переднем крыле CuA выходит на терминальном крае, значительно впереди от точки торнуса; CuA идет параллельно анальному краю крыла или даже немного расходится с анальным

краем у заднего края; промежуточные жилки, идущие от CuA к анальному краю, ветвятся: Передние и задние крылья хорошо развиты. Стилигер с сильно вырезанным внешним краем; геностиль четырехчлениковый. Парацерк рудиментарный у обоих полов. Личинки с головой, направленной вниз, глазами, расположенными по бокам головы, и со слегка сжатой с боков и выпуклой сверху грудью. Для *Isonychia* характерно наличие пучка кровяных жабр при основании максилл и тазиков передних ног. Парагlossы и glossы нижней губы не образуют диска. Передние ноги (у *Coloburiscinae* и средние) с рядами длинных фильтрующих щетинок. Брюшные жабры различного строения. Личинки обитают в быстротекущих водах. Два подсемейства: *Isonychiinae* с одним родом *Isonychia* Eaton (около 40 видов), распространенным в Голарктике и Восточной области, и *Coloburiscinae* с тремя родами, *Coloburiscoides* Lestage, *Coloburiscus* Eaton и *Murphyella* Lestage (около 10 видов). Виды распространены в Австралийской и Неотропической областях. Известен один род из палеогена.

Сем. *Siphonuridae* Banks, 1900. Средней и крупной величины поденки. Глаза самца часто со светлой полосой, отделяющей нижний отдел глаза. Жилкование на обоих крыльях хорошо развито; торнус на переднем крыле ясно выражен и CuA выходит на край крыла почти в точке торнуса; от CuA к заднему краю крыла идут несколько волнообразно изогнутых жилок. Заднее крыло крупное. Лапки пятичлениковые. Геностиль четырехчлениковый, стилигер часто длинный, покрывающий лопасти пениса. Парацерк редуцирован у обоих полов (кроме *Dipteromimus*, у которого он равен половине длины церок). Личинки различного строения. Голова направлена вниз, глаза находятся на боках головы. Верхние челюсти обычно с хорошо выраженной жевательной площадкой на молярном крае и с сильным резовым краем; нижнечелюстной и нижнегубной щупики дву- или трехчлениковые У хищных личинок ротовой аппарат видоизменен: на верхней челюсти отсутствует площадка для измельчения пищи, а резовый край с крупными зубцами (*Acanthametropus*, *Ameletopsis*, *Chiloporter*, *Mirawara*); нижнечелюстной и нижнегубной щупики многочлениковые (*Chiloporter*, *Mirawara*). Большинство личинок с семью, иногда с четырьмя парами листовидных жабр разного размера и положения на брюшке. Ноги без особых изменений в строении, бедра не расширенные, лишь у некоторых личинок длинные коготки. Последние сегменты брюшка часто с острыми, назад оттянутыми задними углами. Хвостовые нити густо опушены длинными волосками. В водоемах различного типа. Известны со средней юры. Три вымерших рода. Четыре подсемейства, 19 родов и более 100 видов. *Siphonurinae* — *Ameletoides* Tillyard, *Ameletus* Eaton, *Dipteromimus* McLachlan, *Edmundsius* Day, *Metamonius* Eaton, *Metreletus* Dem., *Nesameletus* Tillyard, *Parameletus* Bengtsson, *Siphonisca* Needham, *Siphonurus* Eaton, *Siphloriscus* Ulmer; распространение всесветное. *Acanthametropodinae* — *Acanthametropus* Tshernova. Голарктика. *Oniscigastriinae* — *Oniscigaster* McLachlan, *Siphonella* Needham, *Murphy*, *Tasmanophlebia* Tillyard. *Ameletopsinae* — *Ameletopsis* Phillips, *Chaquihua* Dem., *Chiloporter* Lestage, *Mirawara* Harker. Южное полушарие. Хищных личинок среди поденок немного, но среди сифлонурид их больше всего: таковы представители подсем. *Ameletopsinae*, *Acanthametropodinae*.

