УДК 595.734
© 1993 г.

**Н. Ю. Клюге**

# РЕВИЗИЯ РОДОВ СЕМ. HEPTAGENIIDAE (EPHEMEROPTERA). II. ФИЛОГЕНИЯ

[N. Ju. KLUGE. REVISION OF GENERA OF THE FAMILY HEPTAGENIIDAE (EPHEMEROPTERA). II. PHYLOGENY]

В первой части данной ревизии (Клюге, 1988) даны диагнозы подсем. *Heptageniinae*, триб, родов и подродов этого подсемейства и обсуждаются объем и ранги этих таксонов. Прежде чем перейти к обсуждению филогении, следует сделать замечания о некоторых анатомических признаках.

## АНАТОМИЧЕСКИЕ ПРИЗНАКИ ЛИЧИНОК, ИСПОЛЬЗОВАВШИЕСЯ ПРИ ОБСУЖДЕНИИ ФИЛОГЕНИИ HEPTAGENIIDAE

При обсуждении филогении *Heptageniinae* (Jensen, Edmunds, 1973), помимо традиционных морфологических признаков имаго и личинок, были использованы анатомические признаки личинок, исследованные Ландой (Landa, 1969): строение трахейной системы, мальпигиевых сосудов и нервной системы. На основании этого *Heptageniinae* были разделены Ландой на две группы: «примитивную» (соответствующую трибе *Rhithrogenini*) и «прогрессивную» (соответствующую трибе *Heptageniini*). Согласно описанию, эти две группы различаются наличием двух трахейных висцеральных анастомоз в VIII и IX сегментах брюшка у «прогрессивной» группы и наличием только одной анастомозы в IX сегменте у «примитивной» группы; наличием 8 ветвящихся стволов мальпигиевых сосудов у «прогрессивной» группы и 8 коротких стволов у «примитивной» группы; сближением VIII брюшного нервного ганглия с VII ганглием у «прогрессивной» группы и обособленным его положением у «примитивной» группы.

Наше исследование личинок *Heptageniinae* не подтверждает описанных различий в строении трахейной системы и мальпигиевых сосудов.

Трахейных анастомоз нам в большинстве случаев вообще не удалось найти ни в IX, ни в VIII сегментах.

Что касается мальпигиевых сосудов, то их строение у *Heptageniinae* описано Ландой не совсем правильно: по его мнению, исходное количество стволов мальпигиевых сосудов 8, причем только для *Ironodes* отмечена дифференциация стволов: латеральные длиннее дорсальных и вентральных; у *Heptagenia sulphurea* изображены 8 стволов одинаковой длины (Landa, 1969: Fig. 12 HS). В действительности количество стволов разнообрано и варьирует у одного вида, но почти всегда больше 8 (рис. 1—19), причем положение стволов такое, что трудно представить их происхождение из 8 гипотетических исходных стволов. Стволы во всех случаях одинаково дифференцированы: всегда имеются

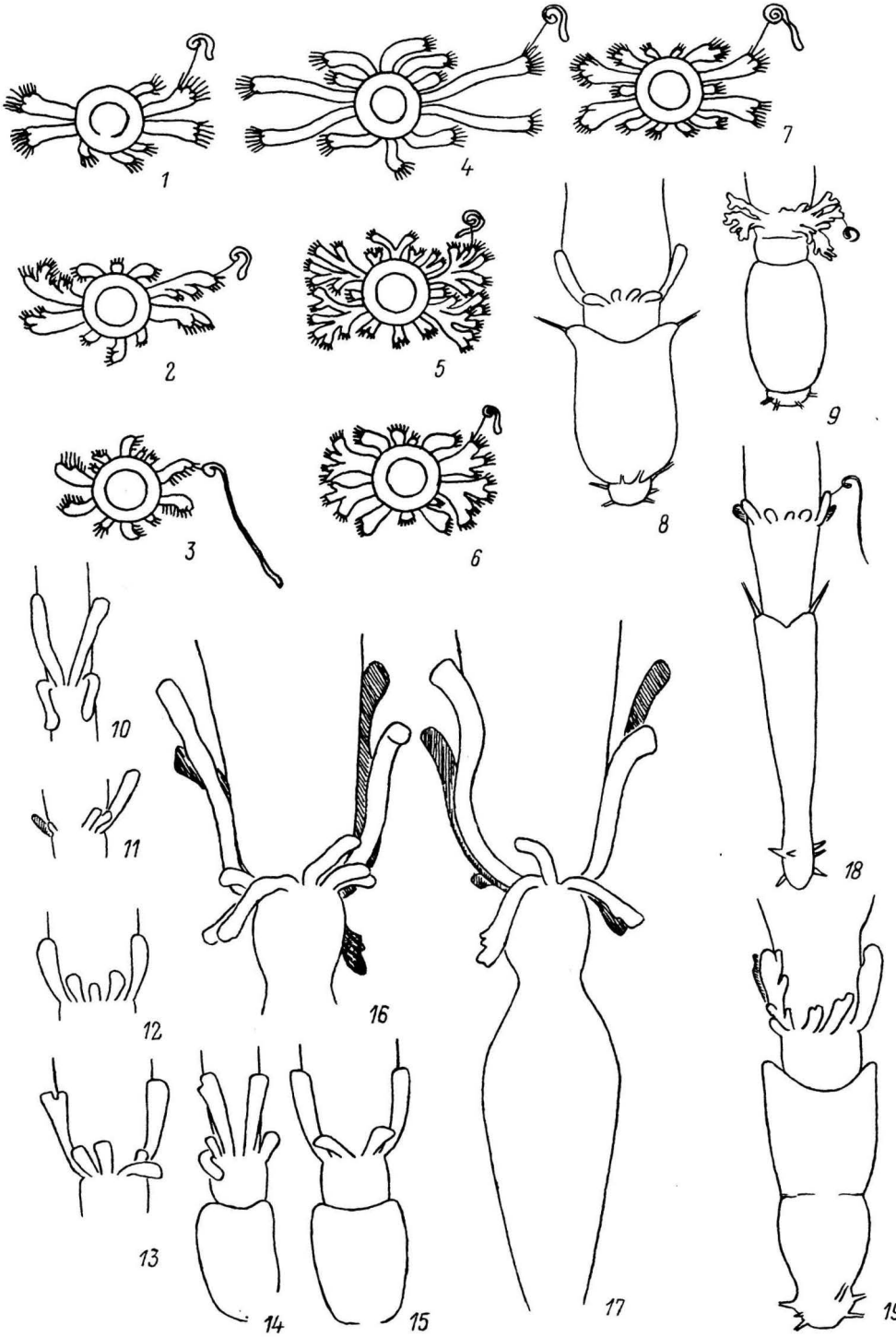
1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19

Рис. 1—19. *Heptageniinae*. Стволы мальпигиевых сосудов личинок.
1—7 — поперечный срез кишки на препарате (стволы мальпигиевых сосудов расправлены, все мальпигиевы сосуды кроме одного удалены, видны их основания): 1 — *Epeorus* (*Iron*) *sinespinosus*, 2 — *E.* (*Epeorus*) sp., 3 — *Rhithrogena* (*Rh.*) *tianshanica*, 4 — *Ecdyonurus autumnalis*, 5 — *Heptagenia* (*H.*) *flava*, 6 — *H.* (*H.*) *sulphurea*, 7 — *Cinygma lyriformis*. 8—19 — задняя часть кишки и стволы мальпигиевых сосудов в естественном положении (мальпигиевы сосуды удалены): 8 — *C. lyriformis*; 9 — *H.* (*H.*) *flava*; 10 — *Ecdyonurus abracadabrus* (сбоку); 11—15 — *E. rubrofasciatus* (11, 12, 15 — вентрально, 13 — дорсально, 14 — сбоку, 11, 12 и 13—15 — разные экземпляры); 16, 17 — *E. autumnalis* (16 — дорсально, 17 — вентрально); 18 — *Rh.* (*Rh.*) *tianshanica*; 19 — *Epeorus* (*Belovius*) *pellucidus*.

