

550
P601
АКАДЕМИЯ НАУК СССР

**ТРУДЫ
ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКОГО
ИНСТИТУТА**

ТОМ XVI

В. В. РОДЕНДОРФ

**ЭВОЛЮЦИЯ И КЛАССИФИКАЦИЯ
ЛЕТАТЕЛЬНОГО
АППАРАТА НАСЕКОМЫХ**



ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР

МОСКВА

1949

ЛЕНИНГРАД

п. 47а

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ТРУДЫ
ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКОГО
ИНСТИТУТА

ТОМ XVI

Б. В. РОДЕНДОРФ

ЭВОЛЮЦИЯ И КЛАССИФИКАЦИЯ
ЛЕТАТЕЛЬНОГО
АППАРАТА НАСЕКОМЫХ

(С 133 рисунками в тексте)



ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР
МОСКВА 1949 ЛЕНИНГРАД

п-47
565

39112

Р601 Родендорф, Б. В.

Эволюция и классификация
летательного аппарата насекомых

1949

17/2/49 Барникова

13р.

обычно бывает поражен...
широким, искусным использова...
слушать часами, испытывая подлин...

Первым манасчи, имя которого сохранилось до наших дней, является Кельдибек. Он родился в начале XVII в. и происходил из рода Азык. В дошедших до нас рассказах о нем много фантастического: начинал петь—дрожала юрта, поднимался ураган с громом и шумом, в воздухе налетали невидимые всадники—дружина, от топота их копыт содрогалась земля.

Преемником Кельдибека не без основания считается певец-манасчи Балык, родившийся в Чуйской долине в Борукчу. Наибольшая популярность и расцвет таланта Балыка относятся к первой половине XIX в. Балык прожил до старости, равную столетию, отделяющему Кельдибека от дружина манасчи Сагымбая, который был самым выдающимся манасчи своего времени.

Сагымбай родился в 1867 г. на южном берегу озера Иссык-Куль из рода Саяк. Здесь он провел детство, здесь он слышал таких выдающихся сказителей...

575

У

ОТВЕТСТВЕННЫЙ РЕДАКТОР
Д. В. ОБРУЧЕВ

ПРЕДИСЛОВИЕ

Эта работа посвящена рассмотрению летательных органов насекомых и выяснению различных форм их взаимоотношений. Особое значение имеет обзор современного состояния наших знаний по полету насекомых.

Решение основной задачи — всесторонний анализ типов летательных аппаратов и полета насекомых — имеет большое значение: полет в эволюции класса насекомых был одной из важнейших новых функций, развитие которой определило необычайно разнообразную дифференциацию и широчайшее распространение этих животных, в своем разнообразии далеко превысивших все остальные классы и типы. Поэтому имеет большое значение освещение взаимоотношений и истории отдельных типов летательных аппаратов, выяснение их конвергентного или параллельного развития: все это дает полезнейшие данные для понимания путей и причин конкретного филогенетического процесса в различных группах насекомых. Изучение истории полета — ведущей функции в эволюции насекомых — особенно важно потому, что позволяет вплотную подойти к освещению взаимоотношений организма и среды обитания. Изменения летательных аппаратов насекомых в их филогенезе, отражая соответственные изменения летательной функции и биологии насекомого, тем самым позволяют дать причинное объяснение осуществившемуся пути эволюции.

Кроме того, функциональный анализ органов движения относительно прост и позволяет точно оценивать биологическое значение каждого изменения. Крыло насекомого — сложный живой орган, обладающий обширным нервным и сосудистым аппаратом, управляемый разнообразными мышцами. Необычайно разнообразная дифференциация крыльев и летательной функции в истории насекомых объяснима лишь на основе наследования приобретенных посредством упражнения новых качеств летательного аппарата — путем усиления соответственных мышц, интенсификации деятельности нервных аппаратов (сензориев) на различных участках крыла и циркуляции гемолимфы в тех или других жилах. Пресловутые «мутации» и «мутационный процесс» формальной генетики, конечно, ни в какой мере не имеют отношения к реальной эволюции полета насекомых и тем самым к их филогенезу.

Помимо теоретического значения, выяснение типов полета насекомых полезно для правильного развития исследований по механике полета: установление определенной классификации форм летательных аппаратов, охватившей все громадное разнообразие летающих насекомых, позволит исследователям-механикам правильно выбирать для механического анализа нужные группы насекомых, изучение которых будет наиболее продуктивным, исключит момент случайности в выборе материала.

39112
Библиотека Ученгизского
Филиала А.Н. СССР

Обилие насекомых, их крайнее разнообразие в современной фауне явились причиной относительно слабой изученности самого процесса полета различных насекомых.

Всего лишь у 20—30 форм насекомых были изучены главные особенности их полета — скорость, характер движения крыльев, вес, строение и действие мускулов и скелета в полете. Это относительно ничтожное количество форм было весьма случайно подобрано, распределяясь неравномерно среди немногих групп насекомых, — исследовались преимущественно виды насекомых, связанные с человеком или легко добываемые вблизи жилищ, в садах и полях.

Полет представителей многих обширных и важных групп насекомых, обладателей своеобразных типов летательных аппаратов (например, представителей перокрылости, невроптеригии и ряда других), до сих пор был вовсе не изучен. Все это не позволило мне с достаточной полнотой осветить физиологические особенности полета, не дало возможности полно описать механику полета представителей некоторых важных типов. Эти, несомненно, реально существующие типы пришлось поэтому характеризовать главным образом морфологическими особенностями — их функциональная характеристика во многих случаях осталась неполной и часто ограничивалась лишь немногими случайными данными.

Мне кажется, однако, что полученные результаты с ясностью показали всю обширность этой проблемы и перспективность дальнейшего изучения полета насекомых. Настоящее исследование является лишь первой попыткой биолога подвести итоги изучения полета насекомых и наметить пути и задачи будущих работ в этой обширной области энтомологии. Все, что до сих пор было сделано по изучению механики полета насекомых, осветило лишь немногие главные особенности полета и показало необходимость разработки целого ряда определенных конкретных вопросов.

Я хочу выразить благодарность всем тем, благодаря содействию которых я смог закончить это исследование.

В первую очередь считаю своим приятным долгом выразить благодарность Хачатуру Седраковичу Коштоняцу за высказанные им советы и пожелания изучать полет насекомых. Это явилось первым импульсом, заставившим меня заняться настоящей темой.

Осуществить эту работу первоначально я предполагал в более узких границах, думая составить лишь расширенный литературный обзор; по ходу работы оказалось возможно значительно увеличить объем и масштабы рассматриваемого материала, в результате чего мне удалось получить некоторые данные более общего характера, — в этом я в большой мере обязан моей жене, Ольге Александровне Черновой, много помогавшей мне советами.

Я особенно признателен Николаю Яковлевичу Кузнецову за большой и неблагодарный труд просмотра рукописи этой работы и за целый ряд весьма существенных и полезных замечаний и советов.

Большую помощь в составлении рефератов и библиографировании работ по полету насекомых мне оказала Ольга Михайловна Мартынова, которой я выражаю искреннюю благодарность.

Много ценных данных мне сообщили: Г. Я. Бей-Биенко, А. А. Завхатки, А. А. Кириченко, А. Н. Махотин, М. Н. Никольская, В. В. Попов, А. А. Рихтер, А. А. Штакельберг; всем этим лицам я выражаю глубокую благодарность.

В. Родендорф

1. ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ ПОЛЕТА НАСЕКОМЫХ

Способность совершать активный полет есть наиболее характерная черта насекомых. С первых шагов натуралистов, начавших изучать насекомых, эта особенность стала привлекать наибольшее внимание. Присутствие крыльев, их число и строение было первым, что дало название группам насекомых, хорошо их характеризовало и отличало друг от друга. Особенности строения крыльев — их форма и различные придатки, жилкование, окраска — оказались наиболее удобными систематическими признаками, позволившими изучать системы групп громадного большинства насекомых. Все это обусловило относительно высокую изученность крыльев насекомых, значительно превосходящую исследованность большинства других органов тела.

Значительно запоздало изучение других морфологических особенностей тела насекомого, обуславливающих функцию полета, — скелетного аппарата, обеспечивающего подвижность крыльев, и двигателя — системы мышц, приводящих крылья в движение.

Но наиболее слабо изученным оставался сам процесс полета, его механика. Долгое время исследование полета ограничивалось лишь самым примитивным наблюдением летящего насекомого; основные причины этого очевидны. С одной стороны, изучение полета требовало от энтомолога совсем иной, чуждой для биолога, методики исследования, заставляло его применять особые технические методы, чтобы осветить такие моменты, как скорость полета, траектории крыльев, нагрузка и т. д. С другой стороны, решение всех этих сложных и разнообразных задач очень сильно тормозилось большими техническими трудностями, отсутствием приспособленной аппаратуры. Лишь в последнее время удалось добиться успехов в деле исследования некоторых сторон этой обширной и сложной проблемы.

Поэтому в настоящее время имеет место крайняя неравноценность, нестрога и исследованности разных сторон проблемы полета насекомых. Необычайно разнообразны и обширны данные по строению крыльев насекомых, рассеянные в громадной энтомологической литературе по систематике, палеонтологии и морфологии насекомых¹; полный учет и использование их сами по себе представляют весьма трудоемкую, хотя и благодарную задачу. Значительно меньше данных существует по двигательному аппарату — мускулатуре грудного отдела насекомых; существующие работы освещают далеко не все группы насекомых. Еще менее исследован скелет сочлененных областей крыльев и грудных склеритов, который известен лишь для главных групп, притом обычно весьма поверхностно.

¹ По этой причине в список литературы не включены весьма многочисленные работы по систематике и морфологии насекомых, использовавшиеся мной для разбора эволюции летательного аппарата.

Обращаясь, наконец, к исследованиям, специально посвященным механике полета, можно сказать, что они буквально единичны, особенно те, которые охватывают определенный вопрос более или менее широко.

Все это весьма затрудняет задачу библиографа полета насекомых. Очевидно, что нельзя ограничиться рассмотрением одних лишь исследований по механике полета — необходимо также учесть и работы по строению органов полета — крыльев и их двигателей — мышц. При этих условиях очень трудно достичь исчерпывающей полноты в обзоре всех существующих данных.

Первыми исследованиями, посвященными специально строению крыльев и особенностям полета насекомых, явились работы Шабрие (Chabrier, 1820—1822), опубликованные более ста лет тому назад во Франции. Шабрие исследовал особенности насекомых различных отрядов — жуков (*Melolontha*), стрекоз, сетчатокрылых (*Myrmeleon*, *Ascalaphus*), ручейников (*Phryganea*), перепончатокрылых (*Bombus*, *Xylocopa*), прямокрылых (*Locusta migratoria* L.), хоботных, чешуекрылых и двукрылых; в этих же работах делаются попытки сравнения насекомых с птицами, исследуются некоторые механические качества насекомых и т. д. Не останавливаясь на общих морфологических и систематических исследованиях насекомых, затрагивающих также и органы их полета — крылья и грудной отдел, которые начали появляться с начала прошлого века, следует сказать, что сравнительно долгое время после работ Шабрие мы не находим специальных исследований по полету. Стоит упомянуть лишь статью Гуро (Gougeau, 1843), посвященную исследованиям значения жужжальцев двукрылых — рудиментов задней пары крыльев. Лишь с шестидесятых годов XIX века изучение полета насекомых становится более интенсивным. Так, в работах Ландуа (Landois, 1867, 1874) подвергается специальному изучению полет насекомых, в частности, делается попытка установить число взмахов крыльев по высоте звука, издаваемого насекомыми при их полете, по тону их жужжания. Жирар (Girard, 1862) публикует наблюдения над полетом насекомых. Бодю (Baudelot, 1868) исследует механизмы расправления и складывания задних крыльев жуков.

Крупным шагом вперед явились исследования Белл-Петигру (Bell-Pettigrew, 1868, 1871, 1875, 1893), в которых впервые были освещены основные особенности летательных движений насекомых, выяснена траектория, которую описывает крыло, и другие важные черты полета. Почти в это же время начались исследования известного французского физиолога Марей (Marey, 1869a, 1869b, 1872, 1879, 1895); эти работы позволили поставить изучение полета на правильный путь и применением новой методики, разработки новых технических приемов и аппаратов дали возможность осветить главнейшие особенности процесса полета. В конце шестидесятых годов появляются и другие отдельные исследования, также посвященные рассмотрению особенностей полета насекомых и сравнению его с полетами птиц и летучих мышей, — такова работа Крауц-Ганзена (Kraug-Hansen, 1869).

Семидесятые годы прошлого века охарактеризованы дальнейшим расширением исследований. В это время продолжают выходить новые работы Марей, Белл-Петигру (см. выше). Новые исследователи — Плато (Plateau, 1871, 1872a, 1872b), Жусе-де-Белесм (Jousset de Bellesme, 1878, 1879), Татэн (Tatin, 1876, 1877) изучали положение центра тяжести тела насекомого и пытались эти данные применить к объяснению управляемости полета. Перез (Peretz, 1878), Крапхер (Krapcher, 1882) исследовали акустические свойства летящих насекомых. Ряд работ затрагивает общие черты полета насекомых и сравнивает его с полетом других животных — таковы статьи Кюнкель д'Эркуля (Künckel d'Herculeis, 1876), Штрассера (Strasser, 1878, 1880), Гартингеа (Hartings, 1877).

К началу восьмидесятых годов изучение морфологии грудного отдела насекомых — мышц и скелета — достигает больших успехов и переходит на более высокую ступень, характеризующуюся тесным объединением исследований морфологии и механики полета. Авторы, описывая мускулатуру и строение скелета груди и оснований крыльев, делают заключения о характере полетных движений, о механизме действия мышц и крыльев. Таковы работы русского исследователя Полетаева (1879, 1880, 1881) о крыловых мышцах стрекоз и бабочек, исследования Адольфа (Adolph, 1880, 1881, 1883) по строению крыльев перепончатокрылых и других насекомых, Молейра (Moleyre, 1882) по клопам, Люкса (Luks, 1883) о мышцах, Грабера (Gräber, 1884) о механике полета, Пужада (Poujade, 1884) о высоте полета насекомых и др. Особенно крупное значение имеют работы Амана (Aman, 1883, 1884a, 1884b, 1885, 1901), Ленденфельда (Lendenfeld, 1880, 1881) и Мюлленгофа (Müllenhoff, 1884, 1885a, 1885b). Аман, изучая строение мышц и крыльев самых разнообразных насекомых, освещает механику полета и делает попытку точного анализа особенностей крыльев, именно значения их формы для полета; эти исследования до сих пор имеют важное значение, являясь классическими работами по механике полета насекомых. Ленденфельд подробно исследовал строение крылового аппарата стрекоз — его мышц и скелета, показав своеобразие и обособленность этих насекомых. Другого рода были работы Мюлленгофа, изучавшего механику полета птиц и насекомых; в результате своих исследований он дал подробный анализ размеров поверхности крыльев и работы, производимой в полете. Значение этих работ до сих пор очень велико. Механику полета насекомых в своих исследованиях, посвященных главным образом птицам, затрагивает и Джевецкий (1887).

Десятилетие могут быть охарактеризованы сокращением исследований полета насекомых. Помимо последних работ Марей и Белл-Петигру (см. выше), можно отметить исследования Бэтэ (Bethe, 1894) о равновесии насекомых, Гриффини (Griffini, 1896) о полете жуков-плавунцов и Жапа (Janet, 1899) о механике полета.

Десятитомные годы должны быть отмечены как время значительного оживления исследований. В первую очередь необходимо указать на различные работы, освещающие механику полета и описывающие новые методы изучения полета, — таковы исследования Бюля (Bull, 1904, 1909, 1910a, 1910b) об изгибе и перекручивании крыльев насекомых (стрекозы) при взмахах, работы Ленденфельда (1903a, 1903b, 1904) по фотографированию насекомых, Пюттера (Pütter, 1909) по классификации типов полета насекомых.

В это же время начал публиковать исследования Фосс (Voss, 1904, 1905, 1912, 1913, 1914); начав свои работы с описания скелета и мускулатуры домашнего сверчка; этот автор в дальнейшем перешел к рассмотрению других насекомых и особенностей механики действия крыльев. Работы Фосса до сих пор не утратили своего значения, являясь детальными исследованиями по мимологии насекомых, непосредственно связанными с вопросами механики и проверенными опытным путем.

В 1910 г. вышла в свет первая работа нашего русского исследователя В. А. Слесарева, являющаяся крупным шагом вперед в деле изучения полета насекомых. Слесарев посредством оригинально сконструированных аппаратов исследовал различные вопросы механики полета насекомых (вес, число взмахов, углы наклона пластинки крыла и т. д.); это позволило ему впервые правильно понять механизм действия крыльев насекомого и даже сравнить насекомое с геликоптером. Работы Слесарева (1910, 1912, 1914) очень важны тем, что впервые показали своеобразие летательных особенностей насекомых, их отличия от птиц; вместе с тем, эти работы наметили методы изучения полета насекомых точными физическими приборами.

В эти же годы у нас появляются обзорные статьи: Циолковского (1911) о полете птиц и насекомых, Яркового (1914) о «полете в природе», Рынина (1910) и, наконец, популярная статья Елачича (1907).

Несколько позднее исследований Слесарева появляются важные работы Штельвага (Stellwaag, 1913, 1914a, 1914b, 1914v, 1915, 1916), который изучал строение груди и оснований крыльев домашней пчелы и различных видов жуков и далее перешел к исследованию полета; в результате его работ были получены ценные данные по механизму управления и полете, подтвердившиеся в дальнейшем. Другие исследования по строению тела и механике полета были проведены Гауптом (Haupt, 1913) по цикадам и Демоллем (Demoll, 1918a, 1918b) главным образом по бабочкам. Работы Демолля, кроме того, дали много новых данных по методике исследования полета и целый ряд конкретных цифр, характеризующих полетные качества многих насекомых. Сюда же следует отнести важные работы Аксефельда (Axenfeld, 1911) по механическим качествам насекомых, Абрамовского (Abramovsky, 1913) об аэродинамических особенностях, Седлецкого (Siedlecki, 1917) о некоторых формах полета насекомых, Ваксмута (Wacksmuth, 1911) о фотографировании и т. д.

В это же время появился ряд работ — обзоров всего сделанного по полету насекомых. В первую очередь необходимо отметить содержательные и критические обзоры Бервута (Bervoets, 1913, 1914) и Дюбуа Реймона (Du Bois Reymond, 1910/1914); затем значительно менее полные, частью посвященные учебный или полупопулярный характер, статьи Пюттера (1912), Эргарда (Erhard, 1914), Цшокке (Zschokke, 1914).

Двадцатые годы знаменуют собой дальнейшее развитие наших знаний полета насекомых. В первую очередь следует отметить исследования, посвященные разработке механики полета, в особенности анализу и описанию нагрузки и скорости полета, — таковы работы Пьерона (Pieron, 1927), Портье и Рорта (Portier et Rorthays, 1926, 1930), Таверна (Tavernie, 1926). Довольно много появляется работ по строению мускулатуры груди в связи с явлениями редукции крыльев — Мерсье и Кюэно (Mercier, 1924, 1926; Cuenot et Mercier, 1922), Пуассона (Poisson, 1925), Эртеля (Örtel, 1924), Рюшкампа (Rüschkamp, 1927). Особенно важно отметить появление исследований по физиологии летающих насекомых: таковы работы по дыханию насекомых в полете — Портье (Portier, 1930a, 1930b), по газовому обмену — Кальмуса (Kalmus, 1929a, 1929b), по физиологии мышц — Коха (Koch, 1922); сюда же следует причислить исследования по высоте звука, издаваемого машущим крылом домашней пчелы, — Ганнеса (Hannes, 1926a, 1926b) и шершня — Прелля (Prell, 1922). Изучение морфологии грудного отдела и крыльев — описание скелета и мускулатуры достигло определенных успехов. Таковы обстоятельные работы Вебера (Weber, 1924a, 1924b, 1925, 1928a, 1928b), Гаупта (1929), в которых, наряду с подробным морфологическим описанием, имеет место и разбор механизма действия мышц и скелета. В это же время выходят в свет различные обзорные статьи Прохнова (Prochnow, 1921/1924, 1924) и Сподграсса (1929/1930), в которых подводятся итоги наших знаний по полету насекомых. Появляется ряд исследований по биологическим наблюдениям над полетом насекомых и по сравнению его с полетом других животных; таковы статьи Финна (Fischer, 1927) по полету мух, Хенкина (Hankin, 1921a, 1921b) по планирующему полету, Мари (Marie, 1924) по полету жука приона, Юкекюли (Uexküll, 1924) по полету капустной белинки, Таунсенда (Townsend, 1927) по полету оленьего овода. В это же время у нас выходит две обзорные популярные статьи Лебедева (1924) и Кеандрова (1925), за границей Кларка (Clark, 1925).