Сем. *Baetidae* Klapalek, 1909. Мелкие насекомые. Верхний отдел сложного глаза самца очень велик и резко обособлен, грибовидной или бокаловидной формы, светлоокрашенный. Передние крылья овальной формы, без торнуса, с немногими поперечными жилками; ветви MA имеют свободные концы, а также и ветви задней медиальной жилки, они не связаны своими базальными концами с соответственными стволами и похожи на промежуточные жилки; задние крылья очень малы, с двумя-тремя продольными жилками и немногими поперечными; иногда задние крылья отсутствуют. Геностиль четырехчлениковый. Парацерк короткий. Личинки

плавающие, с цилиндрическим брюшком, без выростов, с семью парами листовидных жабр. Хвостовых нитей две или три. В водоемах различного типа. Распространение всеветное, родовой эндемизм небольшой, наибольшее количество видов и родов в Голарктике. В семействе около 400 видов, распределенных в 17 родах: *Apobaetis* Day, *Baetis* Leach, *Baetodes* Needham, Murphy, *Baetopus* Keffermüller, *Bungona* Harker, *Callibaetis* Eaton, *Camelobeatidius* Dem., *Centroptiloides* Lestage, *Centroptilum* Eaton, *Cloeodes* Traver, *Cloeon* Leach, *Neobaetis* Navas, *Neocloeon* Traver, *Paracloeodes* Day, *Procloeon* Bengtsson, *Pseudocentroptilum* Bogoescu, *Pseudocloeon* Klapálek (= *Baetiella* Uéno). Среди баэтид известна лишь одна личинка, *Baetopus balticus* Kazlauskas, которая оказалась хищником, питающимся личинками хирономид. Верхние челюсти этой формы имеют аттилическое строение для представителей семейства и несут на молярном крае острые зубчики (Казлаускас, Санвайтите, 1962). Ископаемые остатки известны с нижнего мела.

Сем. *Siphlaenigmatidae* Penniket, 1962. Размеры тела, мелкие, меньше 10 мм. Глаза крупные у самца, широко расставленные, не подразделенные. Заднее крыло около $\frac{1}{4}$ длины переднего, с многочисленными продольными и поперечными жилками; переднее крыло в первом кубитальном поле с двумя промежуточными изогнутыми жилками; вилка жилки МА смещена к базальной части крыла. Передние ноги длинные, с длинным первым члеником лапки, средние и задние ноги короткие, с длинным первым члеником лапки, слитым с голенью. Пенис выступающий. Парацерк длинный. Личинки напоминают таковых *Nesameletus* (*Siphonuridae*), обладая некоторыми чертами *Baetidae* (строением мандибул и некоторыми другими особенностями). Семь пар листовидных жабр. Единственный род *Siphlaenigma* Penniket, два вида которого распространены в Новой Зеландии. Ископаемые остатки неизвестны. Следует еще добавить, что жилкование базальной части переднего крыла (кубитальные и анальные поля) и также голова самца очень похожи на таковые *Neopphemera* (*Neopphemeridae*).

Надсем. OLIGONEURIOIDEA Ulmer, 1914

В это надсемейство я помещаю сем. *Oligoneuriidae*, *Chromarcidae* и *Mesonetidae*. Они характеризуются крупными, не разделенными на два отдела глазами самцов: голова спереди с лобным выростом и ясным килем по средней линии. Передние и задние крылья большие; при наличии полного продольного и поперечного жилкования геминация жилок выражена слабо и лишь у заднего края крыла; при редукции ряда продольных и присутствии немногих поперечных геминация очень ясная. Ноги небольшие, слабые; передние ноги самца короче средних. Стилигер на середине всегда короткий, и лопасти пениса открытые; геностиль разнообразного строения, обычно четырехчлениковый, у примитивных форм геностиль несет три-четыре апикальных членика (у некоторых *Oligoneuriidae*, рода *Elassoneuria* и у *Chromarcidae*), редко его нет совсем (*Homoeoneuria*). Личинки большей частью с уплощенным телом. Голова впереди антенн с лобным выступом, иногда очень большим (*Oligoneuriidae*, род *Spaniophlebia* и *Chromarcidae*). Глаза расположены на спинной стороне головы. В основании максилл пучок жаберных нитей. Передние ноги с фильтрами (кроме вымерших *Mesonetidae*). Коксальные жабры передних ног отсутствуют. Брюшко, как правило, с короткими сегментами и семью парами небольших пластинчатых жабр, которые у вымерших *Mesonetidae* одиночные и лежат по сторонам брюшка, у современных жаберные пластинки прикрывают еще пучки жаберных нитей и обычно располагаются на спинной стороне брюшка; первая пара часто смещается на брюшную сторону. Парацерк разной длины.