---

2 пары длинных латеральных стволов, вытянутых вдоль средней кишки вперед, и несколько мелких дорсальных и вентральных стволиков, парных и непарных, по разному направленных (рис. 8—19). Между крупными латеральными стволами может быть небольшой латеральный стволик (рис. 5, 7), но обычно он отсутствует (рис. 1—4, 6). Постоянны в своем количестве и положении только крупные латеральные стволы. Судя по всему, многообразие в количестве стволов создается не расщеплением или слиянием какого-то исходного числа стволов, а новообразованием и исчезновением мелких стволиков.

Форма стволов разнообразна в разных группах: у *Epeorus* s. l. («примитивная» группа) они могут быть ветвистыми (рис. 2) и неветвистыми (рис. 1), у *Ecdyonurus* («прогрессивная» группа) они совершенно не ветвятся (рис. 4, 10—17) (нами исследованы *E. autumnalis, E. rubrofasciatus, E. simplicioides, E. abracadabrus*), а у *Heptagenia* (также относимых к «прогрессивной» ветви) они ветвятся (рис. 5, 6). Так что строение стволов мальпигиевых сосудов не дает материала для разделения *Heptageniinae* на крупные группы.

Что касается строения нервной системы, то здесь действительно наблюдаются различия между трибами, причем триба Heptageniini на самом деле имеет апоморфное состояние указанного признака, что, однако, не позволяет считать ее в целом прогрессивной (см. ниже).

## ПРОИСХОЖДЕНИЕ HEPTAGENIINAE

Сем. *Heptageniidae* относится к инфраотряду *Setisura*, который в свою очередь принадлежит к группе *Bidentiseta* (включающей, помимо *Setisura*, инфраотряд *Furcatergalia*). *Bidentiseta* представляет собой монофилетическую группу, характеризующуюся наличием лишь двух утолщенных щетинок (дентисет) в дорсо-медиальном ряду щетинок максиллы; у всех *Heptageniinae* сохраняются эти две дентисеты или хотя бы их рудименты (Kluge, in press). Апоморфиями *Setisura* являются наличие пучков жаберных нитей на тергалиях и наличие вентрального ряда щетинок на максилле личинок, характерное строение якорьков яиц и укороченная задняя рука преалярного моста среднегруди субимаго и имаго (Kluge, in press).

Родственные отношения внутри инфраотряда *Setisura* не вполне ясны. В. П. Мак'Кафферти (McCafferty, 1991) считает *Heptageniidae* сестринской группой *Oligoneuriidae* s. str., противопоставляя их *Isonychiidae* и *Coloburiscidae*. Однако указанные им синапоморфии *Heptageniidae* и *Oligoneuriidae* (расширенная голова личинки с рудиментарным клипеусом и первично две пары интеркалярных жилок в кубитальном поле переднего крыла) представляются неубедительными: по форме головы *Oligoneuriidae* сильно отличаются от *Heptageniidae*, а подобное жилкование кубитального поля возникает независимым образом и в других, явно неродственных таксонах: *Metretopodidae, Ameletinae* и др. Синапоморфии, указанные Мак'Кафферти для *Heptageniidae*+*Oligo-*

*neuriidae*+*Isonychiidae* (и противопоставляющие их *Coloburiscidae*) в действительности не верны. Это полное слияние второго и третьего члеников щупиков (в действительности у *Heptageniinae* видна граница между этими члениками — Клюге, 1988 : рис. 10, 30); увеличенные параглоссы (в действительности строение нижней губы у *Isonychiidae* и *Coloburiscidae* одинаковое); 4 пары стволов мальпигиевых сосудов (в действительности у *Heptageniinae* 2 пары постоянных направленных вперед стволов, а у *Isonychiidae* одна такая пара). *Isonychiidae, Coloburiscidae* и *Oligoneuriidae* имеют ряд явных синапоморфий и, судя по всему, представляют единую монофилетическую (а не парафилетическую) ветвь, тогда как *Heptageniinae*, а также *Arthropleinae, Pseudironinae, Spinadinae* имеют независимое от них происхождение в пределах инфраотряда *Setisura*.

Некоторые представители *Setisura* сохраняют древний сифлонуроидный облик личинок (особенно ярко выраженный у *Isonychiidae*). Личинки *Heptageniinae* в значительной мере утратили свойственную сифлонуроидным личинкам древнюю плавательную специализацию и специализировались к малоподвижной жизни под камнями в быстром потоке: их тело уплощено, голова прогнатная со специализированным скребущим ротовым аппаратом; ноги широко расставлены и увеличены, с расширенными бедрами; плавательное опушение хвостовых нитей подвергается редукции. Однако происхождение *Heptageniinae* от сифлонуроидных предков подтверждается тем, что многие личинки *Heptageniinae* сохраняют сифлонуроидный способ плавания, независимо от того, имеются ли у них какие-либо остатки морфологических приспособлений к такому плаванию, или нет (Клюге и др., 1984).

Подсемейство *Heptageniinae* молодое, что подтверждается его компактным распространением (только в Арктогее). *Heptageniinae* не успели расселиться по всему земному шару и в некоторых районах, где имеются условия для их обитания (например, горы Южной Америки, Австралии и Новой Зеландии), *Heptageniinae* отсутствуют. Ареалы всего подсемейства, каждой трибы, каждого рода и подрода цельные, неразорванные (рис. 21).

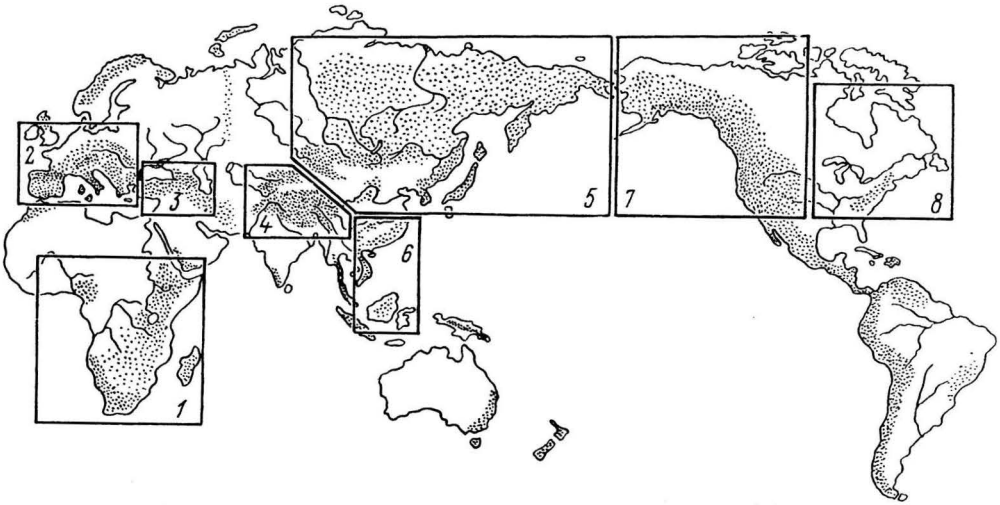


Рис. 20. Расположение регионов, обозначенных цифрами *1—8* на рис. 21.

*Пунктировкой* показаны горные районы. *Многоугольниками* обведены территории, имеющие специфическую фауну *Heptageniinae*. *1* — Эфиопская обл.; *2*, *3* — Западнопалеарктический сектор (*2* — Западноевропейская подобласть, *3* — Кавказская подобласть); *4—7* — Амфипацифический сектор (*4* — Нагорноазиатская подобл., *5* — Восточносибирская подобл., *6* — Ориентальная обл., *7* — Западноамериканская подобл.); *8* — Восточнонеарктический сектор. Между многоугольниками расположены территории, на которых обитают лишь немногочисленные широко распространенные виды *Heptageniinae*.