За тридцатые годы особенного развития достигают исследования по механике и физиологии полета, публикуемые главным образом француз-

скими исследователями. Таковы работы по нагрузке и весу — Маньяна и Пэриль-Ботонэ (Magnan, Perrillat-Botonet, 1932), по изучению структуры поверхности крыльев, их площади, потоков воздуха и новой технике исследования — А. и К. Маньяна и Сент-Лагюэ (Magnan A., Magnan C., 1933a, 1933b, Magnan, St. Laguë, 1933a, 1933b; Magnan A., St. Laguë, Magnan C., 1933), по газовому обмену и циркуляции крови и воздуха в крыльях — Портье, Гиньона и Рафи (Portier, 1932, 1933; Raffy et Portier, 1931; Guignon, 1936; Guignon et Raffy, 1937). Наконец, в 1934 г. выходит в свет большая обзорная работа Маньяна (Magnan, 1934), в которой сводятся современные данные по полету насекомых. В эти же годы у нас публикуются важные экспериментальные работы по механике полета Швайковского (1937) и Воробьева и Дыбовского (1940), в которых авторы исследовали аэродинамику и управляемость насекомых (мух) в полете и пришли к ценным выводам, освещающим основные моменты этих вопросов. Почти одновременно появляются обзорные сводки по полету птиц, насекомых и других животных Тихомирова (1937) и Гайма (Heim, 1937). Из морфологических исследований, затрагивающих механику полета, следует упомянуть работу Михалии (Mihalyi, 1935/1936) по грудным мышцам и их действию у домашней мухи; по скрепляющим крылья приспособлениям выходит в свет исследование Кюэно (Cuenot, 1935) и Рабо (Rabaud, 1933). Особый интерес представляют исследования Зацвилюховского (1930—1934ж), изучавшего нервы и сенсорный аппарат на крыльях таракана, саранчовых, бабочек, ручейников, медоносной пчелы, скорпионницы и различных двукрылых. Как оказалось, нервная система крыльев насекомых весьма сложна и обширна, распространяясь почти по всей пластинке крыла. Необходимо упомянуть об исследовании Томсен (Thomsen, 1933), открывшей наличие правильной циркуляции гемолимфы в крыльях домашней мухи. Заканчивая этот обзор литературных данных за последнее десятилетие, следует также указать на эколого-физиологические исследования и заметки Щербинского (1934) и Имса (Imsa, 1939) о нахождении насекомых на большой высоте в воздухе, Хенкина (Hankin, 1936) о полете стрекоз и Эндриуса (Andrews, 1937) о якобы сверхбыстром полете оленьего овода.

Необходимо указать, что настоящий литературный обзор заканчивается примерно 1940 годом, причем по ряду причин нельзя быть уверенным в его полноте за последние годы. Кроме того, ряд работ (правда, второстепенных) мне остался в оригинале неизвестным, что отмечается в списке литературы особым знаком. В этот список также не вошло большинство чисто морфологических работ; на последних помещены те, в которых авторы разбирают механизм действия крылового аппарата. Таким образом, исследования по развитию крыльев и их жилкованию также мною исключены из рассмотрения.

II. ПОЛЕТ НАСЕКОМЫХ ПО СОВРЕМЕННЫМ ДАННЫМ

В этой главе я излагаю известные мне данные по полету насекомых и строению частей их тела, которые определяют и осуществляют их летательные способности. Как уже было указано выше, литературные материалы по полету насекомых достаточно разнообразны. Помимо целого ряда специальных исследований, очень много дают работы чисто зоологического характера, описывающие внешнюю и внутреннюю морфологию насекомых. Эти работы по существу явились той основой, на которой можно было уточнить и расширить первоначальные, большей частью экспериментальные исследования полета насекомых.

Необходимо также отметить, что моя работа в большей части свелась лишь к возможно более полной критической компиляции имевшихся в моем распоряжении литературных данных; моя роль компилятора была неизбежной и притом вполне соответствовала плану всей сводки и объему затронутой проблемы. Мои оригинальные исследования по удельному весу очень незначительны, что, мне кажется, может быть оправдано опять-таки всей широтой исследуемой темы.

Изложение особенностей полета насекомых естественно может быть разделено на две части — описание формы и строения тела и его придатков и описание процесса полета.

1. ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ ТЕЛА И ЕГО ПРИДАТКОВ

Форма тела насекомых очень разнообразна, являясь отражением различных условий среды обитания. Наиболее интересны те особенности, которые возникли в связи с передвижением животного; этого рода адаптации отражаются на строении тела наиболее резко и полно, затрагивая все его отделы — голову, грудь с ее придатками и брюшко. Особенно большие изменения в строении тела наблюдаются у быстро движущихся насекомых, бегущих и особенно плавающих и летающих. Причины этого очевидны и заключаются в увеличении сопротивления среды, резко возрастающим при увеличении скорости движения; поэтому форма тела при быстром движении имеет весьма важное значение. Описание особенностей насекомых, связанных с полетом, я начну с краткого обзора строения тела и тех его придатков, которые не имеют значения в полете в качестве органов, создающих тягу или увеличивающих несущую поверхность; в следующей, главной, части будут разобраны особенности органов полета — крыльев, надкрыльев.

Форма тела

Тела летающих насекомых очень разнообразны и их изменения, обуславливаемые такого рода передвижением, далеко не всегда могут быть с определенностью отмечены и описаны. По существу лишь

у немногих групп мы находим в форме тела особенности, связанные с полетом; громадное большинство не имеет настоящих летных (т. е. обтекаемых) форм тела. Это явление объясняется сравнительно малым распространением среди насекомых быстрого полета: при медленном или умеренно быстром полете тело летящего насекомого испытывает относительно незначительное сопротивление воздуха и поэтому всякого рода выросты тела, его придатки (или форма), увеличивающие лобовое сопротивление, не оказывают особо вредного действия.

Совсем иное дело при увеличении скорости полета, достигении ею определенных величин; в этих случаях сопротивление среды становится очень серьезным фактором, тормозящим полет и требующим для преодоления затраты больших сил. Поэтому мы наблюдаем выработку различных особенностей, направленных к уменьшению сопротивления воздуха при полете, лишь у тех насекомых, которые обладают наиболее быстрым полетом. Такого рода приспособления заключаются в образовании «обтекаемых» форм тела, т. е. таких форм, которые позволяют встречным потокам воздуха обтекать тело с наибольшей легкостью, не образуя вредных завихрений, тормозящих движение летящего тела. Обтекаемость тела насекомого, повидимому, может осуществляться в различных формах; основными при этом являются следующие особенности:

1. Отсутствие на теле выступающих придатков.
2. Отсутствие выемок, резких границ между частями тела — головой, грудью, брюшком и их сегментами.
3. Утолщение и притупление переднего конца тела и утончение и заострение заднего.

Наиболее важно отсутствие выступающих придатков и всякого рода выемок, нарушающих обтекаемость тела, делая его не гладким. Третья особенность, заключающаяся в характере самой формы тела, далеко не столь определена.

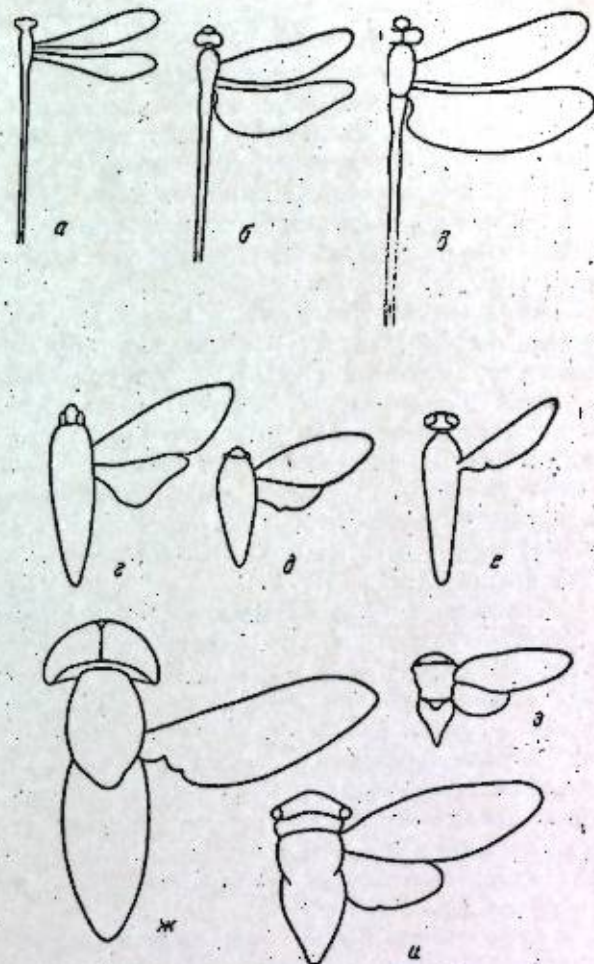


Рис. 1. Форма тела насекомых. Стрекозы:

a — *Pseudagrion ignifer* Tibl.; б — *Hemicordulia australis* Ramb.; в — *Gynacantha dayadera* Selys. Неправильно перепончатая форма: г — бражник (*Pemba fallaceae* Walk.); д — цикада (*Mecops sanguinea* Deg.); е — муха-журчалка (*Antiphrisson trifarius* Lw.). Каналеобразная форма: ж — слепень (самец *Tabanus polovi* N. Ols.); з — цикада (*Oria boliviana* Dist.); и — цикада (*Sadaka hyalina* Dist.) Схематизовано (ориг.).

Возможно распределить основные формы тела хороших летунов на четыре главные группы:

1. Резко удлиненная форма (отношение ширины тела к его длине = 1:8—9).
2. Неправильно-веретеновидная форма (отношение = 1:3—8).
3. Каплеобразная форма (отношение = 1:2—3).
4. Шаровидная форма (отношение = 1:1—2).

Резко удлиненная форма тела наблюдается у стрекоз и некоторых сетчатокрылых. У этих насекомых брюшко удлиняется, приобретая цилиндрическую, часто сплюснутую сверху вниз форму, причем на конце обычно заостряется. Грудь резко утолщается, а голова, благодаря крупным глазам, сильно увеличивается в ширину, притом уплощаясь спереди. Все тело, таким образом, приобретает характерный вид стрекозы, лишь отдаленно сближающийся с веретеновидным телом других насекомых (рис. 1, а, б).

Неправильно-веретеновидная форма тела лучше всего характеризуется заостренным передним концом при хорошо выраженной обтекаемости всего тела. Тело имеет грубо веретеновидную форму, причем утолщение веретена сильно смещено вперед. По существу, подобного рода телом обладает громадное большинство летающих насекомых; различия в основном заключаются в степени достигнутой обтекаемости, которая обычно очень несовершенна. Наиболее резкого, крайнего развития неправильно-веретеновидная форма тела достигает у чешуекрылых — бражников (*Sphinxidae*), некоторых совок (*Cuculiidae*), некоторых двукрылых (*Nemestrinidae*) и цикад (рис. 2).

Все эти насекомые обладают хорошо обтекаемым телом, мощно развитым, вздутым грудным отделом, выступающей большой головой и заостренным, утончающимся к концу брюшком; ноги у типичных представителей этой группы тонкие, в полете прижатые к телу. Можно указать много примеров несовершенного развития этого типа тела; по существу, увеличение грудного отдела, вследствие развития летательной мускулатуры, сразу же намечает преобразование «индифферентного», «индифферентного» тела насекомого в описанный неправильно-веретеновидный тип. Таковы, например, ктыри — *Asilidae* и некоторые другие двукрылые. Дальнейшее развитие «обтекаемых» форм приводит к уплощению переднего конца тела, превращению его в тип «капли».

Каплеобразная форма тела характеризуется резким уплощением переднего конца, превращением головы в широкое, почти полушаровидное образование; задний конец тела этих насекомых в большей или меньшей мере утончается и заостряется.

Обтекаемость тела достигает крайних пределов: ноги очень тонки и коротки, придатки головы — антенны — также малы и часто скрыты в особых углублениях; выемки тела — сочленения отделов его друг с другом (головы с грудью, груди с брюшком) также сведены до минимума; кроме того, наконец, имеются различные приспособления, уменьшающие вредные аэродинамические эффекты (завихрения потоков воздуха) выемок тела. Каплеобразный тип формы тела выражен наиболее ярко у различных двукрылых, цикад (рис. 1, ж, з, и) и некоторых перепончатокрылых. Таковы из отряда двукрылых прежде всего представители группы *Metopiinae*, насекомых, наиболее разнообразно представленных в пустынях, преследующих одиночных перепончатокрылых, в гнездах которых паразитируют их личинки. Среди различных *Metopiinae* (например, *Mesomelaena*) каплеобразная форма тела выражена, пожалуй, наиболее резко: при остром и вытянутом конце брюшка голова мухи уплощена и лишена каких бы то ни было выростов. Следует еще указать слепней (*Tibaniidae*), также обладателей каплеобразной формы тела (рис. 1, ж). Такое

же строение имеет тело у пчел из рода *Coelioxys*, обладающих при наличии большой и широкой головы узким и заостренным концом брюшка. Несомненно, сюда же следует отнести и поденок из семейства *Brachycercidae* (= *Caenidae*), также имеющих притупленный передний конец тела и вытянутый задний, снабженный еще и длинными церками. Образование каплеобразной формы тела у некоторых чешуекрылых (*Sphinxidae*) и двукрылых (например, *Bombyliidae*) обуславливается развитием своеобразного воло-

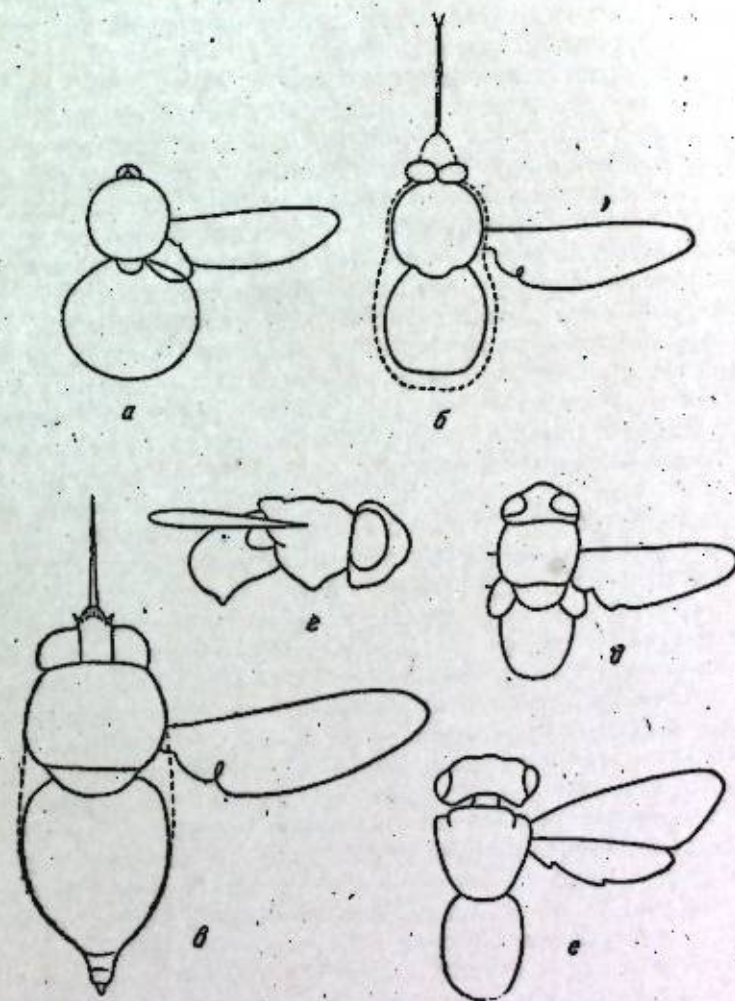


Рис. 2. Форма тела насекомых:

Шаровидная форма тела: а — муха из сем. *Cyrtidae* (*Oncodes varius* Latr.); б — муха жуничало (*Bombylius discolor* Mikn). Несовершенная шаровидная форма тела: в — муха из сем. *Nemestrinidae* (самка *Rhynchoscephalus fasciatus* Oliv.); г, д — верблюжий опод (*Cephalopina titilatrix* Cl.); e — пчела (*Trigona carbonaria* Sm.). Схематизовано: прерывистой линией показана длина волосков на теле (ориг.).

синего или щетинистого покрова на брюшке в виде густых пучков волосков или щетинок, расположенных на конце брюшка и направленных назад. Аэродинамический, притом полезный эффект этих образований весьма вероятен. Приспособления, способствующие большей обтекаемости тела, заключаются у многих двукрылых в образовании особых пластинок — грудных чешуек (*squamae thoracales*), расположенных между грудью и брюшком и закрывающих заднюю часть груди с расположенными на ней жужжальцами (рудиментами задних крыльев, несущих особую сен-

Таблица 1

Группы	Резко удлиненная форма	Неправильно-веретеновидная форма					Каплеобразная форма	Шаровидная форма		
		Отношение ширины тела к его длине								
		1:9	1:8	1:7	1:6	1:5	1:4	1:3	1:2	1:1
Стрекозы (рис. 1, а, б, в)	Zygoptera									
	Anisoptera									
Сетчатокрылые	Ascalaphidae									
Чешуекрылые							Sphingidae (рис. 1, г)			
							Noctuidae			
Двукрылые							Asilidae (рис. 1, е)			
							Tabanidae (рис. 1, ж) Bombyliidae (рис. 2, б) Muscoidea (рис. 2, г, д) Stratiomyidae		Cyrtidae (рис. 2, а)	
Равнокрылые							Cicadidae (рис. 1, д)			(рис. 1, в)
Перепончатокрылые							Apidae (рис. 2, в)			Bombinae

о характере приспособления формы тела насекомого к полету и об особенностях последнего в большей мере остаются мало обоснованными и неточными; с таким положением дела сейчас поневоле приходится мириться и все время не забывать предварительный и условный характер всех выводов о полете насекомых.

* *

Рассмотрение формы тела летающих насекомых позволяет установить следующее.

1. Форма тела летающих насекомых обычно не обладает приспособлениями, улучшающими его полетные аэродинамические качества: это вызвано наличием у насекомых медленного или умеренно быстрого полета, при котором форма тела не имеет особо важного значения. Лишь у немногих групп насекомых, у которых развился более быстрый или хорошо управляемый полет, форма тела приобрела определенные приспособления, улучшающие ее аэродинамику.

2. Аэродинамические приспособления тела хорошо летающих насекомых заключаются в достижении возможно более совершенной обтекаемости путем изменения его общей формы. Форма тела всех хорошо летающих насекомых может быть предварительно распределена среди немногих характерных групп; таковы четыре типа строения тела: 1^о — резко удлиненное те-

зорио-регуляторную функцию, обслуживающую полетные движения крыльев). Наличие этих чешуек значительно улучшает аэродинамические качества этой части тела мухи. Каплеобразная форма тела, как указывалось выше, в ряде случаев выражена неясно: существует много насекомых, у которых неправильно-веретеновидная форма тела сильно уплощается спереди, голова или уменьшается в размерах, или притупляется. Такие переходы между этими двумя типами формы тела наблюдаются у разнообразных чешуекрылых (например, совок), у певчих цикад, у ископаемых цикад Palaeontinidae. Другого рода изменения имеют место при образовании шаровидной формы тела.

Шаровидная форма тела лишь у немногих насекомых полностью соответствует своему названию: большинство форм, относящихся к этой группе, обладает телом, лишь в большей или меньшей степени приближающимся по форме к шару. Форма тела насекомых этой группы может быть определена как укороченная и притупленная на переднем и заднем концах. Наибольшее приближение к шаровидной форме имеет место у различных двукрылых (рис. 2), некоторых перепончатокрылых и жуков. Таковы своеобразнейшие Cyrtidae (рис. 2, а), паразиты пауков, некоторые Bombyliidae (рис. 2, б), шмели; форма тела этих насекомых наиболее близка к шару. Гораздо многочисленнее примеры менее резко выраженной шаровидности. Притупленным, закругленным концом короткого тела обладает большинство пчел (Apoidea). Такое же короткое, притупленное сзади тело имеет громадная группа настоящих мух (Muscoidea, рис. 2, г, д), а также представители другой специализированной группы двукрылых, мух-львинок (Stratiomyidae). Таково же большинство видов семейств жуужал и неместрин (Bombyliidae и Nemestrinidae), за исключением некоторых других форм, уже упомянутых выше. По существу, такая несовершенная «шаровидная» форма тела типична именно для мух и пчел (рис. 2, в — е), определяя столь характерный «мушиный» облик этих насекомых. Коротким, закругленным на концах телом обладают различные жуки (например, многие Scarabaeidae, Histeridae); однако приписывать форме тела этих насекомых аэродинамическое значение можно лишь с большой осторожностью и то лишь в немногих определенных случаях. Жуки в своей массе не обладают быстрым и хорошо управляемым полетом. Наиболее совершенные летуны из отряда жесткокрылых принадлежат к семейству пластинчатогусых и некоторым другим. Можно упомянуть группу бронзовок (Cetoniidae) и навозников из рода *Gymnopleurus*. Эти жуки обладают способностью к полету при сложенных, нерасправленных надкрыльях (благодаря их особой форме, присутствию выемок на их переднем крае). Вследствие такого строения эти насекомые оказываются в полете, в отношении сопротивления встречным потокам воздуха, в более выгодном положении, чем большинство других жуков, летающих при расправленных надкрыльях.