Демулен (1958) в это надсемейство кроме *Oligoneuriidae* включает еще *Isonychiidae*, *Hexagenitidae* и *Baetiscidae*. *Isonychiidae* я не считаю возможным удалять от *Siphonuridae*. Вымершие *Hexagenitidae* представляют совсем особую ветвь, о чем будет сказано при обсуждении филогенеза отряда, а *Baetiscidae* объединяются мною с *Ephemerellidae* и *Tricorythidae*.

Сем. *Mesonetidae* Tshernova, 1969. Единственный род *Mesoneta* известен до сих пор лишь по остаткам личинок из верхов нижней юры Сибири. Небольшая голова со слегка выступающей лобной частью. Зачатки передних крыльев не вполне развитые, их закругленные вершины и расставленное положение похожи на таковые олигоневрид — зачатки задних крыльев не видны. Ноги короткие и тонкие, коготки короткие, заостренные. Брюшко уплощенное, с короткими сегментами, задние углы которых вытянуты и заострены. Семь пар листовидных жабр, расположенных по сторонам брюшка. Парацерк немного короче церок.

В недавно вышедшей статье Демулена (1968) этот род сравнивается с *Ametropus*, дается ссылка на рисунок Тревер (Needham, Traver, Hsu, 1935) и затем род *Mesoneta* включается в сем. *Ametropodidae*. С этим выводом согласиться никак нельзя. *Ametropus* характеризуется совсем особым положением глаз на переднем крае головы, передними ногами, плотно прилегающими к ротовым органам и узким длинным брюшком. Кроме того, своеобразно строение средних и задних ног и ротовых органов. Все это резко отличает современную личинку *Ametropus* от юрской *Mesoneta*, которая имеет примитивный, но вместе с тем ясно олигоневридный облик.

Сем. *Chromarcidae* Demoulin, 1953. Крупные насекомые. Глаза самца не разделенные и не соприкасающиеся на темени. Голова впереди от антенн с большим лобным выступом, имеющим по средней линии киль. Оба крыла с большим количеством продольных и поперечных жилок; на переднем крыле между $1MP$ и MP_2 находится четыре-шесть интеркалярных жилок, которые уменьшаются в величине спереди назад, и каждая из них отходит от предыдущей. В кубитальном поле две или три пары промежуточных жилок, которые идут или от CuA_1 или связаны с поперечными. У заднего края имеется геминация нескольких жилок, наиболее отчетливо выраженная у жилок R_{4+5} и MA_1 и у MP_2 и CuA .¹ Передние ноги самца короче средних; коготки тупые на передней ноге, на средней и задней один тупой, другой заостренный; пять члеников лапки на передней ноге, на средней и задней первый членик лапки не отчленен от голени. Заднее крыло с $1MP$. Восьмой и девятый сегменты брюшка самца сильно вытянутые. Общий облик *Chromarcys* с его пятнистым брюшком напоминает виды рода *Ephemera*, что, конечно, оказывается лишь кажущимся сходством. Стилигер по средней линии не развит, пенис не закрыт, а боковые части стилигера вытянуты в виде мощных, похожих на членики геностиля образований; геностиль с небольшим базальным члеником, длинным вторым члеником, на конце которого находятся три-четыре небольших апикальных членика. Парацерк короче церок немного более чем в 3 раза. Личинка уплощена и имеет габитуальное сходство с *Oligoneuriella*. Голова направлена вперед, глаза расположены сверху; впереди антенн очень большой выступ, как у *Spaniophlebia*. Молярная часть верхней челюсти четырехугольная, простека хорошо развита; максилла (galea + lacinia) заостренная, со щетинками, без шипов, как у *Oligoneuriella*; в основании максиллы большой пучок жаберных нитей; максиллярный щупик большой и толстый, на вершине заостренный; второй членик щупика нижней губы толстый, густо опушенный, на конце закругленный; параглоссы снабжены

¹ Экземпляр *Chromarcys* sp. (Таиланд), присланный мне В. Питерсом, так же как и переописанный Демуленом *Chromarcys magnifica* Nav., имеет геминацию жилок. Таиландский вид отличается от последнего значительно меньшим количеством поперечных и интеркалярных жилок.

рядами волосков, очень широкие, образуют плоский диск, такой же, как у олигоневрид. Бедря всех ног расширены, ноги короткие, толстые; на передних ногах длинные щетинки, образующие фильтры. Брюшко широкое (у молодых личинок), с короткими сегментами, задние углы которых оттянуты и заострены. Семь пар небольших жабр, состоящих из небольших пластинок, прикрывающих пучки нитей; все жабры расположены на спинной стороне. Парацерк меньше половины длины церок, последние на внутренней стороне опушены длинными волосками. Один род *Chromarcys* Navas (= *Pseudoligoneuria* Ulmer) с двумя или тремя видами в Восточной области.