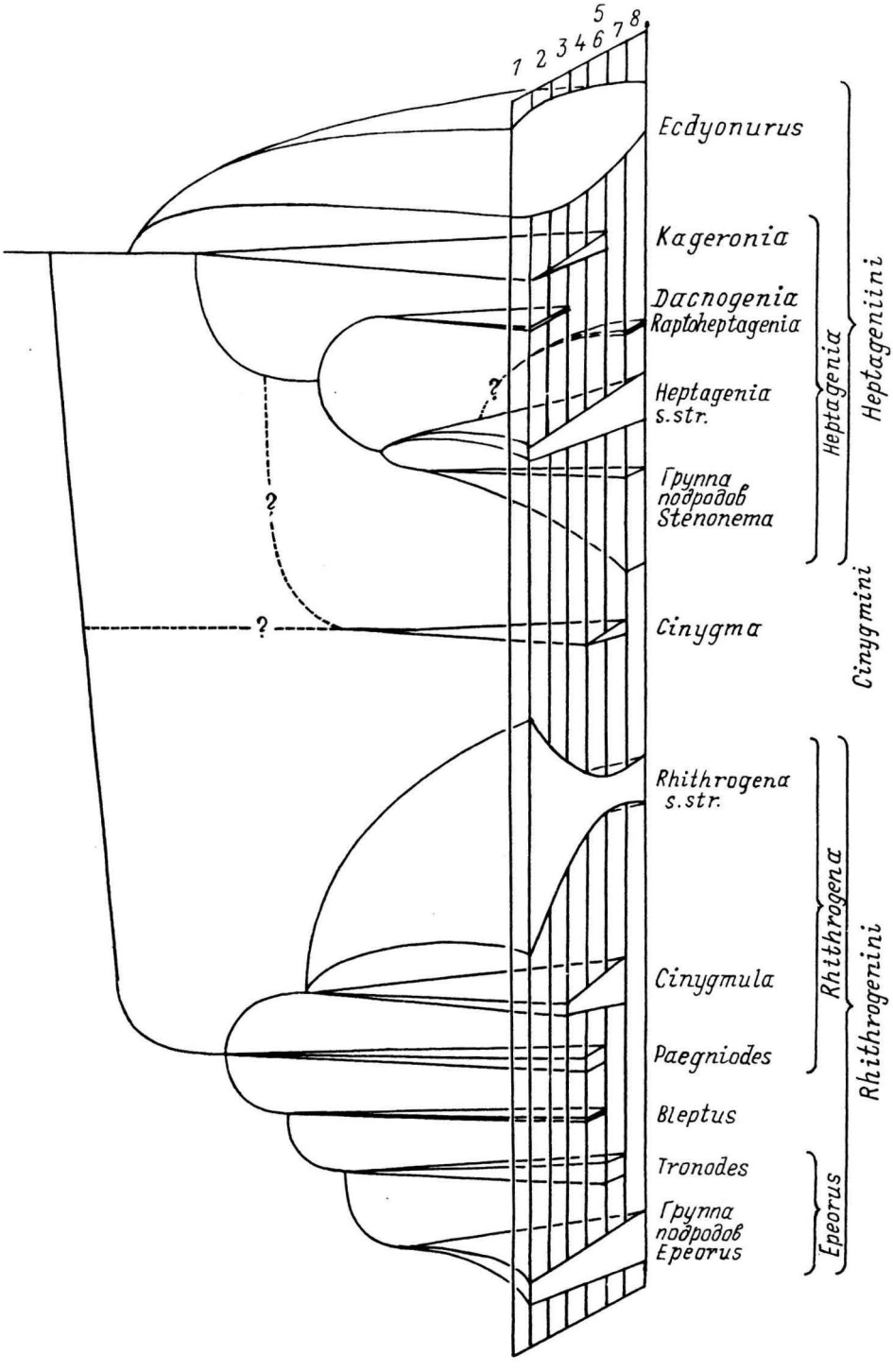


Рис. 21. Филогения *Heptageniinae*. Вертикальными линиями разграничены географические регионы обозначенные цифрами 1—8 на рис. 20.

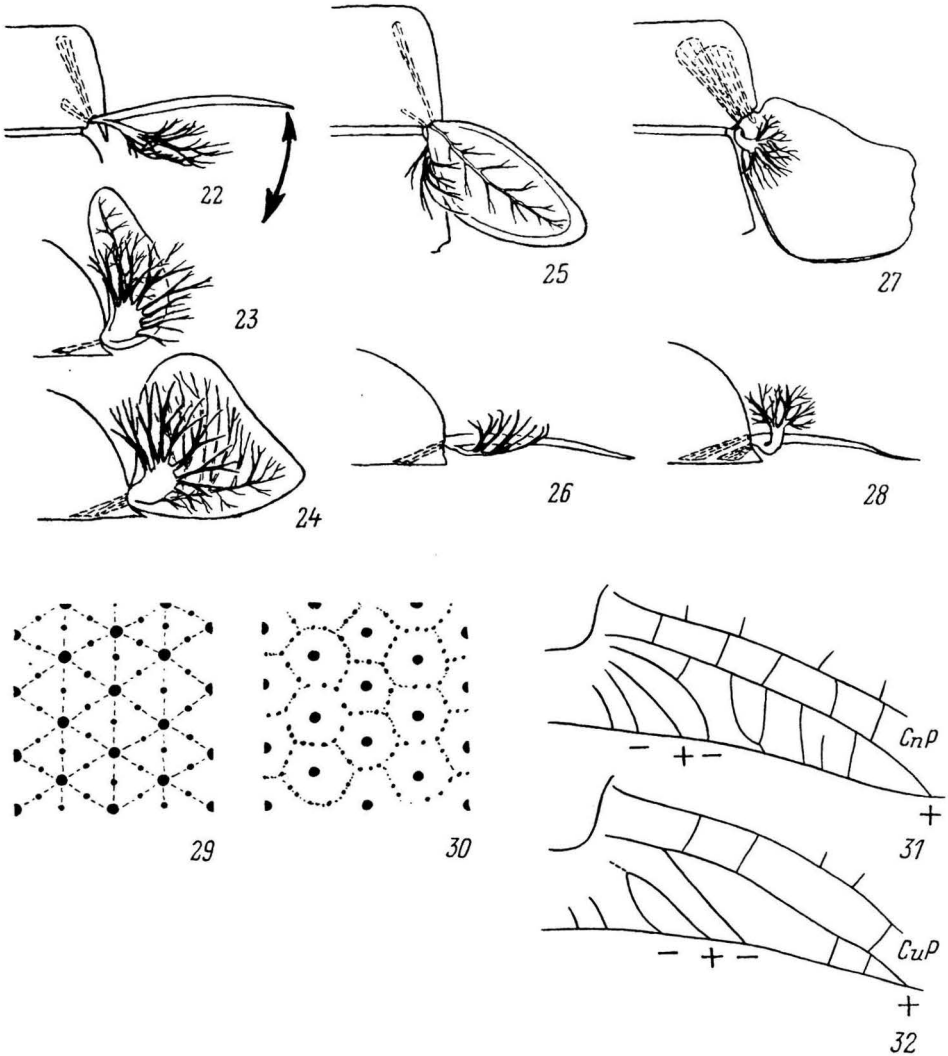


Рис. 22—32. *Heptageniinae*: детали строения.
22—28 — естественное положение тергалий у личинки: 22, 25, 27 — вид сверху (на рис. 22 стрелкой показано направление респираторных движений), 23, 24, 26, 28 — сегмент в поперечном разрезе, вид сзади; 22—24 — *Ecdyonurus sp.*, 25, 26 — *Cinygma lyrifirmis*, 27, 28 — *Rhithrogena* (*Rhithrogena*) *tianshanica*. 29, 30 — схема расположения толстых и тонких протофибрилл на поперечном срезе тергалиальных мышц: 29 — *Ecdyonurus squamatus*, 30 — *Epeorus* (*Iron*) *caucasicus*. 31, 32 — анальная область переднего крыла: 31 — *Rhithrogena* (*Paegniodes*) *sp.*, 32 — *Bleptus fasciatus*.