Распределение различных хорошо летающих насекомых по форме их тела показано на схеме (табл. 1).

По существу, еще очень мало освещен вопрос о связи развития определенной летной формы тела с характером полета — его скоростью и управляемостью. Само по себе решение этого вопроса является одной из главнейших проблем. Трудность вынесения определенных заключений в этой области очень велика по двойным причинам: с одной стороны, почти нет точных данных по особенностям полета различных насекомых; так, почти вовсе отсутствуют сравнительные характеристики полета близких насекомых, но обладающих иначе построенными крыльями и разной формой тела, например многих групп чешуекрылых или двукрылых; с другой стороны, совсем не выработана методика исследования аэродинамических качеств тел насекомых. Без этих данных все соображения и заключения

Главные части крыла

Крыло является органом насекомого, основная и главная функция которого заключается в осуществлении полета — передвижения насекомого в воздухе посредством особых движений, обеспечивающих преодоление силы тяжести, сопротивления воздуха и создание тяги. Как

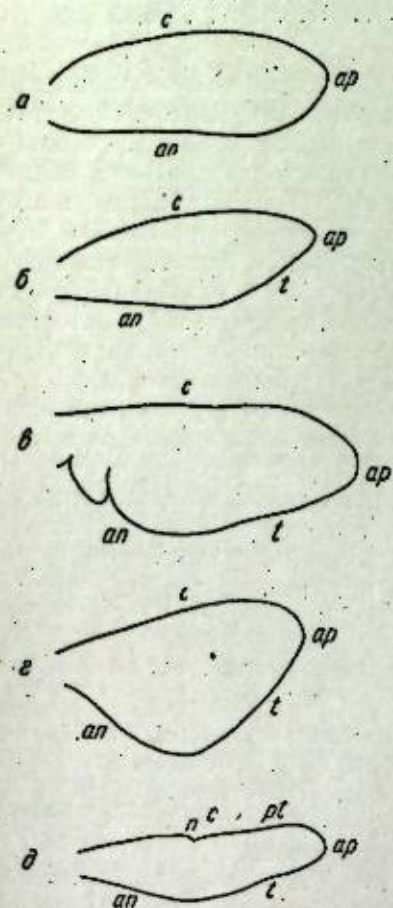


Рис. 3. Части крыла насекомых. Схематические изображения формы правых крыльев:

а — переднее крыло таракана (*Ischnoptera australis* Selys); б — переднее крыло цикады (*Tosena montivaga* Dist.); в — крыло мухи (*Anastellorhina stygia* Fabr.); г — переднее крыло бабочки (*Synchlora annulata* Fabr.); д — переднее крыло стрекозы (*Aeschna* sp.). Обозначения: ап — анальный край; ар — верхняя; с — передний край; n — узелок; pt — птеростигма; t — термен.

мы увидим дальше, на долю крыльев у насекомых падает также решение задачи управления полетом и поддержания равновесия в полете. Для успешного выполнения этих функций должна существовать достаточно большая поверхность и должен быть обеспечен прочный механизм для передачи сильных и разнообразных мышечных усилий летательных (у насекомых различных грудных) мышц. Наконец, у большинства насекомых к крылу предъявляется требование быть складываемым, т. е. занимать возможно меньше места при покое, чтобы не создавать препятствий при другого рода передвижении насекомого, например плавании в воде, ползании в тесных пространствах и т. д.

Крыло обычно резко делится на две части, функционально и морфологически очень различные, — пластинку крыла и основание крыла. Пластинка крыла по размерам обычно несомненно больше основания; по существу, громадное большинство исследований крыла насекомого посвящено именно описанию особенностей его пластинки. Этот большой участок крыла является главной рабочей его частью, как летательного органа, осуществляющего взмах; при ударе крыла используется сопротивление воздуха, что создает таким образом опору для поступательного движения — полета. Строение пластинки крыла весьма разнообразно у различных групп насекомых; также различна и степень ее дифференциации. У насекомых, обладающих мало совершенным полетом, и у тех, у которых крылья не претерпели далеко зашедшей специализации, например, у тараканов, некоторых сетчатокрылых и других, на пластинке

крыла не обособляются хорошо различимые участки; у этих насекомых можно отметить передний, или костальный, край (*costa*), вершину крыла (*арех*) и задний, или анальный, край (*аналис*) (рис. 3, а). При совершенствовании полетных качеств или при развитии различных специализаций в строении крыльев пластинка крыла дифференцируется; особенно видоизменяется задний край, от которого обособляется дистальная, внешняя часть, или термен (*termen*); собственно анальный край превращается в большую, иногда очень сильно развитую анальную

лопасть (*lobus analis* или *clavus*), которая в свою очередь может подразделяться на различные участки (*alulae*, *squamae*, *juga*) (рис. 4); иногда анальная лопасть может вторично редуцироваться (при выработке особого рода полета, вслоккрылости или копептеригии). У некоторых групп насекомых имеет место резкое обособление вершинной части крыла (*арех*), которая отделяется от основной костальной положением особого утолщения жилок или пигментного пятна — птеростигмы, или же просто резким изгибом переднего края. Собственно костальная часть крыловой пластинки является обычно цельным, наиболее плотным образованием; иногда имеет место подразделение этого участка крыла посредством особых надрывов или узелков (*поди*) на два отдела (рис. 3).

Описанная дифференциация пластинки крыла, как уже указывалось выше, наблюдается в громадном большинстве случаев при развитии полетных качеств насекомого; лишь в отряде *Heteroptera* этот процесс, видимо, проходит также и при формировании покровной функции. Подразделение пластинки крыла на отдельные участки у летных крыльев, несомненно, имеет большое механическое значение при полетных движениях: обособление отдельных участков крыла позволяет последним совершать в известной мере движения относительно друг друга, обеспечивает в целом для всей пластинки необходимую эластичность и гибкость.

Как в ряде других мест настоящего обзора, здесь опять уместно высказать сожаление по поводу несовершенства методики исследования механики крыльев. Точное решение вопроса о значении всякого рода подразделений крыловой пластинки возможно, по видимому, лишь экспериментально, посредством исследования поведения крыловой пластинки в потоке воздуха, что позволит выяснить гибкость ее отдельных частей. При отсутствии такого рода исследований всякого рода предположения и выводы о поведении и роли отдельных частей пластинки крыла недостаточно точны, а часто и в значительной мере голословны. К вопросу о механике действия крыла мы вернемся несколько ниже, при рассмотрении процесса полета.

Основание крыла, место сочленения его с грудью, имеет совсем иное функциональное значение, являясь передаточным механизмом, обеспечивающим движения пластинки крыла посредством усилий грудных мышц. Аэродинамические задачи почти вовсе не стоят перед этой частью, являющейся чисто опорным элементом крыла и состоящей из видоизмененных — утолщенных или расширенных основных частей главных жилок, соединяющихся с комплексом птеральных склеритов (см. ниже). В большинстве случаев основание крыла носит характер довольно короткого сочленового образования, непосредственно переходящего в пластинку. У некоторых насекомых, обладающих наиболее совершенным полетом, например, у двукрылых, основная часть крыла обособляется, увеличивается в размерах, и превращается в сложное образование — базаль (*basiala*), своего рода рукоятку, несущую пластинку крыла (Родендорф, 1946). Обособле-

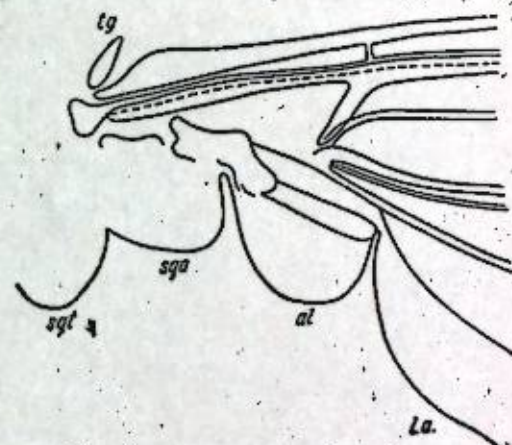


Рис. 4. Основание крыла слепня. Схематизировано (ориг.).

Обозначения: al — крылышко; l. a. — анальная лопасть; sga — крыловая чешуйка; sgt — грудная чешуйка; tg — тегула.

ние базали от пластинки крыла осуществляется посредством образования всякого рода «надломов», изгибов жилок и, наконец, изменением формы этой части крыла (рис. 4). Главное значение основания, как опоры всего крыла, наиболее отчетливо выясняется при рассмотрении устройства базалей различных комаров, например, *Tipulidae*, у которых базаль достигают относительно очень крупных размеров и, что особенно примечательно, жилки ее приобретают своеобразную форму полутрубок, что позволяет при наименьшем утяжелении этого органа достичь наибольшей прочности (рис. 5).

Особое значение имеет основание крыла у насекомых, обладающих способностью складывать в покое крылья назад, вдоль тела; в этих слу-

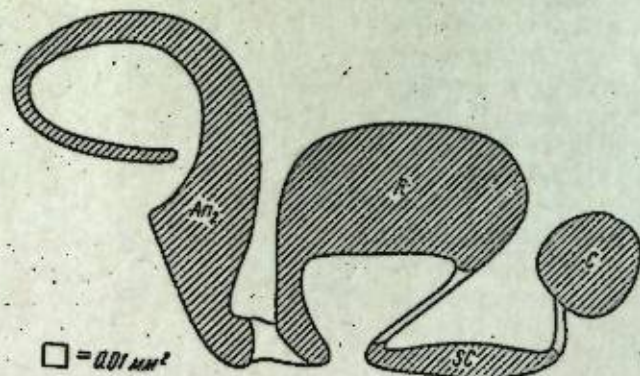


Рис. 5. Поперечный разрез основания крыла комара длинноножки (*Tipula* sp.), на уровне самого узкого места базали.

Обозначения жилки обычные; жилки заштрихованы, мембрана оставлена светлой (ориг.).

чаях строение основания значительно осложняется различными складками и сочленовными склеритами. Так, на примере двукрылых можно видеть в строении их базалей особые, своеобразные приспособления, которые обеспечивают складывание в покое и расправление при функционировании задних частей пластинки крыла — анальной лопасти, крылышка (*alula*) и чешуек (*squamae*). Эти приспособления заключаются в образовании щетинистых зацепок, хетариев (*chaetaria*), и усложнении формы поверхности базали, развитии резко вогнутых и выпуклых частей. У насекомых, имеющих расширенные крылья с хорошо развитой югальной областью, последние непосредственно соединяется с основанием крыла.

После этого краткого обзора общих особенностей крыла насекомого необходимо охарактеризовать главные черты строения крыльев. Крылья состоят из разнообразно развитых жилок (*vevae*), обычно более тонкой перепонки (*membrana*), расположенной между жилками, «натянутой» между ними, и различных поверхностных образований — щетинок, волосков или чешуек, прикрепляющихся к поверхности жилок или перепонки. Жилки, перепонка и щетинки имеют весьма неравноценное значение для крыльев: так, существуют разнообразные типы летательных аппаратов насекомых, при которых крылья приобретают такое строение, когда может вовсе отсутствовать один из названных трех элементов. Таковы, например, крылья многих перепончатокрылых или двукрылых, с очень мало развитыми поверхностными образованиями, практически голые, или крылья мелких чешуекрылых и некоторых других насекомых, состоящие по существу из немногих крепких жилок, снабженных длинными и густыми щетинками, почти лишенные перепонки. Наконец, на-

вестно немало насекомых, у которых крылья состоят из хорошо развитой перепонки, почти вовсе лишенной жилок. Все сказанное лишь показывает крайнее разнообразие строения крыльев насекомых и трудности установления каких-либо общих морфологических закономерностей в их строении.

Гистологическое строение функционирующего крыла до сих пор недостаточно известно; существующие данные по строению покровов насекомого показывают большую сложность и разнообразие устройства различных участков тела. Большинство исследований посвящено строению различных склеритов тела и лишь отчасти освещает строение крыльев, особенно их зачатков. Функционирующие (машущие) крылья очень мало исследованы — наиболее подробно изучена гистология надкрыльев жуков, которые в существенных чертах отличны от склеритов стенки тела, например, от тергитов или стернитов, являясь гораздо более сложными.

Общая схема строения покрова тела насекомого изображена на рис. 6. Самым внутренним элементом стенки тела является гиподерма, сложенная одним слоем клеток, на котором лежит собственно кутикула, состоящая из трех основных слоев. Непосредственно на гиподерме лежит наиболее толстый слой — эндокутикула (*endocuticula*, *en.*); снаружи эндокутикулы переходит довольно резко в более тонкий слой экзокутикулы (*ectocuticula*, *ec.*). Эктокутикула, наконец, покрыта очень тонким слоем эпикутикулы (*epicuticula*, *ep.*). Слои кутикулы разнообразны в своем строении и взаимных отношениях у разных насекомых. Эндокутикула всегда наи-

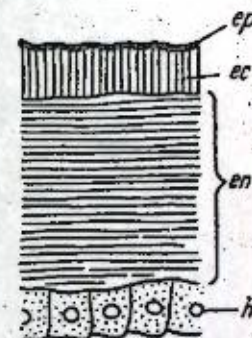


Рис. 6. Схема строения покрова тела насекомого.

Обозначения: *ec* — экзокутикула; *en* — эндокутикула; *ep* — эпикутикула; *h* — гиподерма (ориг.).

более толста и является главным элементом кутикулы; те части покровов насекомых, которые достигают большой прочности, обнаруживают различные осложнения, укрепляющие этот элемент покрова. Такова многослойная, с особыми «балочными» структурами, эндокутикула надкрыльев жуков. Эктокутикула значительно более тонкая и играет, по видимому, совсем иную функциональную роль. Этот слой обычно является носителем пигмента (почему иногда называется пигментным слоем). Кроме того, эктокутикула принимает участие в образовании так называемых колумелл (*columella*) в надкрыльях жуков: проникая в глубь эндокутикулы в виде выростов, этот внешний слой образует своего рода столбы или колонки — колумеллы, укрепляющие всю ткань. Внешний поверхностный слой — эпикутикула, часто носящий характерное название «поверхностной пластинки» (*Grenzlamelle*) или «лакового слоя», имеет, по видимому, подчиненное значение, являясь своего рода защитной оболочкой покрова. Внимание исследователей покрова насекомых, помимо изучения тонкой морфологии, было также обращено и на выяснение его химизма. Достигнутые в этом направлении успехи были до сих пор очень невелики, хотя и выяснили, правда, довольно существенные факты, показав, несомненно, иной химический состав отдельных элементов кутикулы. Так, путем обработки различными реактивами поперечных срезов кутикулы (точнее, элитр жуков) выяснилось неодинаковое отношение отдельных слоев кутикулы к реактивам, разрушающим ткани, не содержащие хитин. Оказалось, что хитин всегда имеется в эндокутикуле; экзокутикула в своей большей части состоит из вещества, лишенного хитина; поверхностная пластинка — эпикутикула — совсем лишена хитина всегда легко разрушается реактивами. Возник очень важный вопрос

о значении разных слоев кутикулы и их механических качеств. Оказалось, что очень прочные участки покрова насекомого, например, поверхностные слои надкрыльев жуков, в значительной части эктокутикулы лишены хитина, который присутствует лишь в самых глубоких ее слоях и в эндокутикуле.

Существующие работы по химии кутикулы носят весьма случайный характер; кроме того, каких-либо исследований, освещающих строение и химизм функционирующих перепончатых крыльев, до сих пор вовсе нет. Поэтому следует считать, что в настоящее время лишь намечены те

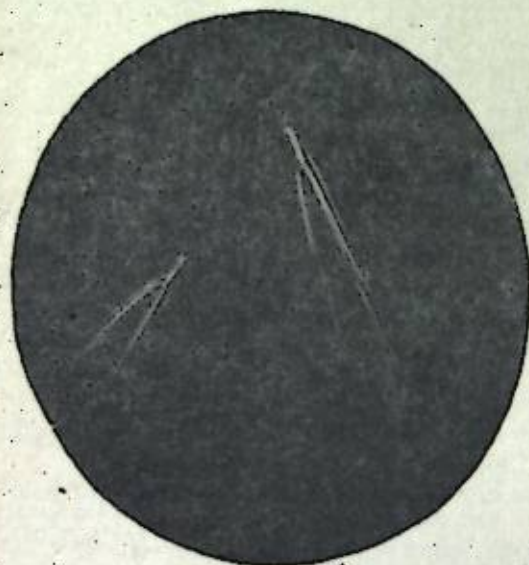


Рис. 7. Крылья комара *Tendipes* sp. в поляризованном свете при скрещенных николях (ориг.).

главные пути, по которым должно идти исследование покровов насекомых и которые заключаются, с одной стороны, в установлении тонкого гистологического строения кутикулы, и с другой — в установлении химического состава и в связи с этим основных физических свойств различных элементов кутикулы.

Мною исследовались крылья различных двукрылых с целью выяснения морфологических особенностей их основных частей. Исследуя крылья в поляризованном свете, я обнаружил различные оптические качества отдельных частей крыла, различных жиллок и участков перепонки. Оказалось, что ряд элементов крыла обнаруживает явления анизотропии в поляризованном свете (рис. 7). Так, обладают ясным свечением в темном поле микроскопа при скрещенных николях почти все жилки передней части крыла (C, Sc, R), наиболее интенсивным — в их основаниях; кроме этих жиллок, анизотропна жилка CuP, ограничивающая анальную лопасть. Явление анизотропии обнаруживается также в большей части перепонки базалии крыла. Следует сказать, что этот новый оптический метод исследования структур крыла позволяет более точно судить о физических качествах отдельных элементов жилкования. Действительно, явление анизотропии различных жиллок указывает на присутствие хитина (для которого характерна анизотропия) лишь в немногих местах крыла. Большая часть перепончатого крыла насекомого, следовательно, построена иным органическим веществом, отличным от хитина. Очевидны причины такого распределения анизотропного вещества (хитина) в крыле. Анизотропия вещества свидетельствует о сложной «фибрилярной» его структуре и тем самым о большей механической прочности. Как известно, жилки передней части крыла являются наиболее важным опорным элементом, испытывающим наибольшую нагрузку; с другой стороны, анизотропия жилки CuP свидетельствует также о большой механической роли этой малозаметной складки задней части крыла; к жилке CuP прилегает вся анальная лопасть крыла, и ее колебания осуществляются по оси жилки CuP, которая является основанием для анальной лопасти. Анизотропия всей базалии, включая и перепонку, также указывает на большое механическое значение всей этой важнейшей опорной части крыла.

Следует кратко резюмировать все сказанное о форме и строении крыльев насекомых.

1. Форма крыльев различных насекомых весьма разнообразна; общая характеристика ее поэтому полностью бесполезна, вследствие большого разнообразия различных типов полета; существующие некоторые исследования по измерению формы крыльев намечают методику изучения удлинения и специализации крыла, но еще очень далеки до исчерпывающих результатов.

2. Общие черты морфологии крыльев удовлетворительно изучены; более тонкое гистологическое строение значительно менее известно; специализованные летные крылья в этом отношении почти вовсе не описаны.

3. В крыльях насекомых следует различать две главные части: о с н о в а н и е — механизм, осуществляющий передачу усилий мышц, и п л а с т и н к у к р ы л а — часть, выполняющую основные аэродинамические полетные задачи. Различные функции этих отделов крыльев обуславливают и совершенно разное их строение.

4. Строение пластинки крыла известно лучше всего; в пластинке крыла различают отдельные части — костальный край, вершину крыла, термен, анальную область, имеющие определенное аэродинамическое значение при полетных движениях; наиболее ясно выражено подразделение пластинки на определенные участки у насекомых со специализованным полетом.

5. Точное определение функциональной роли каждой отдельной части пластинки крыла затрудняется несовершенством методики исследования аэродинамических качеств крыльев насекомых; в распоряжении автора существовала возможность осветить эти особенности посредством изучения лишь их морфологии, что является недостаточным.