Эдмундс и другие авторы (Edmunds, Allen, Peters, 1963) считали род *Chromarcys* особым подсемейством *Oligoneuriidae* и не отмечали связи их с вымершими *Hexagenitidae*. Тщательный анализ жилкования крыльев позволил Демулену установить известное сходство названных поденок; это дало ему возможность прямо отнести *Chromarcys* в сем. *Hexagenitidae*. Я не могу согласиться с таким тесным объединением этих форм и отнесением *Chromarcys* к *Hexagenitidae*. Не следует забывать наличия еще более близких отношений *Chromarcidae* с *Oligoneuriidae*. Все это в целом показывает, что *Chromarcidae* обладают своеобразным строением, которое указывает на ранг семейства. Вспоминаются аналогичные случаи систематических проблем, которые наблюдались при оценках систематических отношений сем. *Neophemeridae*, *Behningiidae* и некоторых других резко обособленных, первоначально монотипных групп с небольшим числом видов.

Сем. *Oligoneuriidae* Ulmer, 1914. Средней величины поденки. Глаза самца не разделены на два отдела, соприкасаются или расставлены друг от друга. Передние и задние крылья с редуцированным жилкованием; продольные жилки на всем протяжении попарно сближены, между ними остаются широкие поля крыловой мембраны, иногда полностью лишённые поперечных жилок (*Homoeoneuria*); поперечных жилок немного, и они расположены в апикальной части крыла; SC и R переднего крыла сближены, в апикальной части иногда слиты; IMA и IMP отсутствуют; иногда CuA не разветвлен (*Homoeoneuria*); заднее крыло не имеет IMP. Передние ноги никогда не длиннее средних, почти всегда короче последних и лишь в одном случае одинаковой длины (*Spaniophlebia*); у самцов на передней лапке два, три или четыре членика, на задней три или четыре; иногда задняя лапка совсем не расчлененная (*Oligoneurisca*); все коготки обычно широкие, вздутые и одинаковые. Стилигер короткий, геностиль с различным количеством члеников: у примитивных форм пятичлениковый (у *Elassoneuria* базальный членик маленький, второй длинный и три небольших апикальных), у других четырех- или двучлениковый, а в одном случае геностилья нет совсем (*Homoeoneuria*). Две или три хвостовых нити. Личинки уплощенные, глаза расположены на верхней стороне головы: край головы впереди выдается вперед. В основании максил пучок жаберных нитей; расширенные параглоссы нижней губы образуют вместе со щупиком своеобразный плоский диск. Бедря обычно расширены, на передних ногах длинные щетинки, образующие фильтры. Брюшко, как правило, широкое, с выступающими задними углами сегментов и жабрами, расположенными на спинной стороне; лишь у *Homoeoneuria* и *Oligoneurisca* узкое и длинное брюшко, лишённое острых выростов сегментов и с жабрами по сторонам; жабры состоят из небольшой плотной пластинки, покрывающей пучок жаберных нитей, на первом сегменте всегда смещены на брюшную сторону, остальные шесть пар лежат сверху. Парацерк разной длины, иногда совсем отсутствует (*Lachlania*). В семействе около 30 видов, распределенных в девяти родах: *Elassoneuria* Eaton, *Homoeoneuria* Eaton, *Lachlania* Hagen, *Oligoneuria* Pictet, *Oligoneuriella* Ulmer, *Oligoneurioides* Dem., *Oligoneuriopsis* Crass, *Oligoneurisca* Lestage, *Spaniophlebia* Eaton. В Австралийской и Восточной областях отсутствуют; большинство родов распространены в Неотропической области. Один

вымерший род, описанный по личинке, возраст которого не указан (*Protoligoneuria limai* Dem., Бразилия). В системе Эдмундса это семейство помещено в надсем. *Heptagenioidea*.