Ископаемые остатки, достоверно относящиеся к *Heptageniinae*, известны только из балтийского янтаря и миоценовых отложений Сибири, т. е. лишь начиная с верхнего эоцена, хотя к настоящему времени уже собрана большая коллекция остатков мезозойских и палеозойских поденок. Единственная личинка, описанная из миоцена Сибири, была выделена в особый род *Miocenogenia* Tshernova, 1962 (Чернова, 1962). В качестве родового признака, отличающего *Miocenogenia* от *Heptagenia* и *Ecdyonurus*, указана форма переднеспинки. В действительности, рисунок в описании неточный и форма переднеспинки на отпечатке «*Miocenogenia*» *gorbunovi* Tsh. такая же, как у расплю-

щенных экземпляров современных видов родов *Ecdyonurus* и *Heptagenia*. Более точно установить систематическое положение этого вида нам не удалось. Из видов, описанных из балтийского янтаря, точное систематическое положение выяснено только для одного вида (Клюге, 1986), и этот вид относится к самой примитивной группе — подроду *Kageronia*, так что становление *Heptageniinae* могло происходить в эоцене. Выдвигалось предположение, что предками *Heptageniidae* были юрские *Epeoromimidae* (Чернова, 1969, 1970, 1980). Однако это предположение никак не обосновано, не описано ни одного признака, позволяющего сближать *Epeoromimidae* (известных только по личинкам) с *Heptageniidae*. По всем признакам строения личинок *Epeoromimidae* их сходство с *Heptageniidae* не больше, чем между современными *Heptageniidae* и *Siphlonuridae*.

## ДИВЕРГЕНЦИЯ HEPTAGENIINI И RHITHROGENINI И ПОЛОЖЕНИЕ CINYGMINI (рис. 21)

Важным этапом в эволюции *Heptageniinae* было отделение трибы *Rhithrogenini* и приобретение присущих этой трибе важных прогрессивных черт: специализация максиллярных щупиков (Клюге, 1988 : рис. 35—42) и преобразование быстрых тергалиальных («жаберных») мышц в мышцы медленного типа (рис. 29, 30).

Максиллярный щупик *Rhithrogenini* приспосабливается для соскребания пищевых частиц с субстрата. Таким образом, в ротовом аппарате скребущего типа оказывается две пары скребков (лабиальные и максиллярные щупики) вместо одной (только лабиальные щупики), имеющейся у *Heptageniini*. Это преобразование ротового аппарата связано с преимущественным обитанием личинок *Rhithrogenini* в быстрых потоках, где частицы пищи прочно прикреплены к камням. У *Heptageniini* максиллярный щупик имеет более примитивное строение, причем сохраняется четкая граница между вторым и третьим члеником (Клюге, 1988 : рис. 30—31), тогда как у *Rhithrogenini* эта граница исчезает (Клюге, 1988 : рис. 35—41). Пищевые частицы, соскребаемые с камней скребками максиллярных щупиков, должны далее сниматься с этих скребков. Вероятно, эту функцию выполняют дорсальные щетинки лабиального щупика. У *Rhithrogenini* в отличие от *Heptageniini* на дорсальной стороне лабиального щупика имеется частый правильный ряд крепких раздвоенных щетинок (Клюге, 1988 : рис. 5), который, видимо, позволяет личинке легче снимать пищевые частицы со скребка максиллярных щупиков. Можно было бы представить себе, что максиллярный щупик специализировался независимо в разных группах *Rhithrogenini*, но специфическое строение щетинок лабиального щупика указывает на то, что это не так и все *Rhithrogenini* имеют общее происхождение.

Трибы *Heptageniini* и *Rhithrogenini* четко различаются по характеру движений, совершаемых тергалиями личинок и, следовательно, по типу тергалиальных мышц. По нашему мнению, для поденок вообще исходным является подвижный тип тергалий, а исходной функцией тергалий — создание тока воды вокруг тела личинки, при этом тергалии одновременно выполняют функцию трахейных жабр. И лишь в отдельных специализированных группах поденок тергалии утрачивают подвижность (Клюге и др., 1984). В литературе по этому поводу существуют и другие мнения, различные авторы считают наиболее примитивными группы поденок с малоподвижными тергалиями (Jensen, Edmunds, 1973, и др.).

Применительно к *Heptageniinae* примитивность подвижных тергалий и вторичность малоподвижных можно доказать следующим рассуждением. Во всех группах *Heptageniinae* на тергалиях имеется фибриллезная доля с нижней (она же задняя) стороны листка. У живых личинок с подвижными тергалиями в покое тергалии расположены перпендикулярно оси тела; таким образом,

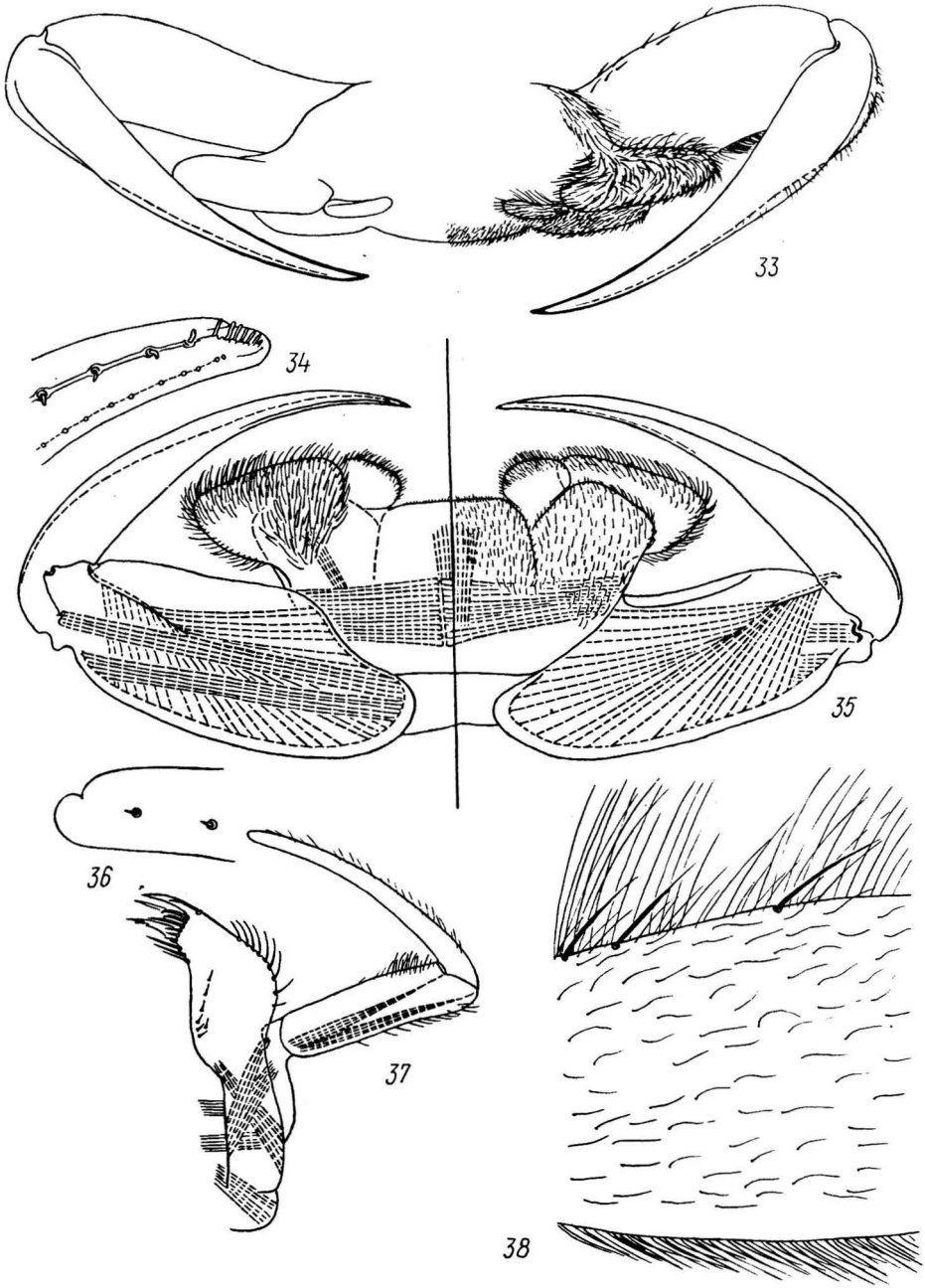


Рис. 33—38. *Raptoheptagenia cruentata.* Детали строения личинки.
33 — нижняя губа апикально (слева щетинки не показаны); 34 — вершина лабиального щупика при большом увеличении вентрально; 35 — нижняя губа: дорсально (слева) и вентрально (справа); 36 — вершина максиллярного щупика при большом увеличении вентрально; 37 — максилла вентрально; 38 — участок бедра дорсально.