6. Строение основания крыла мало известно; эта часть крыла имеет почти исключительно опорное значение и в случае усиления и дифференциации полета увеличивается в размерах и усложняется в строении; в этих случаях основание крыла резко обособляется от пластинки и оно может быть названо базалью (basiala). Развитие базалии, имеющее место, например, в отрядах двукрылых, сетчатокрылых и других, показывает почти полную потерю аэродинамических функций, наряду с сильным развитием опорных скелетных приспособлений и сохранением некоторых сенсорных органов.

7. Основные элементы крыла — перепонка, жилки и различные придатки (волоски, чешуйки и щетинки) — могут быть очень неодинаково развиты; существуют крылья, почти полностью лишенные одного из названных трех элементов, состоящие почти из одних крупных жиллок, покрытых щетинками и лишенных перепонки, или, наоборот, из одной волосистой перепонки без жиллок, или же, наконец, существуют крылья почти голые.

8. Гистология функционирующих летных крыльев почти вовсе не изучена; существуют исследования, освещающие гистологическое строение лишь видоизмененных покровных крыльев жуков — элитр или надкрыльев; эти работы показали крупные отличия элитр по строению от кутикулы тела насекомого, заключающиеся в усложнении как эндокутикулы, так и экзокутикулы.

9. Автором сделана попытка исследования крыльев насекомых в поляризованном свете, которая показала особые, оптические свойства отдельных жиллок и частей крыла, свидетельствующие о различиях в их тонком строении и, возможно, об ином химическом составе их вещества.

Механизм, осуществляющий движения крыла

Особенности строения тела насекомого — животного, обладающего наружным скелетом, определяют характер сочленения крыльев с телом и механизмы их действия. Крылья являются парными придатками грудных сегментов тела и прилегают в месте соединения спинных (различных тергальных или нотальных) и боковых или плеуральных склеритов. К этим склеритам прикрепляются различные мышцы, сокращения которых осуществляют движения крыла.

Сочленение крыла с грудным сегментом

Вся группа склеритов сочленения крыла с грудью естественно разделяется по их положению на тергальные, или спинные, и плеуральные со-

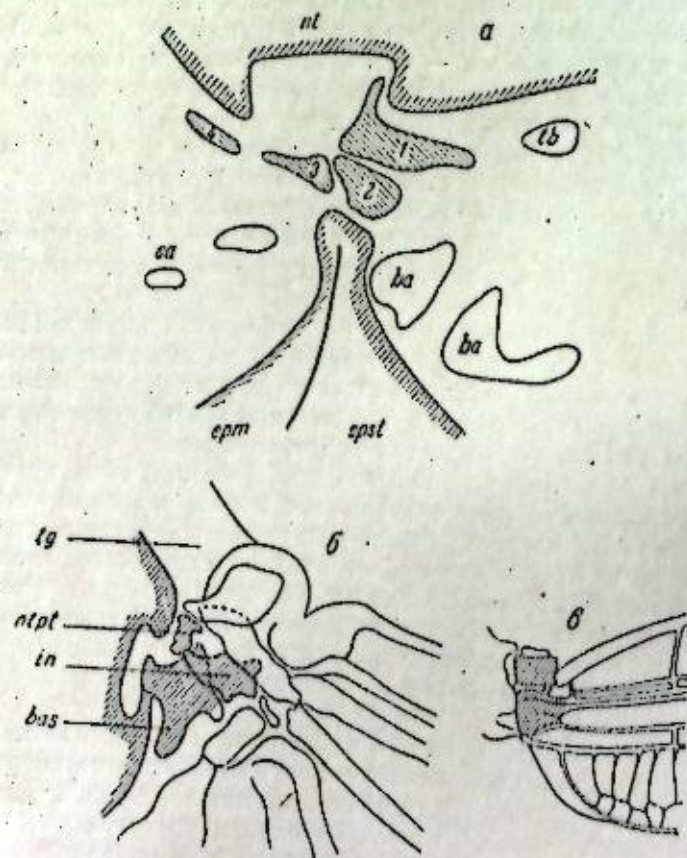


Рис. 8. Сочленение склериты основания крыла:

a — схема. Обозначения: ba — паранестериты или базиллярные склериты; epm — эпимериты; spst — эпистериты; nt — тергит; ca — паранестериты или субаллярные склериты; lb — тегула; 1 — нотоптеральный или 1-й аксиллярный склерит; 2 — интрааллярный склерит; 3 — базальный или 3-й аксиллярный склерит; 4 — паратергит или 4-й аксиллярный склерит; 5 — основное переднее правое крыло бражника *Hyloicus pinastri* L. Обозначения: bas — базальный тергит; in — интрааллярный склерит; ntp — нотоптеральный склерит; tg — тегула (по Кузнецову с изменениями); b — основание крыла стрекозы. Выштрихованы: птеральный склерит и основание жилки (по Снодграссу из Лемхе).

членовые склериты. Такая группировка сочленовых пластинок определяется как происхождением и связью их со спинкой или плеврой груди, так и иной функциональной ролью этих скелетных образований (рис. 8).

Плеуральные сочленовые части являются производными эпистерита и эпимерита сегмента и состоят из сочленового отростка (*condylus anterior*, с. а.) и лежащих спереди и сзади от него небольших пластинок — паранестеритов (*paranesterna*, ba.) и парэпимеритов (*parépigera*, sa.). Основной опорой крыла является сочленовый, эпистерно-эпимеральный отросток, имеющий вид более или менее длинного, довольно крепкого выроста названных плеуральных склеритов; посредством второго птерального или интрааллярного склерита (см. ниже) крыло сочленяется с этим отростком. Соединение крыла с эпистерно-эпимеральным отростком является неподвижной точкой, через которую всегда проходит ось различных движений крыла. В то время как эпистерно-эпимеральный отросток всегда присутствует, названные выше склериты непостоянны в числе и положении. Такими передние склериты, или паранестериты (их еще называют базиллярными склеритами), и задние, лежащие позади эпистерно-эпимерального отростка, или парэпимериты. Паранестериты обычно присутствуют в числе двух, парэпимериты чаще являются одиночными; все эти склериты являются не чем иным, как отчлененными частями эпистернита и эпимерита сегмента, именно теми их участками, к которым прикрепляются окончания плеуральных мышц (см. ниже), соединяющие тазик и нижнюю часть плевры с верхним краем плевры. Прочная перепонка соединяет эти склериты с основными частями крыла и передает усилия мышц, движущих крыло. Группа спинных тергальных сочленовых склеритов более сложна по своему составу. Функциональное значение их существенно иное, чем разных плеуральных сочленений, и заключается в осуществлении лишь прочных сочленовых связей крыла со спинкой сегмента; какие-либо мышечные соединения с этими склеритами, за очень малыми исключениями, отсутствуют и они играют роль лишь передаточного, рычажного механизма между спинкой сегмента, крылом и эпистерно-эпимеральным отростком. Спинные склериты носят название птеральных (их еще называют аксиллярными или эпидемальными) и имеются у различных групп насекомых в числе от одного до четырех. У большинства насекомых, именно у всех *Neoptera*, всегда присутствует от трех до четырех птеральных склеритов. Лишь у одних стрекоз имеется только один птеральный склерит. Непосредственно к краю спинки прикреплен обычно самый крупный первый птеральный склерит, несущий название нотоптерального (или просто 1-го птерального) и имеющий важное функциональное значение у большинства крылатых насекомых (*ntpl* или 1).

Нотоптеральный склерит имеет неправильно треугольную форму и посредством сложных сочленовых поверхностей соединен с краем спинного склерита сегмента. Его наружные части соединяются спереди с основанием костальной и субкостальной жилок (часто посредством отчлененных от последних базальных частей) и с тегулой (см. ниже), а в задней своей части — с крупными склеритами, несущими название интрааллярного (*in*), или 2-го птерального и базального (*bas*), или 3-го птерального, имеющих не меньшее механическое значение, нежели нотоптеральный.

Интрааллярный склерит осуществляет связь средней части крыла (в частности, область радиальной, медиальной и кубитальной жилок) с крыловым сочленением. Этот склерит соединен, с одной стороны, с нотоптеральным и следующим базальным, а с другой, прилагается к эпистерно-эпимеральному отростку (или области) боков грудного сегмента, будучи, таким образом, важнейшим сочленовым элементом основания крыла, являясь центральной скелетной частью в этом сочленении.

Базальный склерит обеспечивает соединение задней части крыла — области анальных жилок — с сочленением, будучи сочленен, с одной стороны, с нотоптеральным и интрааллярным склеритами, а с другой, образуя сочленение с краем спинки грудного сегмента. Кроме того, баз-

анальный склерит выделяется из всех спинных склеритов крылового сочленения наличием прямых мускульных связей; он соединен с окончанием 9-й плевральной мышцы (рп₉ — см. ниже), идущей от плеврального ребра (части эндоскелета груди).

Кроме описанных итеральных склеритов, еще принимают участие в сочленовном устройстве особые пластинки, расположенные впереди от нотоптерального склерита, так называемые тегулы (tegula, tg., t.b.). Эти склериты сочленяются, с одной стороны, с краем спинки груди, а с другой, посредством перепонки — с основанием костальной жилки и нотоптеральным склеритом. Особенного развития тегулы достигают в отрядах *Lepidoptera* и *Trichoptera*.

Описанная схема спинной сочленовной области крыла испытывает разнообразные изменения у различных групп; так, например, у некоторых малоспециализированных в летном отношении насекомых, например, у примокрылых, имеется еще четвертый итеральный склерит, у других групп входящий в состав базанального склерита. Другого рода видоизменения сочленовного устройства заключаются в сокращении числа отдельных скелетных элементов, вследствие их слияния или редукции.

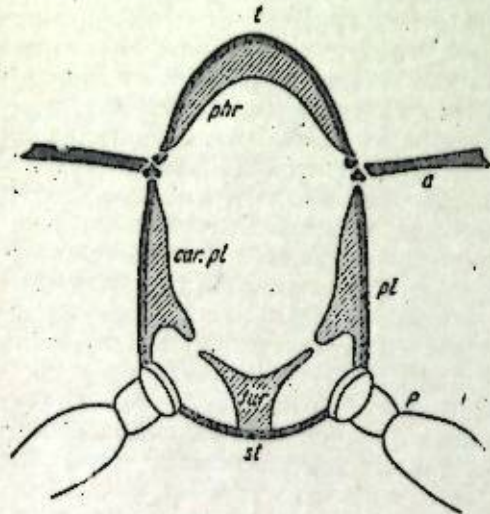


Рис. 9. Схема строения крылатого сегмента груди насекомого:

Обозначения: а — крыло; car. pl. — плевральное ребро; fur — вилка стернита; pht — фрагма тергита; pl — плевра; p — основание ноги; st — стернит; t — тергит. Части внутреннего скелета показаны косой штриховкой (орг.).

В заключение следует указать на присутствие особых промежуточных склеритов, располагающихся между основаниями жилок и итеральными склеритами. Эти промежуточные склериты суть не что иное, как обособившиеся основные части жилок, их «рукоятки», базисклериты. Так, часто обособляются части медиальной, костальной и субкостальной жилок в виде отдельных пластинок, входящих в тесную связь с собственно итеральными склеритами крылового сочленения. Описанная схема строения сочленения крыла с грудным отделом в различных группах насекомых подвергается весьма разнообразным видоизменениям, притом еще очень мало изученным.

Строение грудного отдела

Грудь насекомого является отделом тела, в котором концентрируются локомоторные органы — ноги и крылья и управляющие ими мышцы. Первичное метамерное строение груди из трех сегментов наиболее четко выражено у бескрылых насекомых, у которых все три сегмента наиболее гомономны.

На прилагаемой схеме (рис. 9) изображаются отношения главнейших частей грудного сегмента насекомого, который состоит из спинной и брюшной пластинок — тергита и стернита, и боковых пластинок — плевры, лежащих между ними на боках сегмента. Все эти склериты в свою очередь подразделяются на отдельные участки, соединенные друг с другом швами или перепонками более или менее подвижно, обычно образуя твердую, довольно жесткую коробку.

Эти главные отделы сегмента, кроме того, имеют различные выросты внутрь сегмента, образуя особый внутренний скелет, эндоскелет, служащий местом прикрепления мышц и для поддержания некоторых органов. Таковы выросты тергита — передние и задние фрагмы (pht), выросты плевры — плевральное ребро (car. pl.) и, наконец, характерный вырост стернита — фурка (fur).

Главные отличия сегмента груди, несущего крылья, заключаются, помимо наличия самих крыльев, которые причленяются на границе между тергитом и плеврами, в больших размерах сегмента, большем развитии эндоскелета, который у бескрылого сегмента достигает лишь незначительных размеров, и, наконец, в укреплении склеритов плевры груди. Другого рода особенность крылатого сегмента заключается в мощном развитии и усложнении выпуклой спинки, которая у всех крылатых насекомых, кроме стрекоз (вследствие своеобразия их мускульного аппарата, см. ниже), играет очень важную роль в качестве опоры для мышц, движущих крылья.

Основные причины большого разнообразия в строении груди насекомых заключаются в неравномерном развитии сегментов груди, несущих крылья, вследствие редукции той или иной пары крыльев или изменения их функции. Наибольшей гомономией грудных сегментов, несущих крылья, обладают немногие древние отряды насекомых — *Plecoptera*, *Odonata*, *Neuroptera*, *Mecoptera*, некоторые *Lepidoptera* и *Trichoptera*, именно те группы, у которых сохранилась первичная гомономия обеих пар крыльев. Громадное большинство насекомых характерно неравномерным развитием грудных сегментов, несущих крылья. Одна группа отрядов насекомых — *Blattoidea*, *Orthoptera Saltatoria*, особенно *Dermaptera*, *Coleoptera*, *Strepsiptera* — характерна концентрацией летной функции преимущественно на задних крыльях — передние превращаются в покровный орган. У этих насекомых заднегрудь значительно увеличивается по сравнению со среднегрудью и в крайних случаях, например, у *Strepsiptera*, становится настолько большой, что по существу сводит среднюю и переднегрудь на роль лишь небольших придатков. Другие отряды насекомых, к которым относятся *Ephemeroptera*, *Hymenoptera*, *Diptera*, а также некоторые группы из *Lepidoptera*, *Homoptera*, характерны уменьшением или потерей летной функции задними крыльями и, следовательно, мощным развитием отдела среднегруды, несущей единственную функционирующую пару крыльев. Этот процесс редукции заднегруды и чрезмерного развития среднегруды достигает своих крайних стадий в отряде двукрылых *Diptera*, у которых вся грудь по существу состоит из громадной среднегруды, к которой причленяются спереди и сзади зачаточные передние- и заднегрудь, несущие соответственные пары ног и рудименты задних крыльев.

Мышцы, осуществляющие движения крыльев

Рассмотрение мышечного аппарата, осуществляющего движения крыльев, возможно проводить лишь на основе знания скелета как основания крыла, так и всего грудного сегмента, с одной стороны, и знания истории изучаемых мышц — с другой. Если первое условие — необходимость освещения особенностей скелета — очевидно само собой, то второе требование — эволюционное освещение микробиологических особенностей — нуждается в пояснении. Крылья на грудных сегментах тела насекомого являются новообразованиями, возникшими из боковых выростов или частей спинных склеритов. Гомологичные образования можно наблюдать на других сегментах тела насекомого, в частности, на брюшке и переднегруды различных современных насекомых; такие выросты переднегруды у не-

которых вымерших групп иллюстрируют все переходы от неотчлененных паранотальных выступов к настоящим крыльям. Происхождение и судьба различных мышц, осуществляющих движения крыльев, определяются всем сказанным: большинство известных мышц грудного сегмента, несущего крылья, являются непосредственными дериватами мышц, характерных для бескрылого сегмента, и их роль в качестве летных мышц оказывается вторичной.

Необходимо кратко остановиться на вопросе терминологии мышц, в решении которого до сих пор нет единства. Основным является вопрос, именовать ли определенные мышцы, руководствуясь их функциональным значением, или же их следует называть, руководствуясь гомологией. Оба

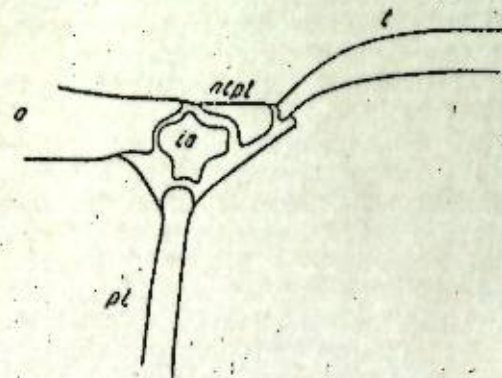


Рис. 10. Схема расположения основных вторичных склеритов относительно основания крыла, плевры и тергита.

Обозначения: a — крыло; ta — интрааксиллярный или 2-й аксиллярный склерит; pl — плевра; npl — нотоптеральный или 1-й аксиллярный склерит; t — тергит (ориг.).

способа имеют свои неудобства и достоинства. Функциональная терминология удобна тем, что сразу определяет значение и роль каждой данной мышцы в организме насекомого, самим названием указывая на ее функцию. С другой стороны, при пользовании функциональными названиями мышц в громадном большинстве случаев возникают большие трудности при сравнении различных насекомых между собой: вследствие привнесения на сегментах груди крыльев, их неравномерного развития, очень многие мышцы меняют свои функции, некоторые исчезают или сокращаются в размерах, другие, наоборот, увеличиваются и подавляют соседние. Невозможность проведения точного сравнения определенных мышц у различных насекомых при употреблении функциональной терминологии создает столь большие трудности, что заставляет склоняться к использованию исключительно гомологических названий мускулов. Основой для установления гомологической терминологии мышц могут явиться классические исследования по анатомии насекомых Фосса (Voss, 1904, 1912, 1913), заключающие исчерпывающий анализ скелета и мышечной системы сверчка (*Gryllus domesticus*). Это примокрыло обладает сравнительно мало специализированным скелетом и мускулатурой и поэтому может быть использовано как своего рода эталон для сравнения и гомологизации. Терминология мышц, предложенная Фоссом, заключается в объединении отдельных мышц в большие группы, как, например, дорзальные продольные, вентральные продольные, дорзоventральные, плевральные; отдельные мышцы каждой группы обозначаются порядковыми номерами. Для удобства обозначения отдельных мышц принято употребление определенных буквенных указателей; так, дорзальные и вентральные продольные мышцы обозначаются буквами d_{lm} и v_{lm} , дорзоventральные — d_{vm} , плевральные — pl (эти буквы являются сокращенными латинских названий данных мышц). Номер каждой отдельной мышцы обозначается индексом — арабской цифрой после буквы; наконец, иногда употребляется римской цифрой указатель перед буквенными обозначениями, притом или иному сегменту, например, груди. Так, символ II d_{lm_2} обозначает среднегрудную (II), дорзальную (d), продольную (l) мышцу, притом

вторую (m_2). Существующие неудобства гомологической терминологии мышц заключаются в отсутствии указаний на функциональное значение определенных мышц и, кроме того, в неудобстве обозначения мышц специализированных насекомых, у которых редуцировались некоторые мускулы данной группы, вследствие чего оставшиеся немногие приходится именовать, согласно их гомологии, номерами, расположенными по порядку. Так, пять плевральных мышц шеи должны называться: pl_{11} , pl_{12} , pl_{13} , pl_{14} и pl_{15} . Это неудобство, однако, искупается большими преимуществами, заключающимися в возможности точного сравнения различных насекомых друг с другом.

Мускулатура грудного бескрылого сегмента

Грудной сегмент (рис. 11) насекомого обладает многочисленными мышцами, которые можно распределить на две большие группы — продольные мышцы, связанные со спиной или брюшной пластинками, с тергитом или стернитом сегмента, и гораздо более многочисленные мышцы, в своем большинстве управляющие движением конечности, расположенные в сегменте более или менее вертикально.

Продольные мышцы состоят из дорзальных (d_{lm}), расположенных на спиной стороне сегмента, между фрагментами тергита, и вентральных (v_{lm}), располагающихся в вентральной части, между выростами стернита; эти последние мышцы мы не будем рассматривать, так как они не имеют отношения к движениям груди, связанным с процессом полета. Дорзальные продольные мышцы, отсутствующие у прыгающих прямокрылых (например, у сверчка) в числе четырех, у большинства более специализированных крылатых насекомых объединяются в собственно продольную дорзальную мышцу $d_{lm_{1+2}}$ и косую дорзальную мышцу $d_{lm_{3+4}}$ (см. ниже).