Надсем. EPHEMERELLOIDEA Klapalek, 1909

Сюда включаются сем. *Ephemerellidae*, *Tricorythidae* и *Baetiscidae*, которые связаны друг с другом общими специфическими чертами жилкования, наличием задних крыльев и сходными личиночными приспособлениями. *Tricorythidae* имеют значительно более специализированное жилкование, однако их примитивные представители (*Melanemerellinae*) сохраняют сходство с *Ephemerellidae*. У *Baetiscidae* и *Ephemerellidae* широкое постмедиальное поле; у последних в нем имеются лишь укороченные жилки. Гениталии у представителей всех трех семейств общего типа; геностиль обычно трехчлениковый, с маленьким апикальным члеником, лопасти пениса также сходны. Личинки имеют общий план строения и сходные ротовые органы. Имеются различные защитные приспособления для жаберного аппарата: плотные покровные пластинки (*Ephemerellidae* и *Tricorythidae*) или особая общая защитная камера (*Baetiscidae*); сами жаберные листки *Baetiscidae* двураздельные и состоят из пластинки и бахромчатой части.

Установленное Демуленом надсемейство в его схеме заключало четыре семейства: *Ephemerellidae*, *Tricorythidae*, *Prosopistomatidae* и *Caenidae*. Я изменяю эту схему, добавляя к первым двум семействам еще *Baetiscidae*, а последние два, весьма специализированные группы, очень далеко отошедшие от предковых форм, выделяю в особое надсемейство. Следовательно, *Ephemerelloidea* получают новое содержание. О положении сем. *Baetiscidae* существуют в литературе два мнения. В одном случае их помещают на основании грубого сходства личинок *Baetisca* и *Prosopistoma* в надсем. *Prosopistomatoidea* в конце системы (Edmunds, Traver, 1954). Демулен отдает предпочтение особенностям имаго и сближает это семейство с *Isonychiidae*, считая сходство личинок с *Prosopistoma* параллелизмом (Demoulin, 1956, 1958). Лишь сходство кубитального поля изонихиид и баетисцид дает ему основание помещать последних в надсем. *Oligoneurioidea*, хотя он пишет о сходстве личинок с *Ephemerellidae*.

Сем. *Baetiscidae* Lame re, 1917. Насекомые средних размеров, габитуально сходные с *Ephemerella*. Глаза самца не разделенные на два отдела, но большие, соприкасающиеся друг с другом. RS нормально ветвящаяся, то же и MA; поле MP очень широкое, с двумя длинными промежуточными жилками, таким образом, всего в постмедиальном поле пять длинных жилок; от CuA к заднему краю крыла идет несколько изогнутых жилок; задний край крыла со свободными вставочными жилочками; поперечных жилок много; заднее крыло с большим количеством продольных и поперечных жилок. Передние ноги самца такой же длины, как тело. Гениталии сходны с таковыми *Ephemerelloidea*: геностиль трехчлениковый, второй членик длинный, изогнутый, третий маленький; лопасти пениса треугольной формы, на вершине объединенные в конус. Две хвостовые нити у обоих полов. Личинки весьма своеобразного строения. Голова с длинными выростами. Средние и задние тергальные склериты груди сильно разрастаются, образуя камеру, покрывающую пять пар жаберных листков; боковые стороны этого щита вытянуты в отростки. Личинка, несмотря на «панцирь» и выросты, очень напоминает *Ephemerellidae*; это сходство было отмечено и раньше Демуленом (1958). Нервная система личинок, в противоположность всем поденкам, имеющим три грудных и семь брюшных ганглиев (лишь у *Cloeon* и *Baetis* шесть брюшных ганглиев), крайне концентрирована (Traver, 1935, рис. 73, стр. 210): все грудные и брюшные ганглии слиты в общую массу, лежащую

в грудном отделе. Такая же концентрация центральной нервной системы известна еще только у *Prosopistoma*. Неарктическое семейство с одним родом *Baetisca* Walsh с восемью видами. Палеонтологических данных нет. Личинки живут в текучей воде, питаются главным образом ночью, днём скрываются под камнями, временами плавают, покачиваясь на своих боковых выростах. Способны проникать внутрь грунта около корней растений при пересыхании потока в поисках скоплений воды (Traver, 1931).