фибриллезные доли оказываются позади листка и хорошо омываются водой (рис. 22—24). У личинок с малоподвижными тергалиями в покое тергалии расположены параллельно субстрату, так что фибриллезная доля оказывается постоянно под листком и не омывается водой. Однако у личинок с хорошо развитой фибриллезной долей и крупными листками фибриллезная доля заворачивается наверх, огибая сзади основание листка (рис. 27, 28). Нами были замечены и уродливые экземпляры с перевернутой тергалией, в этом случае фибриллезная доля растет прямо, не изгибаясь. Таким образом, фибриллезная доля, служащая для дыхания, в любом случае направлена в открытое пространство и омывается водой. Следовательно, положение тергалий у *Rhithrogenini*, при котором фибриллезная доля оказывается прикрепленной под листком и вынуждена заворачиваться, является вторичным.

При переходе личинок *Rhithrogenini* к жизни в быстрых потоках их тергалии утратили ставшую ненужной подвижность и одновременно приобрели важные адаптивные особенности. Во-первых, распластанные по субстрату неподвижные листки тергалий сводят на нет края тела личинки и тем самым облегчают ей удержание на камне: поток воды не отрывает личинку от камня, а прижимает к нему. Правда, подобное положение тергалий имеется и у обладающих подвижными тергалиями видов группы *venosus* рода *Ecdyonurus* (триба *Heptageniini*), так что тергалии, выполняющие гидродинамическую роль, имеются не только у *Rhithrogenini*. Гораздо существеннее, что преобразование тергалиальных мышц в мышцы медленного типа позволило в дальнейшем в отдельных группах *Rhithrogenini* преобразоваться всему жаберному аппарату в присасывательный диск, в котором тергалиальные мышцы служат для создания отрицательного давления за счет медленных, незначительных по амплитуде, но сильных сокращений. Формирование присасывательного диска происходило независимыми путями несколько раз в разных группах *Rhithrogenini*.

Помимо указанных выше особенностей строения ротового аппарата и тергалий, *Rhithrogenini* обладают также некоторыми другими синапоморфными признаками: особым строением латеральных парапсидных швов у имаго (Клюге, 1988 : рис. 86, 87, 90, 91), отсутствием обычных для многих поденок мутовок крепких щетинок на заднем крае члеников хвостовых нитей личинки (Клюге, 1988 : рис. 67—69), единым для всей трибы расположением щетинок на заднем крае бедер (Клюге, 1988 : рис. 50, 51). Так что эта триба представляет собой монофилетическую прогрессивную ветвь.

В трибе *Heptageniini*, как уже говорилось выше, сохраняется примитивное для подсемейства строение максиллярных щупиков и тергалий. Вместе с тем для всех *Heptageniini* характерны синапоморфные признаки, свидетельствующие о монофилии этого таксона: расширенная верхняя губа и суперлингва гипофаринкса (Клюге, 1988 : рис. 9, 12, 16, 20, 27) и сближенные VII и VIII брюшные нервные ганглии (Landa, 1969 : Fig. 4).

Происхождение *Cinygmini* остается неясным. Можно представить себе, что они связаны с *Rhithrogenini* и отделились от них на том этапе, когда тергалии уже утратили подвижность, а максиллярные щупики еще оставались неспециализированными (Клюге, 1988 : рис. 33). В пользу этого предположения говорит наличие синапоморфных признаков у *Rhithrogenini* и *Cinygmini*: отсутствие крепких щетинок на хвостовых нитях и сходное расположение щетинок на заднем крае бедра (Клюге, 1988 : рис. 48, 49). В то же время строение лабиального щупика *Cinygma* (Клюге, 1988 : рис. 23) сходно с таковым *Heptagenia* (Клюге, 1988 : рис. 13), *Dacnogenia* и группы подродов *Stenonema* и отличается от всех прочих групп *Heptageniinae* (Клюге, 1988 : рис. 3, 6, 10). Это может быть связано с общим происхождением *Cinygma* и *Heptagenia*; в таком случае *Cinygmini* не имеют никакой филогенетической связи с *Rhithrogenini*, а их общие апоморфные черты (малоподвижные тергалии, вооружение хвостовых нитей и бедер) следует объяснять конвергенцией.

Несмотря на большое разнообразие видов, включаемых нами в роды *Heptagenia* и *Ecdyonurus*, есть все основания считать, что каждый из этих родов является монофилетической группой.

Для всех представителей *Ecdyonurus* характерно наличие целого ряда апоморфных признаков, характерных только для этого рода и не встречающихся ни в каких других группах. Это, во-первых, беспорядочное расположение вентральных щетинок на максилле личинки (Клюге, 1988 : рис. 31). Якоб (Jacob, 1984) считает беспорядочное расположение щетинок у *Ecdyonurus* примитивным признаком, а их расположение в виде правильного ряда у *Heptagenia* прогрессивным. Однако не только во всех прочих родах подсем. *Heptageniinae* эти щетинки расположены в ряд (Клюге, 1988 : рис. 30, 33—39), но и в других группах поденок, имеющих гомологичные вентральные щетинки на максилле — *Arthropleidae, Oligoneuriidae*, эти щетинки также расположены в ряд. Следовательно, упорядоченное расположение щетинок в данном случае — исходное состояние, унаследованное *Heptageniinae* от их общего предка с *Arthropleidae* и *Oligoneuriidae*, и только у *Ecdyonurus* оно вторично изменяется.

Во-вторых, строение нервной цепочки и связанная с ним форма фуркастернума среднегруди имаго: только у *Ecdyonurus* заднегрудной ганглий так сильно сближен со среднегрудным и соединен с ним очень широкой сплошной непарной коннективой (Клюге, 1988 : рис. 77). Такая интеграция участка нервной системы, бесспорно, является апоморфным признаком.

В-третьих, для всех *Ecdyonurus* характерна особая форма глосс личинки, позволяющая отличить их от всех прочих родов (Клюге, 1988 : рис. 3). По всей видимости, исходной формой глосс для *Heptageniinae* была пирамидальная (сужающаяся к вершине, с далеко отстоящим от медиального края дорсальным ребром — Клюге, 1988 : рис. 4, 6, 18, 19, 99); такого типа глоссы встречаются в нескольких группах, которые, судя по другим признакам, не связаны между собой: подрод *Dacnogenia*, роды *Rhithrogena*, *Epeorus*. Так что форма глосс у *Ecdyonurus* является вторичной.

В-четвертых, расположение длинных щетинок в виде правильного ряда на заднем крае бедер также характерно только для *Ecdyonurus* (Клюге, 1988 : рис. 43, 44). Хотя у *Cinygma* и *Rhithrogenini* имеется очень сходный ряд щетинок, там он располагается несколько дорсальнее, а на самом заднем крае у *Rhithrogenini* имеется ряд очень коротких щетинок (Клюге, 1988 : рис. 48—51). Поэтому можно предположить, что в своем происхождении ряд длинных щетинок *Cinygma* и *Rhithrogenini* не связан с рядом щетинок у *Ecdyonurus*. У реофильных *Heptagenia* (т. е. у всех подродов, кроме *Kageronia*) также на заднем крае бедер развивается длинное опушение (Клюге, 1988 : рис. 45, 46), но по своему строению оно так резко отличается от ряда щетинок у *Ecdyonurus*, что не возникает сомнений в его независимом от *Ecdyonurus* происхождении.

В-пятых, все *Ecdyonurus* обладают сходной формой зубцов мандибул (Клюге, 1988 : рис. 25, 26), не встречающейся в других родах.

В-шестых, форма тергалий, несмотря на большое видовое разнообразие, имеет общие черты у всех видов *Ecdyonurus*. Это, в частности, характер специализации листка I тергалии, при котором листок сохраняет довольно большую площадь поверхности и в то же время не мнется отводимыми назад бедрами: листок узкий, направлен дорсально и изогнут по форме тергита (рис. 23). Это видоизменение противоположно тому, что имеет место у *Rhithrogenini*: там листок разрастается вперед и загибается вентрально, а здесь он разрастается назад и загибается дорсально. В роде *Heptagenia* подобного изгибания листка не происходит, у разных видов листок либо не видоизменен, либо просто уменьшен.