Главная масса мышц сегмента, условно объединенная, как вертикально расположенная, в своем большинстве имела первичное назначение в качестве двигателей ног или связывала тергит сегмента со стернитом или плеврами. Таковы дорзоventральные мышцы — d_{vm} , отсутствующие у прямокрылых в числе до 8 пар, соединяющих различные участки тергита с частями таза и стернита, многочисленные плевральные мышцы — pl , имеющиеся в числе до 16 пар, часть которых (6 мышц) связывает таза и прилегающие к нему склериты с верхними частями плевры, а остальные располагаются между плеврами и краями тергита; далее, пожные мышцы — bm , интрасегментальные мышцы — ism и фурикалеуральная мышца; эти три последние группы мышц почти не имеют отношения к крыловым движениям и потому не будут рассматриваться.

После этого краткого перечисления основных мускульных групп и отдельных мышц следует более подробно рассмотреть мускулатуру груди, непосредственно участвующую в летных движениях.

Изменения грудной мускулатуры у различных крылатых насекомых

Появление и дальнейшая эволюция крыльев на груди насекомого существенно изменяют всю мышечную систему сегмента. Одни мышцы, как, например, дорзоventральные, продольные дорзальные, очень сильно увеличиваются в размерах, образуя мощный двигатель, осуществляющий летательные движения крыльев. Другие, наоборот, испытывают часто далеко идущую редукцию, — таковы продольные вентральные, пожные, интрасегментальные мышцы. Наконец, группа разнообразных плевральных мышц испытывает коренные изменения, становясь специальными крыловыми мышцами, осуществляющими некоторые движения крыльев,

обеспечивающие управление полетом. Необходимо более подробно рассмотреть все эти изменения мускулатуры.

Дорзовентральные мышцы у наиболее специализированных летунов, как, например, перепончатокрылых и двукрылых, достигают очень мощ-

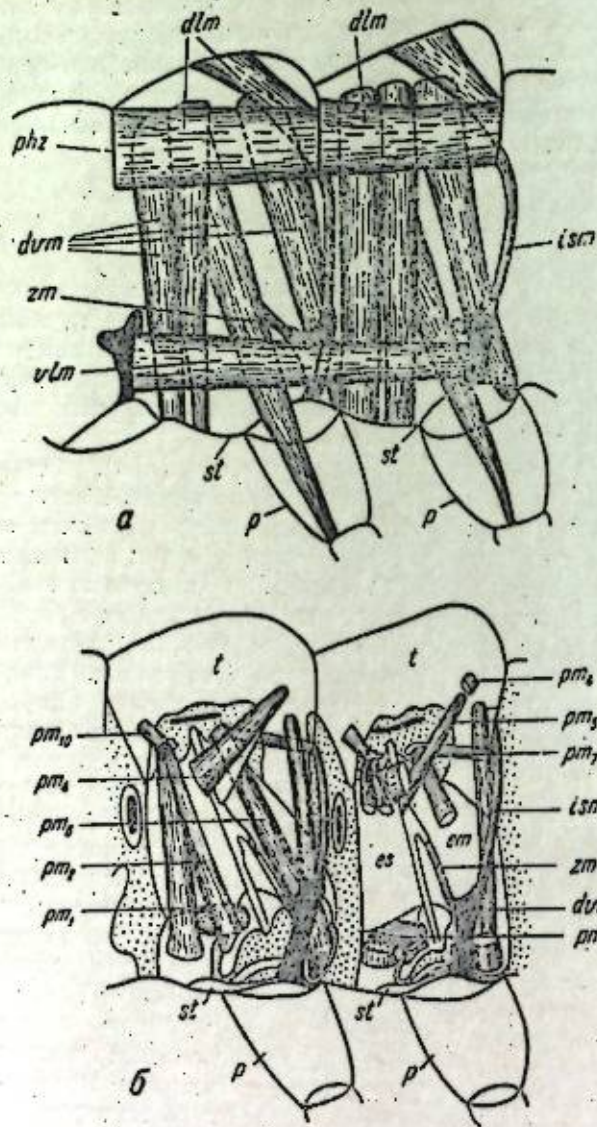


Рис. 11. Грудные мышцы крылатого насекомого:

а — продольные и дорзовентральные мышцы; б — плевральные мышцы, лежащие непосредственно под плеврой; продольные и главные дорзовентральные мышцы не изображены, место прикрепления крыла обозначено жирной горизонтальной линией. Обозначения: *em*, *es* — эмерит и элистерит; *pm* — плевральные мышцы; *t* — тергит; *p* — тазик ноги; *phz* — фрагм тергитов; *st* — стерниты; *vlm* — вилка стернита зачерпена. Обозначения мышц: *dlm* — продольные дорзальные мышцы; *dvm* — дорзовентральные мышцы; *lsm* — интрасегментальная мышца; *vlm* — продольные стернальные мышцы; *zm* — фуриалевральные мышцы (схема, ориг.).

ного развития. Сравнивая эти отряды насекомых с группами, обладающими менее развитым полетом и мало специализированными крыльями, например, с примокрылыми, можно вместе с тем отметить наличие меньшего числа отдельных мышц при значительно более сильном развитии

остающихся немногих мускулов. Так, из относительно большого числа *dvm* у сверчка (до 8 пар) у двукрылых остаются лишь две главные мышцы — *dvm₇* и *dvm₂*. Гомология последней мышцы неясна, возможно, она является новообразованием. Примерно то же наблюдается у жуков, у которых имеются только *dvm₆* и *dvm₇* в заднегруди и лишь одна *dvm₇* в среднегруди. Наибольшее сокращение числа отдельных дорзовентральных мышц мы наблюдаем у перепончатокрылых, у которых имеется лишь один громадный неподразделенный мускул *dvm* (гомология его неясна). Сокращение числа отдельных мышц *dvm* сопровождается одновременно достижением наибольшей независимости оставшихся пар от частей ног — тазиков и вертлугов. Чешуекрылые обладают еще почти полным набором этих мышц, причем присутствуют мускулы, участвующие в движении ног; такова *dvm₅*, соединяющаяся с вертлугом. У других высших крылатых насекомых *dvm* соединяются лишь с краями тазиков или с прэкокситом или мероном.

Особо важную роль в осуществлении полетных движений играют дорзальные продольные мышцы (*dlm*), составляя вместе с сильными и крупными мышцами *dvm* мощный мускульный аппарат сегмента. Эти мышцы у большинства высших насекомых (перепончатокрылых, чешуекрылых, двукрылых) состоят из одной мощной мышцы *dlm₊*, гомологичной мышцам *dlm₁* и *dlm₂* примокрылых. Эти мышцы располагаются между передней и задней фрагмами тергита сегмента, следовательно параллельно его оси. Косая дорзальная мышца *dlm₊*, обычно значительно меньших размеров и расположена между задней фрагмой тергита и его боковыми частями. У некоторых групп — равнокрылых (в среднегруди) и пластинчатых жуков (в заднегруди) — *dlm₊*, вследствие очень сильного разрастания задней фрагмы меняет свое положение, становясь почти вертикальной, и функционально заменяет мышцы *dvm*.

Наиболее разнообразны изменения, которые претерпевают плевральные мышцы — *pm*. Мышцы этой системы у различных отрядов насекомых построены весьма разном и их гомологии часто неясны, следовательно, и их наименования также иногда недостаточно точно установлены. Все эти мышцы удобно распределить на три группы по их функциональным особенностям. Одна группа управляет движением паранестерита, склерита, посредством которого осуществляются движения крыла сзади вперед, выводящие его из положения в покое, следовательно, движения, расширяющие крылья. Таковы три-четыре мускула, соединяющие паранестерит с частями плевры (*pm₁*, *pm₂*, *pm₁₄*) или краями тергита (*pm₁₀*). Под действием этих мышц паранестерит опускается вниз или сдвигается вперед, поднимая и втягивая основание крыла. Далеко не у всех насекомых присутствуют все четыре мышцы. Так, у дневных бабочек (*Nymphalidae*) имеются лишь три мышцы (*pm₁₀*, *pm₁₄*, *pm₂*), у перепончатокрылых остается лишь одна (*pm₁*). Другие отряды обнаруживают большое разнообразие, которое обычно может быть охарактеризовано редукцией числа этой группы плевральных мышц, реже увеличением, путем разделения некоторых их исходных.

Другая группа плевральных мышц в значительной степени является антагонистом первой и управляет движениями паранестерита, заднего плеврального сочленового склерита или соответствующих частей, осуществляя опускание и отодвигание их назад, соответственно сдвигая основание крыла. К этой группе относятся до трех довольно хорошо развитых мышц (*pm_{6a}*, *pm_{6b}*, *pm₇* — у бабочек), число которых может сокращаться до одной, например у перепончатокрылых (*pm₆* — у осм). Эти мышцы соединяются одним концом с паранестеритом, другими же концами прикрепляются к мерону (заднетазиковому склериту плевры — *pm₆*) или к верхней части эмерита (*pm₇*). Наконец, третья группа плев-

ральных мышц включает несколько мускулов, имеющих наиболее важное значение для осуществления рулевых полетных движений, именно движений, изменяющих наклон пластинки крыла и его траекторию в полете. Так, мышцы pm_{12} и pm_{13} своим широким основанием прикрепляются к центральной части эпистернита и тонкими сухожилиями — к мембране между птеральными склеритами (потоптеральным, интрааллярным и базанальным); более слабая мышца pm_2 располагается между плевральным ребром и базанальным склеритом, иногда прикрепляясь к заднему крыловому выросту тергита.

Кроме названных плевральных мышц, еще имеются и другие мускулы, не имеющие, повидимому, отношения к движениям крыла; таковы мышцы, располагающиеся между тазиком и эпистернитом (pm_6 , pm_8). Также, повидимому, лишь косвенное отношение к полету имеют промежуточные фуркаплевральные мускулы (zm), регулирующие эластичность стенок грудного сегмента.

В заключение необходимо упомянуть о наличии особой небольшой мышцы, обнаруженной в углублении базанального склерита сочлененной области крыла шерши (Вебер, 1925); вероятно, эта мышца имеет определенное значение при изменении угла наклона пластинки крыла.

Описанные особенности мускулатуры сегмента груди, несущего крылья, характерны для громадного большинства крылатых насекомых; различные группы и отряды имеют свои особенности, — наиболее важные черты различий были упомянуты выше. Вместе с тем, несмотря на большие подчас отличия в развитии той или иной группы мышц, обычно возможно сравнивать и гомологизовать части мускулатуры у большинства насекомых. Лишь одна группа насекомых, именно отряд стрекоз, обнаруживает особое своеобразие в строении своего мышечного аппарата, да и вообще всего грудного сегмента, очень затрудняющее проведение точного сравнения его с общим планом этой системы органов всех остальных насекомых. Для стрекоз характерно почти полное отсутствие дорзовентральных и продольных мышц, которые сохранились у них в виде небольших, плохо различимых рудиментов. Их плевральные мышцы вместе с тем построены очень своеобразно: они весьма велики и почти полностью заполняют грудь. Гомологизация их с соответствующими плевральными мышцами других насекомых неясна и, повидимому, они представляют совсем особое, характерные лишь для этого отряда мускулы. У стрекоз имеет место большая степень гомомонии средне- и заднегрудного сегмента, простирающаяся в большой мере и на строение самих крыльев. Сегмент груди стрекоз обладает 8 парами мышц, осуществляющими движения крыльев и соединяющими нижние края плевр с птеральной (единственной) пластинкой и основанием некоторых жилок. Таковы мышцы: абдуктор крыла, соединенный с основанием костальной жилки и тянущий крыло вперед; пронатор костальной жилки, опускающий передний край вниз; флексор крыла, наиболее мощный мускул, прикрепленный к центру птеральной пластинки и тянущий ее вниз; флексор анальной жилки, тянущий заднюю часть крыла вниз и вперед; аддуктор анальной жилки — небольшой мускул, прикрепленный к основанию анальной жилки и заставляющий ее двигаться назад; пронатор переднего крыла, прикрепленный к верхнему отростку основания радикальной жилки и двигающий крыло сверху вперед; супинатор переднего крыла, прикрепленный к нижнему отростку основания радикальной жилки и двигающий крыло сверху назад, и, наконец, тензор крыла — крупный мускул, прикрепляющийся к основанию крыла изнутри и поднимающий его. Своеобразие строения мышечной системы груди стрекоз сопровождается также и весьма характерным устройством скелета груди, в частности, сочленения крыла, на чем, однако, нет необходимости останавливаться.

Действия отдельных мышц грудного крылатого сегмента

В заключение обзора особенностей строения груди крылатого насекомого, прежде чем перейти к рассмотрению самого процесса полета, следует описать значение отдельных мышц и те движения частей грудного сегмента и его крыльев, которые ими осуществляются.

По своему действию различные мышцы груди объединяются в группы, производящие определенную работу. Не затрагивая особенностей летательного аппарата стрекоз, о котором сказано выше, необходимо описать характер мускулатуры и ее действия у большинства других крылатых насекомых, обладающих общим планом строения этой системы органов.

Наиболее мощным мышечным комплексом являются мышцы, управляющие сгибом и уплощением спинки сегмента, увеличением или уменьшением кривизны тергита сегмента. К этим мышцам относятся дорзовентральные (dvm), продольные и косые дорзальные мышцы (dln). Дорзовентральные (все) мышцы своими сокращениями уплощают спинку сегмента, уменьшая ее выпуклость. У ряда групп (цикады — Cicadidae, жуки — Lamellicornia) к этим мышцам присоединяется и косая дорзальная мышца — dln_{3+4} , первоначально имеющая продольное положение и, вследствие сильного увеличения задней фрагмы тергита, перемещающаяся в более вертикальное положение. Антагонистом этой группы мышц служит мощный продольный мускул dln_1 , прикрепленный к передней части спинки и задней фрагме; его сокращение увеличивает выпуклость тергита вследствие стягивания переднего и заднего его краев. Изменение кривизны тергита изменяет положение боковых краев — крыловых отростков спинки и вместе с тем птеральных склеритов сочленения крыла, опуская или поднимая их и, соответственно, поднимая и опуская крыло, которое вращается на эпистерно-эпимеральном отростке. Этот мускульный комплекс носит название крыловых мышц к о с в е и н о г о действия и наибольшего развития достигает у большинства современных насекомых, лучших летунов — двукрылых, перепончатокрылых, чешуекрылых и многих других групп; исключением являются стрекозы и некоторые другие второстепенные группы.

Другая большая важная система мышц управляет движениями крыльев в горизонтальной плоскости, спереди назад. В отличие от мышц косвенного действия, эта группа мускулов прикрепляется непосредственно к склеритам основания крыла и таким образом прямо управляет движениями крыла; поэтому она носит название мышц п р я м о г о действия. К этим мышцам относятся плевральные мышцы ($pm_{1,2,14}$), которые соединяют нижние части эпистернита плевр, края тергита и парэпистернита; их действие вызывает опускание парэпистернитов, что влечет за собой втягивание основной части крыла внутрь и, следовательно, движение всего крыла вперед. Антагонистами этих мышц являются шестая и седьмая плевральные мышцы (pm_6 , pm_7), соединяющие заднюю часть тазиков, мерон и край эпимерита с парэпимеритом; сокращение этих мышц вызывает опускание парэпимерита и, следовательно, втягивание задней части основания крыла спереди назад.

Особое значение имеет работа 9-й, 12-й и 13-й плевральных мышц, достигающих у некоторых групп крупных размеров. Эти мускулы, расположенные между плевральным ребром или серединой эпистернита, с одной стороны, и задним краем боков тергита или базанальным склеритом сочленения крыла — с другой, имеют значение в качестве мышц, управляющих полетом. Сокращение этих мышц вызывает подгибание края тергита или опускание базанального склерита, что изменяет положение пластинки крыла. Эта роль мышц $pm_{12,13,9}$, повидимому, является вторичной — сперва эти мышцы участвовали в качестве двигателя косвенного действия при подъеме крыла и лишь в дальнейшем, путем все большего

и большего сдвига к краю спинки и переходу на базальный склерит, создается описанное взаимоотношение этой жилки и крыла.

Еще неясно значение промежуточной мышцы (*zm*), располагающейся между отростками плеврального ребра и фурки. Повидимому, кроме своей роли регулятора эластичности стенки груди, этот мускул, как и предыдущие, играет большую роль в качестве мышцы, изменяющей направление ударов и положение плоскости крыла в полете путем изменения положения эпистерно-эпимерального отростка — основной точки опоры, на которую опирается крыло своим интрааллярным склеритом.

* * *

Резюмируем существующие данные о механизме, осуществляющем полетные движения насекомого.

1. Крылья приращены к грудному сегменту на границе между спинным склеритом (тергитом) и плеврами. Основание крыла соединяется с грудью посредством ряда различных мелких пластинок — одних, связывающих крыло с тергитом, — птеральных, в числе от одного до четырех; других, связывающих крыло с плеврами, — плевральных, в числе одного или двух парэпистернитов и обычно одного парэпимерита. Кроме того, посредством одного из птеральных склеритов крыло связывается с особым выростом плевры — эпистерно-эпимеральным отростком, являющимся основной опорной точкой крыла в его различных движениях.

2. Все описанные склериты, наряду с наибольшей прочностью, осуществляют и наибольшую подвижность сочленения, позволяя крылу совершать своеобразные и сложные движения. Так, птеральные склериты являются почти преимущественно сочленовными, плевральные же склериты всегда осуществляют непосредственную связь крыла с мышцами.

3. Строение скелета грудного сегмента насекомого, несущего крылья, характеризуется большим развитием внутреннего скелета, увеличением относительных размеров сегмента, укреплением и увеличением склеритов плевры и обычно (кроме стрекоз) мощным развитием и усложнением тергита. Все это обуславливается развитием сильных мышц, движущих крылья.

4. Главное разнообразие в строении грудного отдела насекомых обуславливается очень различным развитием крыльев, которые могут быть равномерно развиты на двух грудных сегментах или только на одном — среднем или заднем. Присутствие или преимущественное развитие только средних или заднегрудных крыльев соответственно обуславливает преобладающее развитие средних или заднегрудного отдела.

5. Большинство мышц, управляющих движением крыльев, является дериватами сегментальных мышц бескрылого сегмента, в ходе эволюции крылатых насекомых приобретших новые, не свойственные им ранее функции.

6. Главнейшие мышцы грудного крылатого сегмента распределяются на ряд групп, часть из которых расположена продольно в сегменте и носят название дорзальных продольных (условно обозначаемых *d1m*) и вентральных продольных (*v1m*), и большинство других, расположенных более или менее вертикально, каковы дорзовентральные (*dvm*), плевральные (*pm*), ножные (*bm*) и некоторые другие.

7. Наиболее важное значение в качестве главных полетных мускулов имеют дорзальные продольные (в числе до 4 пар) и дорзовентральные мышцы (в числе до 8 пар), управляющие движением тергита сегмента относительно плевры; эти мышцы уплощают выпуклость тергита при этом движении; наоборот, увеличивают ее (*d1m*); движение краев тергита при этих движениях передается посредством птеральных склеритов крылу, которое вращается на эпистерно-эпимеральном отростке плевры, совершая движения

8. Не менее важное значение имеют различные плевральные мышцы (более 14 пар), управляющие движением парэпистернитов, парэпимеритов и некоторых птеральных склеритов и обеспечивающие движение крыльев при их расправлении, складывании и, что особенно важно, управляющие движениями по скручиванию крыла — изменяющие угол наклона и плоскости колебания взмахов крыла.

9. Другие мышцы — ножные, интросегментальные, фуркоплевральные и вентральные продольные — повидимому, не имеют важного значения при полетных движениях.

10. Насекомые, обладающие наиболее совершенным полетом, например перепончатокрылые, двукрылые, обнаруживают уменьшение числа отдельных мышц, увеличение (часто очень значительное) немногих оставшихся пар и дополнительное развитие особых, вторичных мышц (обычно связанных с обеспечением сложных движений, управляющих изменением углов наклона пластинки и плоскости махания).

11. Особое положение занимает отряд стрекоз, отличающийся отсутствием продольных мышц и, повидимому, дорзовентральных. Существующая мускулатура крыльев стрекоз является дериватом одних лишь плевральных мышц и с трудом может быть сравнима с мышцами других насекомых, повидимому, являясь в значительной степени новообразованием.

12. По функциональному признаку все мышцы, управляющие крыльями, следует разбить на три группы: 1) мышцы косвенного действия — *d1m*, *dvm* — являются наиболее мощным мускульным комплексом большинства насекомых, осуществляющим основные рабочие усилия крыльев; 2) мышцы прямого действия — часть плевральных мускулов, управляющих движениями парэпистернита и парэпимерита, расправлением и складыванием крыльев, и, наконец, 3) мышцы рулевые — часть плевральных мускулов, обеспечивающие изменение углов наклона пластинки и плоскости махания.

2. ОСОБЕННОСТИ ПРОЦЕССА ПОЛЕТА

После описания строения тела и его придатков, определяющих летательные способности насекомого, возможно перейти к изложению существующих данных по процессу самого полета. Довольно разнообразные литературные материалы к настоящему времени затрагивают самые различные стороны этой проблемы, отнюдь, однако, не освещая исчерпывающе даже какого-либо одного вопроса, лишь намечая основные черты и особенности процесса полета, указывая вместе с тем на необходимость развития тех или иных направлений исследования.