Сем. *Tricorythidae* Lestage, 1942. Глаза самца не разделенные, широко расставленные. Жилкование своеобразное: поперечных жилок ограниченное количество и они расположены главным образом в передней части крыла; CuP делится на широкий развилку; интеркалярные жилки у заднего края крыла отсутствуют; вторая пара крыльев небольшая или даже отсутствует (*Diceromyzon*, *Tricorythopsis*). Геностиль чаще всего трехчлениковый (*Leptohyphes*, *Tricorythodes*), реже двучлениковый (*Tricorythafer*); лопасти пениса при основании слиты. Хвостовые нити длинные, перистые, в числе трех у обоих полов; парацерк отсутствует лишь у *Diceromyzon*. Личинки большей частью близки к *Ephemerella*, имея со второго по шестой сегмент пластинчатые жабры, под покровом которых на стержнях находятся многочисленные мелкие пластинки (*Leptohyphes*, *Tricorythodes*, *Ephemerethus*, *Tricorythus*). Ротовые органы и ноги личинок также довольно близки по строению к *Ephemerellidae*. В этом семействе Демулен различает кроме личинок «эфмереллидного» типа также еще личинок «ценидного» и «акдионуридного» типов (Demoulin, 1954 : 275). В семействе шесть подсемейств, 12 родов. *Tricorythinae* — *Tricorythus* Eaton, *Neurocaenis* Navas; *Machadorythinae* — *Machadorythus* Dem.; *Ephemerithinae* — *Ephemerethus* Gillies; *Leptohyphinae* — *Haplohyphes* Allen, *Leptohyphes* Eaton, *Leptohyphodes* Ulmer, *Tricorythafer* Lestage, *Tricorythodes* Ulmer, *Tricorythopsis* Traver; *Diceromyzinae* — *Diceromyzon* Dem.; *Melanemerellinae* — *Melanemerella* Ulmer. Семейство включает около 80 видов, распространенных в обеих Америках (преобладают в Неотропической области), затем в Эфиопской и Восточной областях. В Палеарктике один вид рода *Neurocaenis* Navas. В Австралийской области семейство отсутствует. Палеонтологических данных нет.

Сем. *Ephemerellidae* Klapalek, 1909. Средней величины или мелкие насекомые. Глаза самца грибовидные, разделенные на два отдела. Задние крылья имеются, обе пары со многими поперечными жилками. Постмедальное поле широкое: на переднем крыле по две промежуточные жилки между MP_1 и MP_2 и между MP_2 и CuA ; CuA и CuP в основании сближены. Геностиль трехчлениковый, второй членик самый длинный, третий небольшой. Хвостовых нитей три. Личинки с ротовыми органами разнообразного строения, с цепкими ногами. Голова, грудь, ноги и брюшко с различными буграми, шипами и выростами. Жаберных листов пять, реже четыре пары, расположенные с третьего по седьмой сегмент брюшка; верхняя часть каждой жабры в виде покровной пластинки. Личинки связаны с каменистыми грунтами и обитают в различного типа реках. В этом семействе крылатые формы очень сходны, и роды различаются преимущественно по строению генитальных придатков имаго и особенностям личинок. Вследствие этих трудностей установление реальных систематических отношений надвидовых таксонов эфмереллид до сих пор не закончено и требует дальнейшего исследования морфологии этих поденок. Всего около 140, почти исключительно голарктических видов, распределяющихся среди примерно 20 родов и подродов; из них главнейшие — *Austromerella* Riek, *Chitonophora* Bengtsson, *Drunella* Needham, *Ephemerella* Walsh, *Ephemerellina* Lestage, *Eurylophella* Tiensuu, *Teloganella* Ulmer, *Teloganodes* Eaton, *Teloganopsis* Ulmer, *Timpanoga* Needham, *Tortleya* Lestage. Известен один вымерший род из поздней юры Азии (см. выше).

Надсем. НЕОЕРНЕМЕРОИДЕА Burks, 1953

Одно семейство с двумя родами. Голова самца с крупными, не разделенными, очень широко расставленными глазами. Заднее крыло хорошо развито, жилкование переднего крыла сходно с таковым *Potamanthus*, но в базальной части крыла резкие изгибы жилок отсутствуют; поперечных жилок в обоих крыльях много. Личинки имеют сходство с таковыми *Ephemerella*, а также с *Caenis*; сходство с последними выражается наличием жаберной крышечки, покрывающей пластинки с бахромой. Строение жаберных листов побудило Эдмундса поместить *Neoephemeridae* вместе с *Caenidae* в одно надсем. *Caenoidea*. Демулен счел более важным сходство жилкования *Neoephemeridae* с *Potamanthus* и на этой основе поместил *Neoephemeridae* в надсем. *Ephemeroidea*. Мною были рассмотрены имаго и личинки *Neoephemeridae* и показано специфическое строение тех и других, заставляющее обособить этих поденок в качестве отдельного надсемейства (Чернова, 1960).