Форма листков II—VII тергалий у разных видов *Ecdyonurus* разнообразная, но во всех группах видов встречается треугольная (рис. 24) или близкая к ней форма, поэтому треугольную форму II—VII листков надо считать исходной для *Ecdyonurus*; для других родов, в том числе *Heptagenia*, треугольная форма тергалий не характерна.

В седьмых и восьмых, форма гипофаринкса (Клюге, 1988 : рис. 27) и рудимента третьего членика максиллярного щупика (Клюге, 1988 : рис. 31) очень сходна у всех видов рода *Ecdyonurus* и отличается от *Heptagenia*. Возможно, что форма этих частей близка к исходной для *Heptageniini*, но ее стабильность в пределах *Ecdyonurus* также подтверждает монофилию рода.

Роду *Heptagenia* свойственны более примитивные черты и большее их разнообразие в строении, чем у *Ecdyonurus*. Из апоморфных признаков, общих для всего рода *Heptagenia* и подтверждающих его монофилию, можно назвать, во-первых, характерное строение простернума имаго (Клюге, 1988 : рис. 80, 81), во-вторых, строение максиллярного щупика: рудимент третьего членика уменьшен по сравнению с другими родами, изогнут (Клюге, 1988 : рис. 30). В-третьих, в различных подродах *Heptagenia*, за исключением отдельных специализированных представителей, имеется сходное строение зубцов мандибул (Клюге, 1988 : рис. 24).

## ФИЛОГЕНИЯ РОДА ECDYONURUS

Род *Ecdyonurus* является самым крупным и самым широко распространенным родом *Heptageniinae* (он включает порядка 100—150 видов, его ареал совпадает с ареалом подсемейства). Род распадается на несколько естественных групп. В Западно-Палеарктическом секторе (области *2* и *3* на рис. 20, 21) четко выделяются 2 группы: группа *venosus—helveticus* и группа *lateralis* (описанная как род *Electrogena*). В Северной Америке различают 2 группы, описанные как роды *Leucrocuta* и *Nixe* (мы включаем их в группу *joernensis*). В Африке выделяются также 2 обособленные группы, описанные как роды *Afronurus* и *Notonurus*. В то же время среди азиатских видов есть виды, близкие к перечисленным группам (кроме группы *venosus—helveticus*), и виды, промежуточные между этими группами. Вероятно, центр ареала рода *Ecdyonurus* находится в Азии. Здесь род представляется разнообразным, но не дробимым на группы более низкого ранга, можно лишь условно говорить о группах видов. По краям ареала (в Европе, Африке и Америке) род распадается на более или менее четко очерченные группы видов. Наиболее примитивной, вероятно, является группа *joernensis*, характерная для Амфипацифического сектора (области *5* и *7* на рис. 20, 21). Личинки многих видов этой группы сохраняют плавательные волоски на хвостовых нитях, у некоторых видов способ плавания напоминает *Heptagenia*, тогда как личинки большинства видов *Ecdyonurus* приобретают более прогрессивный и более выгодный способ плавания по сравнению с личинками *Heptagenia* (Клюге и др., 1984). Пенис у имаго в группе *joernensis* сохраняет дорсолатеральные шипы и хорошо развитые титилляторы, свойственные многим видам в других родах, в том числе большинству *Heptagenia*.

## ФИЛОГЕНИЯ РОДА HEPTAGENIA

Наиболее обособленным в роде *Heptagenia* следует считать подрод *Kageronia*. Жесткое ребро на втором членике максиллярного щупика у *Kageronia* (Клюге, 1988 : рис. 10) такое же, как в других родах *Heptageniinae* (Клюге, 1988 : рис. 3, 6), но не такое, как в других подродах рода *Heptagenia* (Клюге, 1988 : рис. 13). Сходство в строении этого ребра у *Kageronia, Ecdyonurus* и *Rhithrogenini* можно объяснить как симплезиоморфное, тогда как особое строе-

ние этого ребра у *Heptagenia* s. str., *Dacnogenia* и группы подродов *Stenonema* является вторичным и свидетельствует об их едином происхождении. У *Kageronia* щетинки на заднем крае бедра (Клюге, 1988 : рис. 47) напоминают щетинки поденок из других семейств, отличающихся от *Heptageniinae* менее специализированными ногами. По строению глосс (Клюге, 1988 : рис. 7, 8), гипофаринкса (Клюге, 1988 : рис. 9) и тергалий *Kageronia* отличается от прочих подродов рода *Heptagenia* в той же степени, как эти подроды различаются между собой. Вероятно, подрод *Kageronia* рано отделился от общей ветви *Heptagenia*, до возникновения типичного для прочих *Heptagenia* строения лабиального щупика и щетинок на бедрах. Так что *Kageronia* можно считать наиболее примитивной группой среди современных *Heptageniinae*. Распространение *Kageronia* в центральной части ареала подсем. *Heptageniinae* (т. е. в Палеарктике, причем все 3 известных вида в Восточной Палеарктике) и нахождение одного из современных видов *Kageronia* в самых древних отложениях, из которых известны *Heptageniinae* (см. выше), не противоречит представлению о древности и примитивности *Kageronia*. В то же время *Kageronia* — монофилетическая группа, о чем свидетельствует особая полукруглая форма глосс (Клюге, 1988 : рис. 8), заостренные листки тергалий и редукция фибриллезной доли VII тергалии у всех трех видов.

После отделения главного ствола *Heptagenia* от *Kageronia*-подобного предка произошло разделение этого ствола на *Dacnogenia* и ветвь *Heptagenia—Stenonema*. *Dacnogenia* имеет мандибулы и максиллы, специализированные для разгрызания твердых предметов, и необычную форму гипофаринкса (Клюге, 1988 : рис. 20). Ветвь *Heptagenia—Stenonema* имеет один синапоморфный признак: глоссы более или менее уплощены, их дорсальное ребро приближено к медиальному (Клюге, 1988 : рис. 11, 14, 15, 17), тогда как у *Dacnogenia* глоссы пирамидальные (Клюге, 1988 : рис. 18, 19), сходные с таковыми *Rhithrogenini* и, видимо, сохраняющие примитивный для подсемейства облик. Подрод *Dacnogenia* представлен единственным палеарктическим видом; вероятно, все описанные выше эволюционные преобразования происходили на территории Евразии.

Далее ветвь *Heptagenia—Stenonema* распадается на *Heptagenia* s. str. и группу подродов *Stenonema*. При этом *Heptagenia* s. str. сохраняет примитивное строение тергалий, а гипофаринкс приобретает специфическую лировидную форму (Клюге, 1988 : рис. 12). В группе *Stenonema* заднее ребро тергалий приобретает специфическое строение (Клюге, 1988 : рис. 55), а гипофаринкс сильно расширяется (Клюге, 1988 : рис. 16). Так же как в подроде *Kageronia*, в группе подродов *Stenonema* тергалии VII пары не имеют фибриллезной доли; ее редукция произошла независимо в этих группах, так же как независимо от них такая же редукция произошла в роде *Ecdyonurus* и подроде *Ironodes* рода *Epeorus*.

Подрод *Heptagenia* представлен небольшим числом видов, но широко распространен по всей Голарктике и, видимо, является более древним, чем группа подродов *Stenonema*.

Группа подродов *Stenonema* возникла, видимо, относительно недавно в восточной части Северной Америки и не успела распространиться за пределы этой территории, несмотря на то что приуроченность к равнинным водоемам должна способствовать более широкому ее распространению.

## ПРОИСХОЖДЕНИЕ RAPTOHEPTAGENIA

До недавнего времени личинку этого рода ошибочно относили к роду *Anepeorus* (Burks, 1953, и др.), который был исходно описан по имаго. На основании признаков имаго и личинок род *Anepeorus* выделялся в особое подсем. *Anepeorinae* Edmunds et Traver, 1959 (Edmunds et al., 1963; McCafferty,

Edmunds, 1979, и др.). Однако впоследствии были выведены имаго из личинок и установлено, что личинки, приписывавшиеся *Anepeorus* sp., в действительности относятся к *Heptagenia cruentata* Walsh, 1863, известному прежде только по имаго (Whiting, Lehmkuhl, 1987), в связи с чем для этого вида был выделен род *Raptoheptagenia* Whiting et Lehmkuhl, 1987. Нами исследована одна зрелая личинка *R. cruentata*, любезно предоставленная В. Л. Петерсом (США, Талахасский университет).