Летательный аппарат различных насекомых, помимо основной летной функции, обладает способностью в покое складываться и укрываться посредством особых приспособлений. Эта особенность, естественно, значительно усложняет его строение, по существу являясь большой помехой при усовершенствовании и развитии аэродинамических качеств. Образование всякого рода складок и особых сочленений на пластинке крыла, развитие дополнительных и не имеющих отношения к полетным движениям скелетных и мышечных элементов, связанных с сочленовой областью крыла, вызывает у большинства насекомых необходимость перед полетом приведения крыльев в состояние готовности к полету.

Лишь у немногих насекомых — стрекоз (*Odonata*), поденок (*Ephemeroptera*), некоторых чешуекрылых (дневных бабочек — *Rhopalocera*, шелкопрядов — *Saturniidae*, пядениц — *Geometridae* и ряда других семейств), некоторых двукрылых (мух жужжал — *Bombyliidae*, мух неместриид — *Nemestrinidae*, комаров — *Tipulidae*), некоторых сетчатокрылых (*Nemopteridae*) — в покое крылья не складываются и не отводятся назад, бу-

дучи все время распростерты или подняты кверху, или лишь незначительно отклонены назад. У этих насекомых крыловой аппарат всегда находится в состоянии «готовности к полету» (в механическом отношении).

Большинство других насекомых обладает крыльями, в состоянии покоя отведенными назад и сложеными на спинке тела; у ряда групп имеет место образование продольных складок (прямокрылые — Orthoptera, Saltatoria, большинство тараканов — Blattoidea, хоботные — Rhynchota, некоторые перепончатокрылые — Vespidae) или даже поперечных, часто достигающих большой сложности (большинство жуков — Coleoptera, ухорвертки — Dermaptera). Эти насекомые для приведения крыльев в состояние «готовности к полету» нуждаются в расправлении крыльев, что выполняется посредством мышц прямого действия (см. выше):

Движения крыльев в полете

Прежде чем перейти к описанию полетных движений крыльев, изложению взглядов авторов на аэродинамические качества насекомых, я должен сделать ряд замечаний. Мне остается до сих пор неизвестной закон-



Рис. 12. Траектории пути конца крыла стрекозы во время взмаха при полете вперед. Пушиком показано направление полета. По Бюллю.

ченная и точно математически обработанная теория механики машущего крыла насекомого. Вопросы поддержания тела и создания тяги в полете насекомых до сих пор мало исследованы. Поэтому я принужден лишь кратко излагать фактические данные других авторов, воздерживаясь от передачи различных попыток анализа аэродинамики взмаха крыла, ввиду преждевременности и еще недостаточной обоснованности этих расчетов. Простой перенос выводов, полученных по анализу полета птиц (Тихонов, 1937), неправилен, вследствие целого ряда серьезнейших отличий полета насекомых от птичьего.

Движения крыльев насекомого в полете изучались уже давно. Впервые было установлено, что относительно тела крыло насекомого описывает сложную кривую в виде цифры 8, так называемую лемнискату. Эту кривую исследовал более подробно Бюль (Bull, 1910) на полете стрекозы (рис. 12) и Штельваг (Stellwag, 1916) на челе и хруще (рис. 13). Лемниската состоит из двух ветвей, соответствующих движениям крыльев вперед и вниз, назад и вверх относительно тела. Так, первая ветвь кривой образуется крылом, которое движется сверху вниз и вперед, заносится вперед тела. Обратное движение происходит посредством отведения его

назад и поднятия. Оба пути крыла, таким образом, перекрещиваются, образуя характерную, похожую на восьмерку, замкнутую кривую. Положение длинной оси лемнискаты очень различно относительно горизонтальной плоскости и может изменяться насекомым (см. ниже).

Реальная траектория крыла во время поступательного полета иная и является особой синусоидой (рис. 14). Нисходящая ветвь синусоиды, образуемая опускающимся крылом, соответствует той же части лемнискаты; восходящая же ветвь, направленная кверху, соответствует части лемнискаты, по которой крыло движется назад относительно тела. По материалам кинофотографирования установлено, что движение крыла совершается по разным ветвям лемнискаты (или синусоиды) с разной скоростью: крыло поднимается скорее, чем опускается. Так, у шмеля-плотника (*Xylocopa* sp.) подъем совершается в 1.3 раза скорее, у домашней мухи — в 1.7 раза, у шмеля — в 1.8 раза (Швайковский, 1937). Эти различия имеют весьма важное значение, вследствие различного аэродинамического эффекта взмаха крыла вниз и взмаха вверх.

Наибольшее значение для выяснения механики взмаха крыла и анализа тех сил, которые возникают при машущем полете, имеет знание положения пластинки крыла в разных точках его траектории — лемнискаты или синусоиды. Углы, под которыми находится пластинка крыла относительно направления движения и горизонтальной плоскости, определяют направления и размеры сил, осуществляющих режим полета насекомого. Поэтому внимание многих авторов было посвящено описанию положения пластинки крыла в разных точках его траектории. Так, согласно исследованиям Бюля (Bull, 1910), пластинка крыла стрекозы-лютки резко меняет свое положение в разных точках лемнискаты: в первой, нисходящей части кривой, при движении крыла сверху и сзади вниз и вперед, крыло

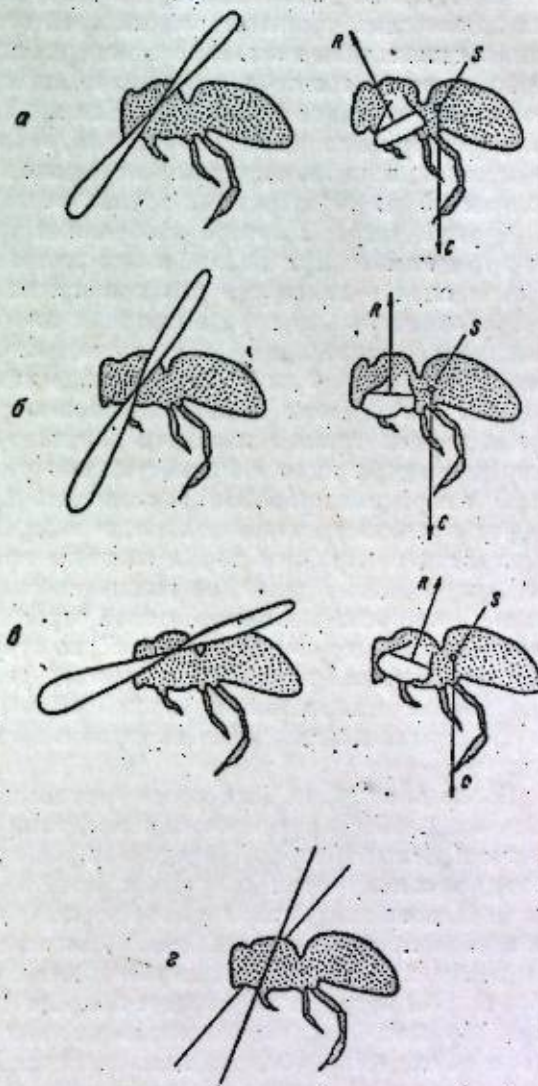


Рис. 13. Траектория конца крыла и положение пластинки крыла челы во время взмаха:

а — при полете вперед; б — при неподвижном висении в одной точке; в — при полете назад; г — осуществление изменения направления полета посредством изменения наклона оси лемнискаты, описываемой крылом при взмахе. Прямыми показаны оси лемнискат левого (нижней) и правого крыла. Стрелки показывают направления действия сил. По Штельвагу. Обозначения: G — сила тягести; R — направление сил, действующих на пластинку крыла; S — центр тягести тела насекомого.

назад и поднятия. Оба пути крыла, таким образом, перекрещиваются, образуя характерную, похожую на восьмерку, замкнутую кривую. Положение длинной оси лемнискаты очень различно относительно горизонтальной плоскости и может изменяться насекомым (см. ниже). Реальная траектория крыла во время поступательного полета иная и является особой синусоидой (рис. 14). Нисходящая ветвь синусоиды, образуемая опускающимся крылом, соответствует той же части лемнискаты; восходящая же ветвь, направленная кверху, соответствует части лемнискаты, по которой крыло движется назад относительно тела. По материалам кинофотографирования установлено, что движение крыла совершается по разным ветвям лемнискаты (или синусоиды) с разной скоростью: крыло поднимается скорее, чем опускается. Так, у шмеля-плотника (*Xylocopa* sp.) подъем совершается в 1.3 раза скорее, у домашней мухи — в 1.7 раза, у шмеля — в 1.8 раза (Швайковский, 1937). Эти различия имеют весьма важное значение, вследствие различного аэродинамического эффекта взмаха крыла вниз и взмаха вверх.

Наибольшее значение для выяснения механики взмаха крыла и анализа тех сил, которые возникают при машущем полете, имеет знание положения пластинки крыла в разных точках его траектории — лемнискаты или синусоиды. Углы, под которыми находится пластинка крыла относительно направления движения и горизонтальной плоскости, определяют направления и размеры сил, осуществляющих режим полета насекомого. Поэтому внимание многих авторов было посвящено описанию положения пластинки крыла в разных точках его траектории. Так, согласно исследованиям Бюля (Bull, 1910), пластинка крыла стрекозы-лютки резко меняет свое положение в разных точках лемнискаты: в первой, нисходящей части кривой, при движении крыла сверху и сзади вниз и вперед, крыло

очень близко к горизонтальному положению. При прохождении самой нижней точки крыло резко меняет положение, поворачиваясь вокруг своего переднего края почти на 90° , становясь почти вертикальным, и в таком положении проходит всю вторую восходящую половину кривой. Следовательно, крыло движется спереди снизу назад и вверх почти в вертикальном положении, причем передний край все время направлен вверх, а перепонки пластинки вниз. На самой верхней задней точке лемнискаты снова повторяется внезапный поворот пластинки на 90° , и крыло опять приобретает горизонтальное положение. Как мы видим из этой схемы, плоскость, в которой происходит махание крыла, относительно тела очень отклоняется от вертикальной, составляя в среднем не более 50° к горизонту (колеблется от 35 до 65° в разных точках ветвей лемнискаты).

Другой рисунок автора изображает траекторию крыла относительно тела насекомого при полете иного направления, именно назад и вверх. В этом случае плоскость взмахов крыла — ось лемнискаты — располагается относительно горизонтальной плоскости совсем иначе, составляя с ней уже отрицательный угол, в среднем равный 20° , колеблясь в разных частях кривой от 0 до 40° . Положение пластинки крыла при такого рода наклоне лемнискаты тоже существенно разнится, являясь притом все время отрицательным к линии горизонта: при движении крыла назад вперед и вверх пластинка постепенно увеличивает угол наклона от 60 до 90° в середине кривой (т. е. становясь вертикально) и далее наклоняясь вперед еще более, следовательно, переворачиваясь верхней стороной вниз и достигая на крайней передней точке кривой почти 135° . При переходе на другую ветвь кривой, на движение сверху спереди назад и вниз, пластинка еще более увеличивает свой отрицательный наклон, достигая к середине кривой примерно $150-165^\circ$; во второй половине этой части кривой пластинка крыла начинает уменьшать угол наклона и к задней точке лемнискаты становится вертикально (90°). Уменьшая наклон пластинки до 60° , крыло переходит на первую часть кривой, начиная движение вперед.

Более полные, но еще менее точные данные, полученные Штельвагом (Stellwaag, 1916), существуют о полетных движениях крыльев домашней пчелы *Apis mellifera* L. Посредством фотографирования с очень малой экспозицией и получения силуэтных отпечатков теней летящих пчел Штельваг исследовал характер взмахов крыльев и положения крыловой пластинки в полете. На его схемах (рис. 13) можно ясно заметить различное положение плоскости, в которой происходят взмахи крыльев при разного рода полете. Сам автор не подвергает подробному анализу полученные им кривые, обращая большое внимание на угол наклона крыловой пластинки. Из этих схем следует, что при висении насекомого в одной точке (рис. 13, б) плоскость махания отклоняется от вертикальной сравнительно немного, составляя примерно 65° к горизонту. Угол наклона пластинки крыла к горизонтальной плоскости отсутствует — крыло параллельно горизонту. При нормальном прямолинейном полете вперед (рис. 13, а) плоскость махания значительно более отклоняется от вертикали, достигая 50° к горизонтальной; пластинка крыла при этом образует угол наклона к горизонту уже отрицательный, равный примерно 25° . Наконец, при полете насекомого назад (рис. 13, в) плоскость махания крыла еще более отклоняется от вертикали, приближаясь к горизонту, образуя с последним угол лишь в 20° . Пластинка крыла при этом имеет положительный наклон к горизонтальной плоскости, примерно около 20° .

Оба описанные примера движения крыльев стрекозы и пчелы показывают изменчивость положения плоскости махания крыльев и размеров угла наклона пластинки крыла при различного рода полете — вперед, назад или «парении» на одном месте. Полет стрекозы и полет пчелы резко

отличны друг от друга; эти насекомые обладают весьма различным строением как самих крыльев, так и, в особенности, скелета и мышц. Поэтому нельзя рассчитывать обнаружить далеко идущее сходство в крыловых движениях этих насекомых; наиболее важно отметить на этих примерах лишь факт изменчивого положения плоскости махания, что указывает на способ управления полетом, способ изменения режима полета, свойственный, по видимому, всем насекомым и заключающийся в изменении направления силы тяги посредством изменения угла наклона крыловой пластинки.

Исследуя вопрос о траектории машущих крыльев, неизбежно сталкиваешься с проблемой управления полетом. Освещение способов управления полетом насекомого явилось темой работ целого ряда исследо-

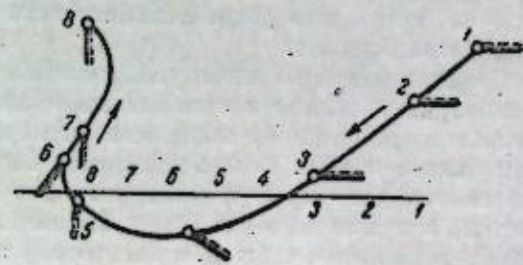


Рис. 14. Синусоида, описываемая крылом мухи *Volucella* при поступательном полете вперед.

Обозначения: кружки на синусоиде, обозначенные цифрами 1—8, показывают передний край крыла в восьми последовательных положениях; жирной чертой показана линия поверхности крыла, прерывистой — верхняя; цифры на горизонтальной черте показывают положение центра тяжести тела в соответственные моменты взмаха. По Швайковскому.

вателей, долгое время шедших по неправильному пути, как мы увидим из дальнейшего. Вопросы управления обычно всецело занимали внимание исследователей; вопросы образования тяги и, следовательно, точное исследование аэродинамики крыла мало или вовсе не освещались. В связи с этим до сих пор достаточно точные данные о действительной траектории крыла насекомого в полете в литературе отсутствуют. Существующие описания траектории крыла относительно тела, т. е. лемнискаты (например у Бюлля) часто неточны (Штельваг) и во всяком случае очень мало дают материала для решения вопросов об аэродинамике крыла, о размерах потоков воздуха, возникающих при этих движениях, короче говоря, об образовании тянущей силы тяги. Все исследователи (Marey, Bull, Magnan), использующие сверхбыстрое фотографирование насекомых, машущих крыльями, применяют полученные этим методом результаты для освещения скорости полета и количества отдельных взмахов в единицу времени (см. ниже), не анализируя траектории крыла, обычно лишь изображая лемнискату; между тем подробный анализ поведения пластинки крыла в разных точках его траектории совершенно необходим для освещения аэродинамических особенностей полета.

Мне известна лишь одна попытка анализа аэродинамических особенностей машущего крыла насекомого, в которой автор разбирает различные силовые эффекты пластинки крыла в разных положениях его на протяжении синусоиды (Швайковский, 1937). Рисуя синусоиду движения крыла цветочной мухи-волюцеллы (*Volucella*, рис. 14) и беря восемь различных положений пластинки крыла, автор разлагает силы, действующие на крыло в каждом отдельном положении, приходя к интересным и важным заключениям. Он приходит к выводу, что при относительно медленном движении по нисходящей ветви синусоиды пластинка крыла, обладая все увеличивающимся углом атаки, испытывает большую подъемную силу. Переходя на восходящую ветвь синусоиды, резко меняя свое положение, переворачиваясь по оси переднего края и двигаясь кверху верхней своей поверхностью, притом с большей быстротой, чем в нисходящей ветви синусоиды, крыло испытывает иные силы, именно получает импульс тяги. Таким образом, значение взмахов крыла вниз и вверх раз-

лично: при движении крыла по нисходящей ветви синусоиды крыло проводит своей нижней поверхностью работу, поддерживающую тело в воздухе, являясь элеватором; при движении крыла вверх, по восходящей ветви синусоиды, крыло своей верхней поверхностью создает силу тяги, являясь пропеллером. Далее автор указывает на значение изменения наклона лемнискаты крыльев левой и правой стороны, в качестве основного способа изменения направления в полете. В этой же заметке Швайковский описывает свои опыты по изучению токов воздуха, образующихся вокруг машущих крыльев (моделей). Это исследование представляет крупный интерес и, к сожалению, вследствие своей краткости (всего 3 страницы текста) оставляет открытым целый ряд важнейших сторон затронутой проблемы; в целом автор был вынужден быть декларативным, что, конечно, повредило доказательности его рассуждений, в основе, несомненно, правильных.

Определение изменения угла наклона крыла в различных точках его траектории в полете в сильной мере затрудняется весьма сложным его профилем, далеким от плоскости, и неравномерной плотностью различных частей крыла. Помимо наличия более толстой передней кромки — его костального края и менее плотной и эластичной средней и задней частей, в крыле имеется более эластичная (по сравнению с костальным краем) вершинная часть и, кроме того, у целого ряда насекомых существуют различные изломы, своего рода шарниры, нарушающие жесткость костального края (см. выше). Все это, несомненно, значительно усложняет аэродинамический анализ машущего крыла насекомого; при проведении такого анализа необходимо будет учитывать моменты скручивания и сгибания крыла как по продольной оси, так и перпендикулярно к ней в разных точках крыла. Существующие данные весьма незначительны (например Bull, 1904, 1909, 1910a), притом опять-таки по стрекозе, и показывают, что при каждом взмахе крыло сгибается по продольной оси, так что вершина крыла всегда отстает в движении от основной части, что является следствием сопротивления воздуха. По этой же причине поверхность пластинки становится вогнутой (вследствие встречного потока воздуха).

Особое значение, вероятно, имеют те аэродинамические моменты, которые наблюдаются в точках траектории, в которых происходят резкие перемены углов наклона крыла при переходе на другую (восходящую или нисходящую) ветвь траектории, именно у крыльев насекомых, имеющих сильно укрепленный передний край и тонкую эластичную, большую, остальную часть пластинки. В этом случае, несомненно, возникают резкие скручивания пластинки, которые, вероятно, влекут за собой своеобразные динамические эффекты, весьма важные в деле создания тяги.

Сравнительно полно исследованная аэродинамика машущего птичьего крыла не может быть безоговорочно приложена к анализу крыла насекомого: особенности последнего, заключающиеся в большом отклонении плоскости махания крыла от вертикали, изменчивом положении этой плоскости при разных режимах полета, наконец, широкое изменение углов наклона (= атаки) пластинки крыла — все это является коренным отличием насекомых от птиц.

Для анализа процесса образования тяги особый интерес представляют работы, исследующие направление и интенсивность потоков воздуха, создающихся вокруг летящего насекомого. Последние исследовались посредством особых методов. Один автор (Demoll, 1918) приклеивал на особую сеть из поперечных нитей нежный пух сов и подносил такую рамку с сетью и пухом к неподвижно укрепленному насекомому (бабочке-бражнику), производившему интенсивные удары крыльями. Другой исследователь (Magnan, 1935) производил фотографирование летящих

насекомых в среде из искусственного дыма. Наиболее результативными были исследования Демолли, которые показали, что вокруг летящего насекомого образуются потоки воздуха характерного направления и интенсивности. На прилагаемых схемах (рис. 15) изображены: направление (стрелками) и интенсивность (толщиной линий) потоков воздуха в трех взаимно перпендикулярных плоскостях; из этих схем очевидно, что спереди, сверху и с боков насекомого образуется разреженная зона, сзади, наоборот, имеется резкое повышение давления; снизу и в особенности сверху — сзади насекомого воздух остается почти неподвижным. Особо интенсивен приток воздуха сверху и спереди; еще более интенсивен отток воздуха в виде довольно узкого потока, направленного прямо назад. Из рассмотрения этих схем возможно сделать вывод, что насекомое поддерживается и движется вперед и вверх (по линиям наименьшего давления, т. е. наибольшей разреженности), вследствие присасывающего действия областей повышенного давления воздуха, одновременно опираясь на область повышенного давления, т. е. поток, идущий от тела назад. К сожалению, такого рода исследования не получили дальнейшего развития, хотя и являются весьма полезными для освещения особенностей полета и аэродинамики летящего насекомого. Основным все же является анализ движений крыла и поведения его пластинки — ее наклон и траектория; исследования воздушных потоков вокруг крыла необходимы, но должны непременно контролироваться одновременным изучением траекторий и углов наклона крыла; оба эти элемента исследования не могут быть оторваны друг от друга.