Сем. *Neoephemeridae* Burks, 1953. Грудь и брюшко сравнительно широкие. На переднем крыле A_1 не извилистая; между ней и краем крыла не более двух-трех поперечных жилок. Геностили с четырьмя, в одном случае (у субимаго) с двумя члениками. Личинки габитуально сходны с *Ephemerella*, но бахромчатые двойные жабры (третий-шестой сегменты) покрыты крышечкой третьего сегмента, как у *Caenis*; на первом сегменте, так же как у *Caenis*, палочковидный орган. Плотные покровы тела с короткими щетинками и венцы шипов на сегментах хвостовых нитей сходны с таковыми *Ephemerella*. Ротовые органы своеобразного строения. В реках с медленным и умеренным течением, среди затопленных корней и стволов, реке в быстрых водах. Ископаемые остатки неизвестны. Два рода, *Neoephemerella* McDunnough и *Neoephemeropsis* Ulmer, около 10 видов в Голарктике и Восточной области.

Надсем. САЕНОИДЕА Newman, 1853

Для надсемейства характерны мелкие размеры и укороченное тело. Сложные глаза самцов не разделены на два отдела, но шаровидные, выступающие, почти стебельчатые (считать их «простыми» нет оснований!); рядом находятся крупные боковые глазки (ocelli). Крылья относительно велики, с волосками по краям, задние крылья отсутствуют, реже очень малы; поперечных жилок очень мало или нет совсем. У личинок жабры прикрыты, и их не более четырех-пяти пар. В надсем. *Caenoidea* Эдмундс (1962) на основе сходства жабр помещает два семейства, *Caenidae* и *Neoephemeridae*, совсем исключая *Prosopistomatidae*. Я отношу сюда два семейства — *Caenidae* и *Prosopistomatidae*. Демулен (1958) устанавливает надсем. *Ephemerelloidea* и объединяет последние два семейства с *Ephemerellidae* и *Tricorythidae*. *Caenidae* и *Prosopistomatidae* — наиболее специализированные семейства отряда, о чем ясно свидетельствуют особенности строения всех фаз развития. Оба семейства небольшие по объему. Ископаемые неизвестны.

Сем. *Prosopistomatidae* Lestage, 1917. Мелкие насекомые. Поперечные жилки в крыльях полностью отсутствуют; RS очень слабо развита, ее поле очень узкое; рядом с продольными жилками находятся длинные промежуточные; задние крылья редуцированные, очень малы и тонки. Среднегрудь имаго очень большая и широкая. Геностиль с четырьмя члениками, пенисы в основании слиты. Нервная центральная система имаго видна без вскрытия и состоит из одной обширной ганглиозной массы, расположенной между передне- и среднегрудным стернитами. Грудь и брюшко имаго по средней линии прозрачные; брюшная нервная цепочка, хорошо видимая у всех других поденок, здесь отсутствует. Личинка также с концентрированной центральной нервной системой — грудные и брюшные

ганглии слиты в один большой ганглий, расположенный между стернитами переднегруди и среднегруди, полностью соответствуя строению имаго. Верхние челюсти без жевательных площадок. Слившиеся тергалные склериты груди образуют «панцирь», в котором располагаются очень крупные зачатки крыльев, покрывающие пять пар жаберных листков; широкая пластинка первой пары жабр покрывает остальные жабры, уменьшающиеся в размерах; последние с длинной бахромой по краю, типа жабр *Caenis*. Личинки живут в быстро текущей воде под камнями и ведут ночной образ жизни. Имаго летает на рассвете, поэтому долго оставалось неизвестным. По наблюдениям в аквариуме, личинки скребут растительные налеты. Характерное строение жаберных листков также подтверждает родство этих двух семейств. Одно из самых небольших семейств, заключающее один род *Prosopistoma* Latreille, примерно с 10 видами, распространенными в Эфиопской, Восточной и Палеарктической областях. Палеонтологических данных нет.

Сем. *Caenidae* Newman, 1853. Мелкие насекомые. Глаза самцов не разделенные, широко расставленные. Крылатые формы лишь с одной парой крыльев, которые яйцевидной формы, с волосками по краям; вторая пара крыльев отсутствует; поперечных жилок мало, они расположены в один ряд, т. е. в каждом поле по одной жилке; RS развита нормально, MA с развилком. Геностили лишь одночлениковые, пенисы полностью слиты (но половые протоки остаются парными). Три хвостовые нити. У личинки на первом сегменте жабра стала особым сенсорным органом, на втором сегменте отсутствует; жабра третьего сегмента в виде плотной крышечки, покрывающей остальные четыре жаберных листка. Центральная нервная система личинки состоит из трех грудных и шести брюшных ганглиев. Личинки — обитатели илистых грунтов рек, озер и слабо проточных водоемов, где ползают по дну. В семействе шесть родов: *Austrocaenis* Barnard, *Brachycercus* Curtis, *Caenis* Stephens, *Caenodes* Ulmer, *Caenomedeia* Thew, *Tasmanocaenis* Lestage, заключающих около 70 видов. Большой род *Caenis*, в котором около 50 видов, распространен всюду, кроме Австралийской области.