По признакам личинок *R. cruentata* очень резко отличается от всех *Heptageniinae*: нижняя губа не скребущая, а хватательная, лабиальные щупики превращены в острые склеротизованные крючья для схватывания добычи (подобно тому, как это имеет место у личинок *Odonata*) — рис. 33, 35; прочие части ротового аппарата также сильно специализированы и приспособлены для хищничества (рис. 37; McCafferty, Provonsha, 1986 : Fig. 6, 10, 13, 16). Кроме того, тергалии смещены на вентральную сторону, что вообще очень редко встречается у поденок и неизвестно ни у каких других *Heptageniidae*. Так что личинка не соответствует диагнозу подсем. *Heptageniinae* (Клюге, 1988 : 292) и на основании этого может быть формально выделена в особое подсемейство. Однако по своему происхождению *Raptoheptagenia*, по всей видимости, тесно связан с *Heptagenia* и на основании этого помещается в подсем. *Heptageniinae* (Whiting, Lehmkuhl, 1987). О близости *Raptoheptagenia* и *Heptagenia* свидетельствует как строение имаго, так и некоторые черты в строении личинки.

О происхождении *Raptoheptagenia* из типичных *Heptageniinae* со скребущим ротовым аппаратом свидетельствует строение мускулатуры нижней губы, которое у *Raptoheptagenia* (рис. 35) принципиально не отличается от такового *Heptageniinae* (Клюге, 1988 : рис. 3) и резко отличается от прочих *Ephemeroptera*. Лабиальные щупики *Raptoheptagenia* хотя и специализировались как острые хватательные щипцы, но сохранили на своих остриях микроскопические рудименты скребущих щетинок (рис. 34).

О филогенетической связи *Reptoheptagenia* и трибы *Heptageniini* свидетельствует примитивное строение мышц максиллярного щупика (рис. 37), расширенная верхняя губа и расходящиеся суперлингвы гипофаринкса (McCafferty, Provonsha, 1986 : Fig. 6, 13). Как сообщил в своем письме В. П. Мак'Кафферти, имаго *Raptoheptagenia* имеют такие же латеральные парапсидные швы, как и у типичных *Heptageniini* (Клюге, 1988 : рис. 88). В отличие от типичных *Heptageniini* у *Raptoheptagenia* отсутствуют мутовки крепких щетинок на хвостовых нитях: возможно, это связано с общей редукцией крепких щетинок и заменой их тонкими волосками на всем теле (в том числе на поверхности бедер — рис. 38). О характере движений тергалий *Raptoheptagenia* сведений, к сожалению, нет.

О том, что *Raptoheptagenia* филогенетически не связаны с *Ecdyonurus* свидетельствуют вентральный ряд щетинок, сохранившийся на максилле, (рис. 37), примитивное строение нервной цепочки в груди (такое же, как у *Heptagenia* — Клюге, 1988 : рис. 75) и однообразная форма всех пар тергалий, сходная с некоторыми видами подрода *Heptagenia*.

О связи *Raptoheptagenia* с родом *Heptagenia* может свидетельствовать вооружение заднего края бедер: у тех и других имеются многочисленные длинные тонкие волоски и редкие крепкие щетинки (рис. 38, Клюге, 1988 : рис. 45). У личинок рода *Heptagenia* рудимент третьего членика максиллярного щупика имеет наименьшие размеры среди всех *Heptageniinae* (Клюге, 1988 : рис. 30), а у *Raptoheptagenia* этот членик исчез совсем (рис. 36).

Признаки в строении ротового аппарата, по которым различаются подроды рода *Heptagenia* (форма глосс, гипофаринкса, лабиального щупика) у *Raptoheptagenia* сильно изменены в связи с хищной специализацией. О родстве *Raptoheptagenia* с подродом *Heptagenia* свидетельствует строение имаго: строение гениталий, очень сходное с *Heptagenia* (*Heptagenia*) *flavescens*

(Walsh), *H.* (*H.*) *longicauda* (Steph.) и *H.* (*H.*) *lutea* Kluge; желтая окраска, характерная для многих видов подрода *Heptagenia*; укороченный первый членик передней лапки. Отличия *Raptoheptagenia* от *Heptagenia* s. str. по признакам имаго отсутствуют (Whiting, Lehmkuhl, 1987), в связи с чем, возможно, будет целесообразнее рассматривать *Raptoheptagenia* как один из подродов рода *Heptagenia*, имеющий четкий диагноз только по признакам личинок.

## ДИВЕРГЕНЦИЯ RHITHROGENA И ВЕТВИ BLEPTUS—EPEORUS

У личинок всех *Epeorus* и *Bleptus* в отличие от всех прочих *Heptageniinae* редуцирован парацерк. Вообще редукция парацерка характерна для реофильных личинок поденок, но в других семействах поденок парацерк редуцируется легко, многократно и независимо даже у близких видов (например, в сем. *Baetidae*). У *Heptageniinae* парацерк личинки очень стабилен, никогда не бывает укорочен по сравнению с церками и может быть только два резко различающихся состояния: вполне развитый парацерк, равный по длине и толщине церкам (большинство *Heptageniinae*), либо крайне уменьшенный одночлениковый рудимент (*Bleptus* и *Epeorus*).

О монофилии ветви *Bleptus—Epeorus* свидетельствуют строение мезонотума имаго: если у всех прочих *Heptageniinae* имеется характерный поперечный шов (во всех родах одинаковой формы) (Клюге, 1988 : рис. 84—91), то у *Bleptus* и *Epeorus* этот шов совершенно исчезает (Клюге, 1988 : рис. 92).

Кроме того, у *Bleptus* и *Epeorus* первые две анальные жилки начинаются от общего ствола (рис. 32), тогда как у всех прочих *Heptageniinae* они начинаются независимо (рис. 31) или соединены лишь в самом основании.

Если возникновение ветви *Bleptus—Epeorus* связано с приобретением новых специфических признаков, то род *Rhithrogena* в принятом нами объеме характеризуется лишь набором симплезиоморфных черт.

## ФИЛОГЕНИЯ РОДА RHITHROGENA

Наиболее обособленной группой этого рода является ориентальный подрод *Paegniodes*. По строению максиллы (вентральный ряд щетинок параллелен внутреннему краю, основание флексора максиллярного щупика отчасти прикреплено к внешней стенке первого членика — Клюге, 1988 : рис. 38), *Paegniodes* сходен с *Epeorus* (Клюге, 1988 : рис. 35) и с *Bleptus* (Клюге, 1988 : рис. 97) и отличается от подродов *Cinygmula* и *Rhithrogena*, у которых вентральный ряд щетинок загибается кнаружи, а основание флексора прикреплено только к базальной стенке членика (Клюге, 1988 : рис. 39). Кроме того, в подродах *Cinygmula* и *Rhithrogena* максиллярный щупик с темной каймой, огибающей скребущие щетинки (Клюге, 1988 : рис. 39, 41); этот признак является синапоморфным, он не встречается в других группах *Heptageniinae*, но устойчиво сохраняется у всех видов обоих подродов, несмотря на значительное различие в строении максиллярного щупика у *Cinygmula* и *Rhithrogena*. Это свидетельствует о том, что *Cinygmula* и *Rhithrogena* имеют общее происхождение, а *Paegniodes* раньше отделился от их общего предка.

После отделения *Paegniodes* произошло разделение *Cinygmula* и *Rhithrogena*, при этом *Rhithrogena* является более прогрессивной группой по сравнению с *Cinygmula*. Строение максиллярного щупика достигает здесь наибольшей специализации, скребущие щетинки на нем занимают площадь бо́льшую, чем у всех прочих *Rhithrogenini*, и имеют уникальное гребенчатое строение (Клюге, 1988 : рис. 41, 42). Тергалии у личинок подрода *Rhithrogena* образуют законченный присасывательный диск с сильным разрастанием вперед тергалий I пары и продольной складкой на тергалиях VII пары, в то время как у *Cinygmula* имеется лишь тенденция к образованию такого диска (Клюге, 1988 :

рис. 57, 58). Если присасывательный диск в принципе может возникать независимо в разных группах (Клюге, 1988 : рис. 59, 62), то уникальное строение максиллярного щупика свидетельствует о монофилии подрода *Rhithrogena*.