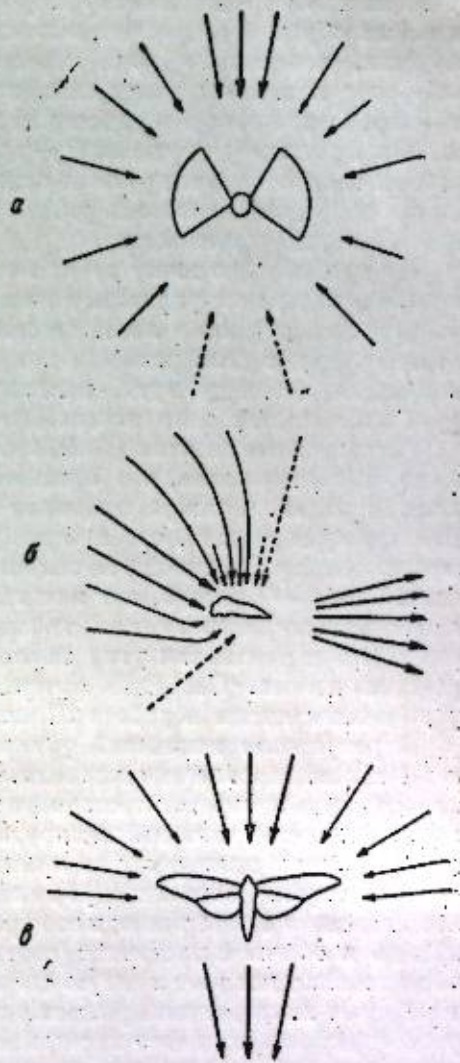


Рис. 15. Направление и интенсивность токов воздуха, создаваемых бабочкой-бражником при взмахе крыльями: а — при взгляде спереди; б — сбоку; в — сверху. Скорость токов показана толщиной линий. По Демоллю.

Управление в полете

Вопрос об особенностях управления полетом насекомого по существу явился основной проблемой, которую пытались решить многие исследователи, начиная с первой половины прошлого века. Не останавливаясь на первых исследованиях, как, например, Шабрие (Chabrier, 1821—1822), Плято (Plateau, 1871—1872), Белл-Петтигью (Bell-Pettigrew, 1868—1875) и других, в которых вопрос об управлении полетом затрагивался лишь косвенно и притом ни в какой степени не был решен,

следует обратить внимание на те исследования, в которых в качестве основы при управлении полетом предполагается изменение центра тяжести тела. В работе Жуссе де Белема (Jousset de Belesme, 1879) всесторонне развивалась мысль о наличии разного рода приспособлений тела летающего насекомого, движения которого вызывают смещение центра тяжести и таким образом действуют в качестве рулей в полете. Жуссе де Белем полагал, что такого рода переместителями центра тяжести являются все более или менее массивные, притом подвижные части тела, как, например, брюшко, голова, ноги или даже надкрылья жуков или рудименты задних крыльев у двукрылых — гальтеры. Эта точка зрения, поддерживаемая и некоторыми другими авторами (например, Plateau, 1872; Weiland, 1890), как показатель работы последующих исследователей не соответствует действительности.

На правильную точку зрения стал Аман (Amans, 1885), предположивший, что насекомое управляет своим полетом путем воздействия на потоки воздуха, обтекающие летящее тело. Но приняв в основе правильную предпосылку в деле решения вопроса управления полетом, Аман далее пошел по ложному пути, предположив, что такого рода воздушными рулями является тело насекомого, в особенности брюшко.

Исследования Бюлля (Bull, 1909) и в особенности Штельвага (Stellwaag, 1916) показали, что органом, осуществляющим управление, являются крылья. Фотографирование летящих насекомых дало возможность Штельвагу выяснить, что во время полета и различного рода изменений направления у насекомого не замечается каких бы то ни было перемещений частей тела — брюшка, ног или головы. Бюль и Штельваг вместе с тем с ясностью показали наличие изменения угла наклона пластинки крыла — его атаки и изменения угла наклона плоскости махания при изменении режима полета. Особенно отчетливы изменения угла наклона крыла у домашней пчелы в работе Штельвага¹ (рис. 13).

В результате изменений углов атаки машущего крыла изменяются величина и направление силы тяги. Штельвагу, кроме того, удалось констатировать при поворотах насекомого в сторону изменение угла наклона плоскости махания крыла той или другой стороны (рис. 13, г). Так, при повороте насекомого налево левые крылья начинают колебаться в плоскости, соответствующей «висящему» полету, т. е. обеспечивающему неподвижное висение в одной точке; в это время крылья правой стороны, продолжая махать в обычной плоскости (соответствующей прямолинейному полету), обеспечивают поворот в левую сторону. Повидимому, имеют место резкие, внезапные выключения крыльев одной стороны тела, что вызывает своего рода «прыжки» летящего насекомого в соответствующую сторону. В этом убеждают наблюдения над поведением различных двукрылых и перепончатокрылых в природе (рис. 16), проведенные Штельвагом.

Необходимо остановиться на вопросе происхождения характерных для насекомых движений крыльев, именно не безынтересно решить вопрос являются ли описанные выше сложные крыловые движения следствием лишь сопротивления воздуха, возникающего при простом прямолинейном махании крыла, или же они вызываются действиями определенных мышц. Подобный вопрос возникает в связи с высказанным первыми исследователями полета насекомых (например, Мареем) мнением, что наблюдаемые траектории крыла и углы наклона пластинки вызываются исключительно сопротивлением воздушной среды и образуются, следовательно, автоматически, без каких-либо специальных усилий со стороны насекомого. Ложность этого предположения с очевидностью выяснена экспериментами

¹ Нельзя, впрочем, не отметить слишком большую схематичность данных этого автора, заставляющих с некоторой осторожностью принимать его выводы и утвержде-

Бюлля (Bull, 1910), который удалял большую часть крыла ($\frac{2}{7}$) у комаро-длиноножки (*Tipula*) и исследовал фотографически характер движений и наклона остатка крыла, его основания. Оказалось, что основная часть крыла описывала примерно такую же траекторию и осуществляла примерно такие же углы наклона пластинки, как и целое крыло; мало того, это основание крыла в своих движениях показало еще большие углы наклона. Зная сложность и специализацию мышечного аппарата насекомого, мы могли бы предсказать такой результат экспериментов Бюлля: большее увеличение углов атаки у остатка обрезанного крыла естественно объяснимо отсутствием пластинки и, следовательно, отсутствием соответствующего сопротивления среды (уменьшением нагрузки) и реакцией организма в виде усиления действия соответствующих мускулов, осуществляющих наклон пластинки, ее скручивание.

Наконец, проблема управления полетом получила в самое последнее время новое освещение в работах советских исследователей Воробьева и Дыбовского (1939, 1940). Эти авторы провели различные эксперименты над мухами (синей мясной мухой, *Calliphora*), наблюдая особенности движения крыльев при искусственном изменении положения тела насекомого. В результате были получены новые данные, подтверждающие схемы Штельвага и Бюлля, — насекомое для изменения направления полета изменяет положение плоскости махания крыльев, притом действуя крыльями обеих сторон одновременно и различно.

Скорость полета

Исследования скорости полета насекомых стали проводиться уже давно. Основные трудности заключались в выработке методики регистрации и точного определения скорости движения столь малых и вместе с тем быстро движущихся животных. Поэтому малые успехи техники фотографирования долго не позволяли выяснить точные величины быстроты движения насекомых и их крыльев в полете. Первые данные по частоте ударов крыльями мы находим у Марее (Marey, 1869), который их получил посредством довольно несовершенной методики. Тем не менее, результаты исследований Марее относительно близко подошли к истинным цифрам. К другого рода выводам пришел Ландуа (Landois, 1874), который определял число ударов крыльями в единицу времени по высоте звука, издаваемого машущими крыльями, иначе говоря, по высоте тона жужжания насекомого. Этот способ определения числа ударов крыльев дал неправильные, сильно завышенные цифры, в 2—3 раза больше действительных.¹ Получить точные данные о числе ударов крыльев удалось лишь после конструирования совершенной фотографической (кинематографической)

¹ Причины таких ошибок еще не вполне выяснены и, вероятно, зависят от того, что источником звука при полете насекомого являются не только машущие крылья, но и более эластичная перепонка, которая колеблется, вероятно, с большей частотой, чем само крыло.

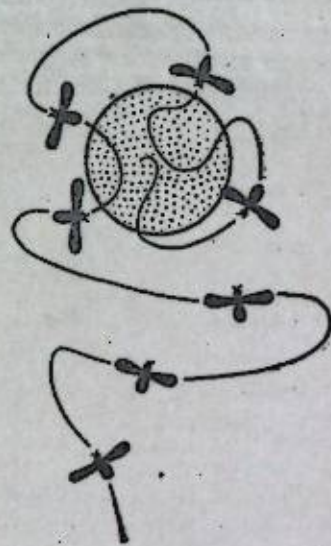


Рис. 16. Маршрут мухи *Eristalis tenax* L. при посещении головки астры.

Хорошо заметны резкие боковые «прыжки», свидетельствующие о «выключении» крыла соответственной стороны. По Штельвагу.

аппаратуры, позволившей производить съемку летающих насекомых с большой быстротой, делая по многу тысяч снимков в одну секунду. Таким образом удалось Фоссу, Аксенфельду, Маньяну установить действительную частоту взмахов крыльев в единицу времени у различных насекомых. Эти данные приводятся на таблице 2 и рис. 17. Из этой таблицы следует, что наименьшее число взмахов крыльев наблюдается у насекомых, обладающих наиболее широкими и большими крыльями. Таковы дневные и некоторые ночные (Arctiidae) бабочки, у которых число взмахов колеблется от 5.5 до 19 в секунду. Более часты удары крыльев у различных других чешуекрылых (сем. Noctuidae, Geometridae, Pyralididae) и стрекоз (одно наблюдение Аксенфельда) — от 22 до 51 в секунду. Еще более часты взмахи крыльями у жуков: так, по данным Фосса, у Coccinellidae (*Adalia bipunctata* L.) и Cantharididae (*Rhagoxycha fulva* Scop.) число ударов

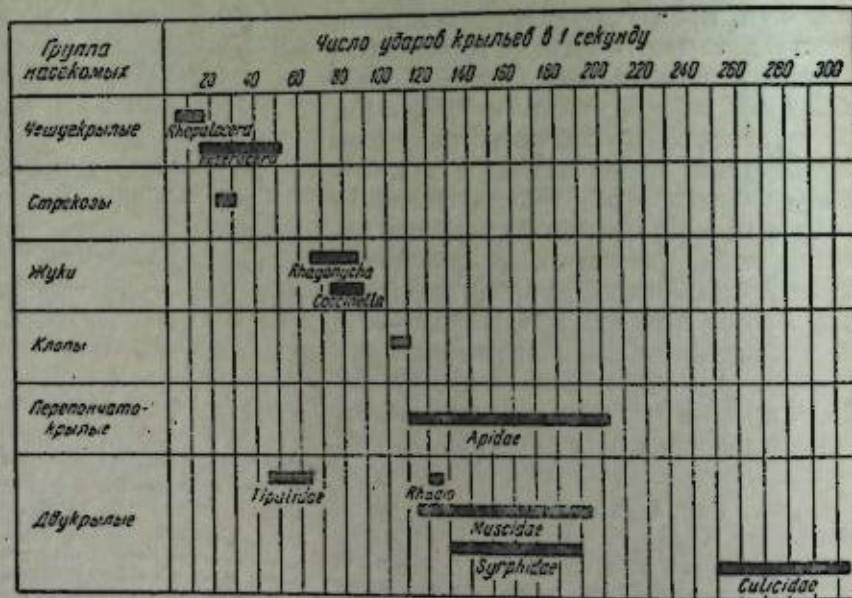


Рис. 17. Распределение различных насекомых по скорости взмаха. Составлено по данным ряда авторов.

колеблется от 69 до 91. Сюда же следует отнести некоторых двукрылых — комаров длинноножек (Tipulidae), с числом ударов, по Фоссу, от 44 до 73 в секунду. Наконец, перепончатокрылые и большинство двукрылых обладают наиболее частыми взмахами крыльев, от 114 (шмели — по Аксенфельду) до 307 (кровососущий комар — по Фоссу) ударов в секунду. Наиболее частыми ударами крыльев характеризуются кровососущие комары — Culicidae, резко выделяющиеся из всех других насекомых по этому признаку. Все эти данные, конечно, крайне недостаточны, если принять во внимание все разнообразие насекомых; уже замечается своеобразие отдельных групп, резко отличающихся друг от друга по частоте взмахов и скорости движения крыльев.

Непосредственных данных по скорости движения крыльев нет, и их можно получить путем вычислений. Действительно, зная число взмахов в единицу времени, длину крыла данного вида и амплитуду размаха, можно узнать приблизительную скорость движения вершины крыла при взмахе. Из этих расчетов следует, что наибольшими скоростями обладают шмели, у которых скорость движения крыла достигает 11 м в секунду. Также велики скорости крыльев у некоторых двукрылых — цветочных мух

и кровососущих комаров. Знание этих скоростей может дать представление о величине развивающихся при махании крыльев центробежных сил, которые, несомненно, значительны.

Скорость полета насекомого наиболее точно была исследована Дэмолем (Demoll, 1918). По его данным следует, что наибольших величин скорости полета достигают у бражников, слепней, стрекоз (10—15 м/сек.) — эти насекомые могут быть сравнены с некоторыми птицами; громадное большинство других летает гораздо медленнее. Медленным по сравнению с птицами полетом обладают и столь совершенные и специализованные летуны, как перепончатокрылые и настоящие мухи, скорость полета которых лишь редко достигает 5 м/сек., обычно же колеблется от 1.8 до 4 м/сек.

Нагрузка]

Одним из главных элементов характеристики летающего насекомого является определение нагрузки на единицу поверхности крыла. Эти



Рис. 18. Распределение насекомых по размерам нагрузки, испытываемой крылом в полете.

Оставлено по данным ряда авторов.

величины непосредственно связаны с относительными размерами (площадью) крыльев и абсолютным весом насекомого.

Измерения площади крыльев и веса насекомого производились неоднократно многими авторами (Аксенфельд, Прохнов и др.) и их данные сведены на табл. 2 и рис. 18. Площадь крыльев насекомых колеблется в очень широких пределах, равно как и абсолютный вес тела. Наиболее велики крылья у чешуекрылых, особенно дневных бабочек, стрекоз; двукрылые и перепончатокрылые обладают наименьшими размерами крыльев. Поэтому и нагрузка на единицу поверхности крыла также очень различна. Дневные бабочки обладают наименьшими нагрузками, которые колеблются от 0.0063 до 0.0139 г/см². Бабочки-бражники, обладающие тяжелым телом и узкими крыльями, имеют значительно большую нагрузку, колеблющуюся от 0.0550 до 0.1030 г/см². Еще более высокие нагрузки у жуков — у майского жука 0.0820 и навозника 0.1525. Также велики нагрузки у перепончатокрылых — 0.0410—0.2600, мух-ктырей — 0.2400 г/см². Другие двукрылые — домашняя муха, цветочная муха (*Volucella*), кровососущий комар (*Culex*) — обладают меньшей нагрузкой, колеблющейся от 0.0371 до 0.1335 г/см². Несколько меньших величин достигает нагрузка

Таблица 2

Существующие данные по весу, размерам поверхности крыльев, числу взмахов и нагрузке. Недостоверные цифры заключены в скобки

Отряд и вид	Вес, в мг	Поверхность крыльев в см ²	Число взмахов в сек.	Нагрузка в г/см ²	Автор
Orthoptera					
<i>Decticus verrucivorus</i> , ♂	2650	12.98	—	0.2100	Ленденфельд
Heteroptera					
<i>Dereocoris schach</i>	—	—	100—109	—	Фосс
Homoptera					
<i>Typhlocyba</i> sp.	—	—	123	—	»
Odonata					
<i>Coenagrion puella</i> L., ♂	25	2.20	—	0.0120	Ленденфельд и Прохнов
<i>Agria virgo</i> L., ♂	100	11.12	—	0.0090	»
<i>Cordulia aenea</i> , ♂	200	13.94	—	0.0140	»
<i>Libellula</i> sp.	240	10.48	—	0.0230	»
<i>Epithoca s-maculata</i> , ♂	—	—	28	—	»
<i>Libellula cancellata</i> , ♂	290	11.08	—	0.0260	»
<i>Libellula depressa</i> , ♂	440	14.08	—	0.0310	»
<i>Libellula depressa</i> , ♂	620	14.56	—	0.0430	»
<i>Libellula vulgata</i>	600	13.32	—	0.0450	»
<i>Aeschna</i> sp.	(150)	7.28	—	0.0210	»
<i>Aeschna cyanea</i> , ♂	—	—	22	—	»
<i>Aeschna cyanea</i> , ♂	920	22.90	—	0.0400	Аксенфельд Ленденфельд и Прохнов
<i>Aeschna grandis</i>	850	21.06	—	0.0400	Прохнов
<i>Sympetrum sanguineum</i>	140	7.40	—	0.0189	Портъ и Портъ
»	170	7.76	—	0.0219	Пьерон
»	200	8.00	—	0.0250	»
<i>Lestes fusca</i>	230	8.30	—	0.0277	»
<i>Aeschna cyanea</i>	55	—	—	0.0250	»
<i>Aeschna cyanea</i>	674	—	—	0.0530	»
Lepidoptera					
<i>Retinia buoliana</i>	—	—	51	—	Фосс
<i>Acidalia</i> sp.	—	—	32	—	»
<i>Agrotis c-nigrum</i>	—	—	32—30	—	»
<i>Callimorpha hera</i>	202	15.51	16	0.0130	Аксенфельд
<i>Arctia caja</i> , ♂	516	11.03	—	0.0460	Портъ и Портъ
<i>Arctia caja</i> L., ♀	609	10.84	—	0.0470	Портъ и Портъ
<i>Smerinthus populi</i> , ♂	1828	16.80	—	0.1090	»
<i>Smerinthus ocellatus</i> , ♀	1668	15.90	—	0.1112	»
»	(550)	(9.88)	—	0.0560	Ленденфельд и Прохнов
<i>Sphinx ligustri</i> , ♀	2500	20.0	—	0.1250	Портъ и Портъ
»	1920	18.62	—	0.1030	Ленденфельд и Прохнов
»	—	—	—	0.0850	»
<i>Hyloicus pinastri</i> , ♂	1370	16.00	—	0.0520	»
»	540	10.34	—	0.0430	»
<i>Herse convolvuli</i>	430	10.08	—	0.0550	Аксенфельд и Прохнов
»	947	17.33	(10)	0.0645	Портъ и Портъ
»	—	—	—	0.1060	»
<i>Manduca atropos</i> L.	2000	20.80	—	0.0960	»
<i>Macroglossa stellatarum</i>	1585	24.50	—	0.0645	»
<i>Macroglossa stellatarum</i>	500	4.70	—	0.1060	»

Таблица 2 (продолжение)