В заключение следует сказать, что существующие сведения по современной фауне и опубликованные в последние годы данные по мезозойской фауне позволяют осветить филогенетические отношения в отряде поденок. Полученные выводы по филогенезу предполагается изложить в особой статье в будущем. Общий список литературных источников будет приведен после обзора филогенетических отношений.

ВЫВОДЫ

В результате рассмотрения системы отряда *Ephemeroptera* принято два подотряда: *Protephemeroptera* и *Plectoptera*. В подотряд *Protephemeroptera* входит одно вымершее карбоновое надсем. *Triplosoboidea* с единственным родом в сем. *Triplosoboidea*. В подотряд *Plectoptera* входят надсем. *Protereismatoidea*, *Mesephemeroidea*, *Hexagenitoidea*, *Ephemeroidae*, *Heptagenioidea*, *Siphonuroidea*, *Oligoneurioidea*, *Ephemerelloidea*, *Neophemeroidea* и *Caenoidea*.

Всего в отряде 9 вымерших и 23, представленных в современной фауне семейства; в современной фауне насчитывается 200 родов, заключающих несколько менее 2000 видов.

Кафедра энтомологии
Московского государственного университета,
Москва.

SUMMARY

In a revision of the classification of the order *Ephemeroptera* two suborders — *Protephemeroptera* and *Plectoptera* — are accepted. The suborder *Protephemeroptera* includes one extinct Carboniferous superfamily *Triplosoboidea* represented by a single genus of the family *Triplosobidae*. The suborder *Plectoptera* comprises the superfamily *Prottereismatoidea*, *Mesephemeroidea*, *Hexagenitoidea*, *Ephemeroidea*, *Heptagenioidea*, *Siphonuroidea*, *Oligoneurioidae*, *Ephemerelloidea*, *Neophemeroidea*, and *Caenoidea*.

The superfamily *Prottereismatoidea* comprises three extinct Permian families: *Prottereimatidae*, *Misthodotidae*, and *Eudoteridae*, each represented by one genus. The superfamily *Mesephemeroidea* is represented by one extinct family *Mesephemeridae* with two genera which are known from the Upper Permian and Upper Jurassic. The superfamily *Hexagenitoidea* comprises two extinct families from the Middle and Upper Jurassic — *Aenigmephemeridae* with one genus and *Hexagenitidae* with three genera. The superfamily *Ephemeroidea* comprises seven recent families: *Potamanthidae* (6 genera), *Ephemeridae* (6 genera), *Ichthybotidae* (1 genus), *Euthyplociidae* (6 genera), *Polymitarcidae* (6 genera), *Palingeniidae* (6 genera) and *Behningiidae* (3 genera). The superfamily *Heptagenioidea* comprises two families — *Heptageniidae* (25 recent genera) and the extinct Lower Jurassic *Epeoromimidae* (1 genus). The superfamily *Siphonuroidea* comprises seven recent families — *Ametropodidae* (1 genus), *Metretopodidae* (2 genera), *Leptophlebiidae* (more than 50 genera), *Isonychiidae* (4 genera), *Siphonuridae* (19 genera), *Baetidae* (17 genera), and *Siphlaenigmatidae* (1 genus).

The superfamily *Oligoneurioidae* comprises three families: extinct Lower Jurassic *Mesonetidae* (1 genus), recent *Chromarcidae* (1 genus), and *Oligoneuriidae* (9 genera). The superfamily *Ephemerelloidea* comprises three recent families: *Baetiscidae* (1 genus), *Tricorythidae* (12 genera), and *Ephemerellidae* (about 10 genera). The superfamily *Neophemeroidea* comprises one recent family *Neophemeridae* with two genera. The superfamily *Caenoidea* comprises two recent families — *Prosopistomatidae* with 1 genus and *Caenidae* with 6 genera.

The order includes 9 extinct and 23 recent families represented by 200 genera and rather less by 2 000 species.