Подрод *Cinygmula* также является монофилетическим, а не просто предковой группой для *Rhithrogena*. Об этом свидетельствуют синапоморфные признаки, свойственные всем исследованным нами личинкам *Cinygmula*: частичная или полная редукция фибриллезной доли тергалий и редукция плавательных волосков на хвостовых нитях (тогда как у *Rhithrogena* сохраняются короткие волоски). При этом интересно обратить внимание на то, что личинки *Cinygmula* при плавании так же пользуются хвостовыми нитями, как и *Rhithrogena* (Клюге и др., 1984); те и другие плавают редко, причем у личинок подрода *Rhithrogena*, живущих в быстрых потоках, возможностей для плавания еще меньше, чем у *Cinygmula*. Так что отсутствие волосков у всех *Cinygmula* и наличие их у всех *Rhithrogena* s. str. можно скорее объяснить не адаптивным значением волосков, а монофилией подрода *Cinygmula*. Филогенетическая целостность и относительная молодость подрода *Cinygmula* подтверждается также го локальным распространением, охватывающим только Амфипацифический сектор (области *4—7* на рис. 20, 21).

## ДИВЕРГЕНЦИЯ BLEPTUS И EPEORUS

Становление рода *Epeorus* явилось следующим после обособления трибы *Rhithrogenini* шагом по пути специализации *Heptageniinae* к жизни в потоках. Именно среди *Epeorus* есть виды, наиболее реофильные среди всех поденок и живущие на самых быстрых участках горных потоков. На вентральной стороне тергалий у всех *Epeorus* имеются многочисленные микроскопические крючки, усиливающие сцепление личинки с субстратом (Клюге, 1988 : рис. 56). Такого строения крючки неизвестны ни у каких других поденок, так что их наличие свидетельствует в пользу монофилетического происхождения рода *Epeorus*. Кроме того, у личинок всех *Epeorus* в отличие от *Bleptus* имеются очень густые длинные волоски на переднем крае головы и дорсальном крае голеней, а часто также на дорсальной стороне церок. Подобные волоски возникают независимо у разных уплощенных личинок поденок (например, *Platybaetis* из сем. *Baetidae*), они, вероятно, играют какую-то гидродинамическую роль.

## ФИЛОГЕНИЯ РОДА EPEORUS

Обособленное положение среди всех *Epeorus* занимает подрод *Ironodes*. Личинки *Ironodes* имеют сходную с *Bleptus* и отличную от прочих *Epeorus* форму гипофаринкса, мандибул и максилл (Клюге, 1988 : рис. 29, 34, 35). Для всех *Epeorus*, за исключением *Ironodes*, характерно особое, не встречающееся ни у каких других *Heptageniidae* строение максилл: они очень крепкие, совершенно лишены гребенчатых щетинок и волосков на апикальном крае, с тремя очень массивными апикальными зубцами (Клюге, 1988 : рис. 36). Уникальное строение максилл у всех *Epeorus*, кроме *Ironodes*, свидетельствует о том, что отделение *Ironodes* произошло раньше разделения остальных подродов.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Клюге Н. Ю. Современный вид поденок (Ephemeroptera, Heptageniidae) в балтийском янтаре // Палеонт. журн. 1986. № 2. С. 111—112.

Клюге Н. Ю. Ревизия родов сем. Heptageniidae (Ephemeroptera). I. Диагнозы триб, родов и подродов подсем. Heptageniinae // Энтомол. обозр. 1988. Т. 67, вып. 2. С. 291—313.

Клюге Н. Ю., Новикова Е. А., Бродский А. К. Движения личинок поденок (Ephemeroptera) при плавании, дыхании и чистке // Зоол. журн. 1984. Т. 63, вып. 9. С. 1345—1354.
Чернова О. А. Личинка поденки из неогена Западной Сибири (Ephemeroptera, Heptageniidae) // Зоол. журн. 1962. Т. 41. С. 943—945.
Чернова О. А. Новые раннеюрские поденки (Ephemeroptera, Epeoromimidae и Mesonetidae) // Энтомол. обозр. 1969. Т. 48. С. 153—161.
Чернова О. А. О системе отряда поденок (Ephemeroptera) ископаемых и современных // Энтомол. обозр. 1970. Т. 49, вып. 1. С. 124—145.
Чернова О. А. Отряд Ephemerida Latreille, 1810. Поденки // Историческое развитие класса насекомых. М.: Наука, 1980. С. 31—36.
Burks B. D. The mayflies, or Ephemeroptera, of Illinois // Bull. Ilinois Nat. Hist. Surv. Urbana. 1953. Vol. 26. P. 1—216.
Edmunds G. F. Jr. Biogeography and evolution of Ephemeroptera // Ann. Rev. Ent. 1972. Vol. 17. P. 21—42.
Edmunds G. F. Jr., Allen R. K., Peters W. L. An annotated key to the nymphs of the families and subfamilies of mayflies (Ephemeroptera) // Univ. Utah, biol. ser. 1963. Vol. 13. P. 1—49.
Jacob U. Larvae Oberflächenskulpturen bej Ephemeropteren und ihr Wert zür Taxonomie und Systematik // Proc. IV Intern. Conf. on Ephemeroptera. Prague, 1984. P. 181—191.
Jensen S. L., Edmunds G. F. Jr. Some phylogenetic relationships within the family Heptageniidae // Proc. 1st Int. Conf. on Ephemeroptera. Tallahassee, 1973. P. 82—87.
Kluge N. Ju. Phylogeny and higher classification of Ephemeroptera // Proc. 7th Int. Conf. on Ephemeroptera, August 3—6, 1992, Orono, Maine, USA (in press).
Landa V. Comparative anatomy of mayfly larvae (Ephemeroptera) // Acta Ent. Bohemosl. 1969. Vol. 66. P. 289—316.
McCafferty W. P. The cladistics, classification, and evolution of the Heptagenioidea (Ephemeroptera) // Overview and strategies of Ephemeroptera and Plecoptera (Proc. 6th Int. Conf. on Ephemeroptera 24—28 July 1989, Granada, Spain). 1991. P. 87—102.
McCafferty W. P., Provonsha A. V. Comparative mouthpart morphology and evolution of the carnivorous Heptageniidae (Ephemeroptera) // Aquat. Insects. 1986. Vol. 8. N 2. P. 83—89.
Whiting E. R., Lehmkuhl D. M. Raptoheptagenia cruentata gen. nov. (Ephemeroptera, Heptageniidae), new association of the larva previously thought to be Anepeorus with the adult of Heptagenia cruentata Walsh // Canad. Ent. 1987. Vol. 119. N 5. P. 405—407.

Санкт-Петербургский
государственный университет.

Поступила 9 XI 1989.

## SUMMARY

The origin of the subfamily *Heptageniinae* and the phylogenetic relations of the following groups of this subfamily are discussed: tribe *Heptageniini* — genera *Ecdyonurus*, *Heptagenia* (with subgenera *Kageronia*, *Dacnogenia*, *Heptagenia*, group of subgenera *Stenonema*); tribe *Cinygmini*; tribe *Rhithrogenini* — genera *Rhithrogena* (with subgenera *Paegniodes*, *Cinygmula*, *Rhithrogena*), *Bleptus*, *Epeorus* (with subgenus *Ironodes* and group of subgenera *Epeorus*); the origin of *Raptoheptagenia* — the taxon with uncertain rank is also discussed. Monophyly of each branch figured on the phylogenetic scheme is proved. There are no such differences in the structure of tracheal system and malpighian tubes between tribes *Heptageniini* and *Rhithrogenini* that were described in literature. *Epeoromimidae* are not related to *Heptageniidae*, fossil *Heptageniidae* are known only from Eocene and Miocene.