Отряд и вид	Вес, в мг	Поверхность крыльев в см ²	Число взмахов в сек.	Нагрузка, в г/см ²	Автор
<i>Bombyx mori</i> L., ♂	250	5.09	—	0.0491	Портъ и Портъ
»	558	6.70	—	0.0832	»
<i>Attacus cynthia</i>	1807	57.00	—	0.0317	»
<i>Odonestis potatoria</i> , ♂	365	10.32	—	0.0354	»
»	1119	13.09	—	0.0847	»
<i>Gastropacha quercifolia</i> , ♀	2903	26.64	—	0.1089	»
<i>Lasiocampa quercus</i> , ♂	271	11.09	—	0.0249	»
»	881	13.29	—	0.0663	»
<i>Phalera bucephala</i>	273	5.10	—	0.0530	»
<i>Lymanthria dispar</i> , ♂	65	4.31	—	0.0150	»
»	198	5.30	—	0.0370	»
<i>Pyrameis atalanta</i>	220	16.00	—	0.0140	»
<i>Pyrameis cardui</i>	250	15.00	—	0.0166	»
<i>Vanessa io</i>	209	15.00	—	0.0139	»
<i>Lymenitis populi</i>	260	22.00	—	0.0110	»
<i>Argynnis lathonia</i>	100	8.10	—	0.0120	»
<i>Argynnia apherape</i>	25	4.04	—	0.0062	Ленденфельд и Прохнов
<i>Epinephele tithonus</i>	96	14.00	6	0.0069	Аксенфельд и Прохнов
<i>Polygona egea</i>	101	10.22	12	0.0099	»
<i>Polyommatus phlaeas</i>	—	—	19	—	»
<i>Lycæna argus</i>	12	2.94	—	0.0041	Фосс
<i>Lycæna argiolus</i>	—	—	11	—	Ленденфельд и Прохнов
<i>Pieris brassicae</i>	180	18.60	—	0.0096	Фосс
»	82	10.73	7	0.0076	Портъ и Портъ
»	—	—	9	—	Аксенфельд и Прохнов
<i>Colias edusa</i>	81	12.41	8	0.0067	Марей
»	88	11.11	7	0.0079	Аксенфельд и Прохнов
»	85	12.14	—	0.0068	»
<i>Gonopteryx rhamni</i> , ♀	183	52.54	—	0.0034	Ленденфельд и Прохнов
<i>Papilio machaon</i>	189	22.44	5.5	0.0084	Аксенфельд и Прохнов
<i>Papilio podalirius</i>	241	22.55	10	0.0107	»
Diptera					
<i>Tipulidae</i> gen. sp.	—	—	44—73	—	Фосс
<i>Culex</i> sp.	—	—	248—295	—	»
»	—	—	248—307	—	»
<i>Culex pipiens</i>	4	0.11	—	0.0380	Прохнов
»	—	—	(594)	—	Ландуа
<i>Culex annulatus</i>	—	—	(594)	—	»
<i>Rhagio</i> sp.	—	—	122—126	—	Фосс
<i>Chrysozona pluvialis</i>	—	—	(247)	—	Ландуа
<i>Laphria gibbosa</i>	400	1.68	—	0.2400	Прохнов
<i>Eristalis tenax</i>	—	—	177—188	—	Фосс
»	—	—	177—193	—	»
»	—	—	(352)	—	Ландуа
<i>Volucella</i> sp.	235	6.33	179	0.0390	Аксенфельд и Прохнов
<i>Rhingia rostrata</i>	—	—	(352)	—	Ландуа
<i>Syrphus vitripennis</i>	—	—	139—170	—	Фосс
»	—	—	131—134	—	»
<i>Syrphus ribesii</i>	—	—	(396)	—	Ландуа
<i>Sarcophaga carnaria</i>	—	—	161	—	Аксенфельд и Прохнов

Таблица 2 (продолжение)

Отряд и вид	Вес, в мг	Поверхность крыльев, в см ²	Число взмахов в сек.	Нагрузка, в г/см ²	Автор
<i>Calliphora vomitoria</i>	70	—	142	—	Аксенфельд и Прохнов
"	—	—	(330—396)	—	Ландуа
"	—	—	155	—	Фосс
"	—	—	161—185	—	"
<i>Musca domestica</i>	15	0.27	—	0.0550	Прохнов
"	—	—	(330)	—	Марей
"	—	—	(330—396)	—	Ландуа
"	—	—	182	—	Аксенфельд и Прохнов
"	—	—	115—167	—	Фосс
"	—	—	180—197	—	"
Hymenoptera					
<i>Ammophila sabulosa</i>	—	—	(264)	—	Ландуа
<i>Vespa crabro</i>	650	2.46	—	0.2600	Прохнов
<i>Vespa vulgaris</i>	800	2.60	110	—	Марей
<i>Xylocopa violacea</i>	576	3.55	167	0.3077	Портье и Рорта
"	—	—	—	0.1600	Аксенфельд и Прохнов
<i>Bombus terrestris</i>	400	1.60	—	0.2500	Портье и Рорта
"	—	—	(440)	—	Ландуа
<i>Bombus muscorum</i>	—	—	(330)	—	"
<i>Bombus campestris</i>	170	4.08	114—154	0.0410	Аксенфельд и Прохнов
"	135	—	175—200	—	"
<i>Bombus agrorum</i>	160	0.76	—	0.2100	Прохнов
<i>Bombus sp.</i>	—	—	(240)	—	Марей
<i>Anthidium manicatum</i>	—	—	(396—440)	—	Ландуа
<i>Apis mellifera</i>	87	0.46	—	0.1900	Прохнов
"	—	—	180—203	—	Фосс
"	—	—	190	—	Марей
Coleoptera					
<i>Hydrous piceus</i> , ♀	4065	—	—	0.5930	Пьерон

у стрекоз — 0.0090—0.0450 г/см². Очень велика нагрузка у единственно исследованного прямокрылого — кузнечика (*Decticus*), достигающая 0.2100 г/см², и некоторых жуков (водолюб, *Hydrous piceus* L. — 0.5930 г/см²).

* * *

Реакмируем существующие данные по процессу полета насекомых.

1. Строение крылового аппарата различно и лишь у некоторых групп позволяет покоящемуся насекомому непосредственно осуществлять полетные движения крыльями. У большинства других насекомых обязательны особые дополнительные движения, выводящие крылья из состояния покоя в положение «готовности к полету». Это усложнило строение и торозило развитие летательных качеств насекомых.

2. Относительно тела крыло описывает своим концом в полете характерную кривую в виде цифры 8, лемнискату; длинная ось этой кривой наклонна к горизонту при обычном поступательном горизонтальном полете, в среднем около 50°. Плоскость махания крыльев насекомых, следовательно, обычно очень отклоняется от вертикали.

3. В разных частях кривой, которую описывает мащающее крыло, резко меняется наклон пластинки. В основной части кривой, при движении крыла сверху вниз и сзади вперед, наклон очень мал, крыло почти горизонталь-

но. В восходящей ветви кривой наклон резко меняется и пластинка располагается почти вертикально. Осью вращения пластинки крыла в местах перехода с одной ветви кривой на другую является передний край крыла.

4. Точных данных по наклону пластинки крыла в полете нет; изучение углов наклона затрудняется большой эластичностью крыла, именно большей его части — задней половины пластинки, которая тонка и легко изгибается, в то время как передний край крыла тверд и не деформируется в поперечном направлении, обладая лишь эластичностью в продольном, по оси крыла, направлении.

5. Управление полетом осуществляется исключительно посредством изменения углов наклона плоскости махания крыльев и углов «атаки» пластинки крыла. Изменение наклона плоскости махания крыльев и пластинки крыла позволяет насекомому менять направление полета из горизонтального в восходящее, нисходящее, неподвижно висеть в одной точке и, наконец, лететь назад. Наблюдения над полетом пчел и мух, кроме того, показали применение насекомыми при перемене направления полета внезапных «выключений» крыльев той или другой стороны тела, что вызывает резкие и далекие «прыжки» летящего насекомого в сторону «выключенного» крыла. Эти неопровержимо доказанные посредством фотографиями и сверхбыстрой киносъемки особенности полета насекомых до сих пор, тем не менее, точно не исследованы и детально не описаны.

6. Положение центра тяжести летящего насекомого во время полета остается неизменным и не имеет отношения к изменению режима полета, перемене направления, что доказывается посредством фотографирования в работах ряда авторов.

7. Всякого рода «воздушные рули» в полете насекомого не имеют места — все управление осуществляется исключительно движениями крыльев.

8. Все сложные движения крыла насекомого в полете осуществляются определенными мышцами, обеспечивающими изменение углов наклона пластинки и плоскости взмахов. Предположения о пассивном изменении углов наклона вследствие сопротивления воздуха не соответствуют действительности: это доказывается ясными и безупречными экспериментами.

9. Число взмахов крыльями изучалось еще в прошлом веке, но достоверные данные были получены лишь недавно, при улучшении техники фотографирования. Медленнее всего движутся крылья у дневных бабочек (5.5—10 взмахов в секунду), наиболее быстры движения крыльев у жалящих перепончатокрылых и двукрылых (100—200 взмахов в секунду), самые частые взмахи наблюдались у кровососущих комаров (305 взмахов в секунду). При столь быстрых движениях в крыльях насекомого возникают значительные центробежные силы, которые, однако, специально не исследовались.

10. Абсолютная скорость полета насекомых известна для сравнительно немногих, случайно исследованных форм и достигает до 14—15 м/сек у бражников и слепней, до 10 м/сек у стрекоз, до 7 м/сек у жука-навозника, до 5 м/сек у шмелей; у других насекомых скорость полета еще ниже.

11. Важной характеристикой насекомых является размер нагрузки на единицу поверхности крыльев в полете, которая наиболее мала у дневных бабочек (0.0063—0.0139 г/см²), больше у стрекоз (0.0090—0.0450 г/см²), больше у двукрылых (0.0371—0.1335 г/см²) и еще больше у жалящих перепончатокрылых, мух-ктырей, кузнечика и жуков (0.0410—0.5930 г/см²).

12. Устройство летательного аппарата насекомых резко отличается от других летающих животных. Отождествление насекомого с орнитоптером или геликоптером неправильно; сравнению его с этими летательными схемами допустимо лишь в отдельных частных чертах. Насекомое в механическом отношении является совсем особым аппаратом, так сказать, «энтомоптером».

III. КРАТКИЙ ОБЗОР ОСОБЕННОСТЕЙ СТРОЕНИЯ И ЭВОЛЮЦИИ КРЫЛЬЕВ И ПОЛЕТА В РАЗЛИЧНЫХ ОТРЯДАХ НАСЕКОМЫХ

Полет есть наиболее характерная особенность насекомых, резко отличающая их не только от остальных классов членистоногих, но и от большинства других животных. Своего рода экологический аналог насекомых можно видеть лишь среди позвоночных, именно в птицах; появление и развитие функции полета как у птиц, так и у насекомых явилось основным могущественным фактором, определившим всю дальнейшую судьбу эволюции этих «воздушных» животных.

Крылья насекомых построены различно — их строение отражает особенности полета и, кроме того, указывает на их историю. В этой главе будут кратко разобраны имеющиеся данные по строению крыльев и особенностям полета в различных отрядах и будет сделана попытка показать направление эволюционного процесса в каждой группе.

1. ТАРАКАНЫ — BLATTOIDEA

По целому ряду причин и начинаю обзор крылатых насекомых с отряда Blattoidea. Именно у этих насекомых мы видим примеры наиболее примитивных, мало приспособленных для быстрого полета крыльев; передние крылья тараканов наименее специализированы в механическом отношении для целей поступательного, активного полета. Поэтому есть все основания считать строение передних крыльев тараканов, особенно у древних семейств (например, карбоновые Mylacridae, из современных — Blaberidae), наиболее примитивным, близким по основному плану жилкования к строению первичных зачатков крыльев у исходных форм крылатых насекомых.

Примитивный характер передних крыльев тараканов заключается в отсутствии какого бы то ни было механического укрепления переднего края крыла. Как это хорошо заметно (рис. 19, а), у древних тараканов передние крылья были симметричны относительно своей продольной оси: передняя половина крыла была очень похожа на заднюю. Многочисленные субкостальные жилки, расположенные радиально из основания крыла, соответствовали югальной и анальной жилкам задней части крыла; радиальная система являлась таким же аналогом кубитальной и, наконец, срединной зоны крыла занимала медиальная система. Жилки, следовательно, равномерно укрепляли пластинку крыла — крыло древнего таракана напоминало часть вайи папоротника, с жилками, расположенными веерообразно по всей листовой пластинке. Подобного рода жилкование могло иметь место лишь при условии равномерной нагрузки на всю поверхность функционирующего органа. Равномерность нагрузки в полете для всей поверхности крыла насекомых по существу не может иметь места при активном, поступательном полете; крыло при этом испытывает неодина-

ковое сопротивление воздуха. Передний край крыла рассекает воздух и должен быть значительно более жестким, нежели задний, который в свою очередь должен быть не столь прочным и жестким, как эластичным. Отсутствие или незначительное укрепление переднего края крыла может быть лишь при медленном и слабом полете, не сопровождаемом активными, сильными взмахами крыльев. Иначе говоря, в этом случае наблюдается лишь парашютирование, помогающее совершать прыжки или планирующие перелеты с более высоких предметов. Естественно предполагать, что в действительности такие функции и должны были выполнять крылья предков крылатых насекомых (Мартынов, 1938).

Задние крылья тараканов, притом и наиболее древних, всегда резко отличаются от передних как по форме, так и по плотности и жилкованию. Они значительно шире передних, приближаясь к форме треугольника, тонкие и обладают способностью складываться в виде веера. Жилкование их отличается от передних сильным развитием югальной зоны, которая и образует собственно складывающуюся часть заднего крыла.

Все строение крыльев тараканов с очевидностью оправдывает, как мы увидим дальше, выделение такого летательного аппарата в особый тип.

Фауна современных тараканов показывает, что, наряду с формами, обладающими примитивными крыльями, снабженными многочисленными жилками и слабо укрепленным передним краем, существуют группы, у которых жилкование испытало различные эволюционные изменения. Еще у вымерших палеозойских и мезозойских семейств замечается редукция субкостальной системы жилок, в результате чего укрепляется передний край крыла; этот процесс обычно идет одновременно с удлинением всего крыла. Таковы карбоновые и пермские Spiloblattinidae, палеозойские и мезозойские Mesoblattinidae и в особенности юрские Rhipidoblattinidae, у которых передние крылья сильно удлиняются и вытягиваются (рис. 19, б).

Гораздо более разительные изменения крыльев тараканов мы можем отметить у современных групп. Наиболее ярко выражено у различных современных тараканов дальнейшее развитие гетерономии крыльев. Это явление заключается в уплотнении передних крыльев, часто доходящем даже до полной потери ясного жилкования (некоторые Diplopteriidae, род *Diploptera* рис. 21; также Euthyrtraphidae, род *Euthyrtrapha*, рис. 20, б), причем они укорачиваются и приобретают вид настоящих надкрыльев. Задние крылья в это время испытывают совсем иные изменения. Они увеличиваются в размерах и иногда даже подразделяются на резко обособленные участки — это позволяет им складываться не только продольными складками, но и поперек (сем. Diplopteriidae, роды *Diploptera*, *Eleu-*

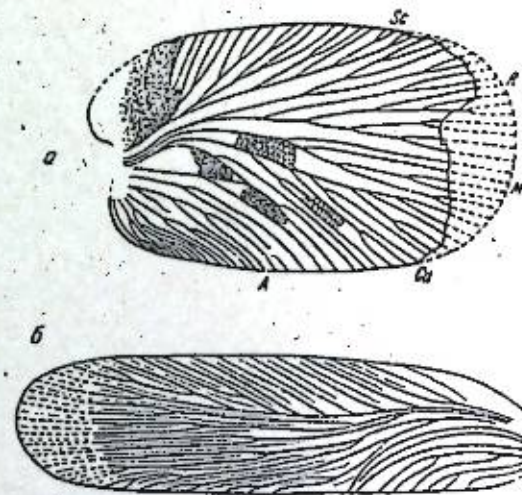


Рис. 19. Крылья ископаемых тараканов:
а — *Platylatta steinbachensis* Kl. (Archimylacridae; карбон Зап. Европы). Надкрылье: архидитий полностью не изображен. Длина 37 мм. По Гутерлю и Мартынову; б — *Rhipidoblattina angustata* Mart. (Rhipidoblattinidae; ледас Ферганы). Надкрылье: длина 12 мм. По Мартынову.

theroda; сем. Ectobiidae, род *Anaplecta*). В результате достигается довольно совершенная конструкция летательного аппарата, укрытого от возможных повреждений и вместе с тем обладающего достаточной несущей поверхностью.

Совсем иного рода изменения наблюдаются у других представителей сем. Euthyrhaphidae, именно у рода *Hypercompsa* (рис. 20, а). У этих тараканов передние и задние крылья незначительно различаются по плотности и строению; особенно примечательно жилкование, обнаруживающее хорошо выраженное явление костализации, что необычно для тараканов.



Рис. 20. Крылья современных тараканов:

а — *Hypercompsa fieberi* Brun. (Euthyrhaphidae; Ю. Америка). Крылья: длина 6—7 мм. По Гандлиршу; б — *Euthyrhapha pacifica* Coq. (Euthyrhaphidae; Ю. Америка). Надкрылье (длина 5 мм) и крыло. По Бруниеру из Гандлирша; в — *Cardax willeyi* Shelf. (Cardaxidae; Индия). Крылья: длина 6 мм. По Карам из Гандлирша.

тараканов почти равной величины и снабжены сильно обедненным жилкованием, живо напоминающим представителей вымершего пермского отряда Miomoptera; жилки прямые, мало дивергирующие, субкостальная жилка простая, укороченная, сильно сближенная с передним краем. Эта форма ведет скрытый, пещерный образ жизни, биология ее почти не известна.

Резюмируя эти скудные данные о полете тараканов, необходимо заметить, что по существу само явление полета тараканов мало известно и не подвергалось специальным исследованиям. Обзор строения крыльев все же дает достаточно материала для выяснения основных направлений эволюции полета в этом отряде. Образ жизни тараканов — обитателей «тесных пространств», скрытно живущих под камнями, в почве, среди растительных остатков, — определяет основное эволюционное направление развития крыловых органов — превращение передней пары в орган покрова, в надкрылья, закрывающие задние крылья, которые обнаруживают тенденцию к увеличению своих размеров, являясь главными органами полета. Таким образом, развивается резкая гетерономия крыльев. Значение функции полета в биологии громадного большинства тараканов весьма невелико. Другого рода направление в эволюции тараканов намечается группой Euthyrhaphidae (род *Hypercompsa*) и некоторыми другими и заключается в улучшении аэродинамических качеств

Как видно на рисунке, переднее и заднее крылья обладают резко утолщенным, сильно укрепленным передним краем. Задний край переднего и особенно заднего крыла снабжен расходящимися жилками и, несомненно, играет роль колеблющейся перепонки. В укреплении переднего края, кроме утолщенной жилки, еще принимает участие довольно большая птеростигма, образованная, по видимому, концами субкостальной и радиальной жилок. Образ жизни этих тараканов мне не известен; вероятно, они живут в открытой среде и в достаточной мере подвижны, обладая хорошим полетом.

Необходимо еще отметить своеобразное направление специализации крыльев, которое наблюдается у группы Cardaxidae (род *Cardax*, рис. 20, в).

Передние и задние крылья этих тараканов сильно обеднены жилкованием, живо напоминающим представителей вымершего пермского отряда Miomoptera; жилки прямые, мало дивергирующие, субкостальная жилка простая, укороченная, сильно сближенная с передним краем. Эта форма ведет скрытый, пещерный образ жизни, биология ее почти не известна.

передних крыльев, которые, несомненно, наряду с задними осуществляют активный полет. Установление такого направления эволюции очень важно, так как сближает всю группу тараканов с другими насекомыми. К сожалению, представители группы Euthyrhaphidae очень мало известны, будучи распространены в тропической Америке.

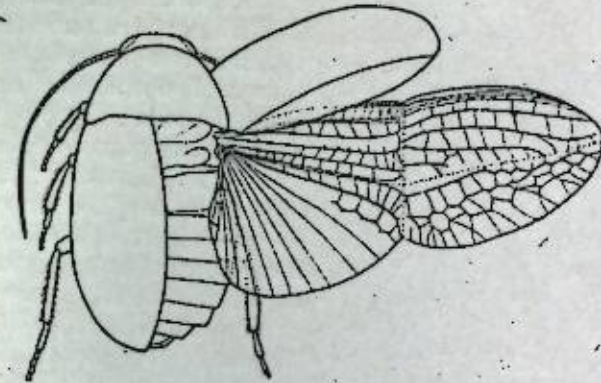


Рис. 21. *Diptoptera dytiscoides* Serv. (Diptopteri-
dae; Австралия). Длина тела 13,5 мм.
По Тильерду.

В заключение следует отметить широко распространенное явление бескрылости, особенно самок, в отряде Blattoidea, что стоит в связи с образом жизни этих насекомых; бескрылые формы существуют среди многих семейств отряда.

2. БОГОМОЛЫ — MANTOIDEA И ПАЛОЧНИКИ — PHASMATOIDEA

Представители обоих этих отрядов прямокрылых насекомых в своем большинстве не обладают длительным быстрым полетом. Строение крыльев Mantoidea (рис. 22) довольно однообразно и позволяет отметить, при общем сходстве с тараканами, большую специализацию передней пары — надкрыльев, которые всегда удлинены и обладают прямым передним краем; субкостальная жилка простая, прямая и параллельная с костальной и радиальной. Задние крылья сильно расширены в югальной области, приобретая хорошо выраженный веерообразный характер. Не у всех богомолов гетерономия крыльев достигает крайних пределов; так, реликтовые индийские Mantoidae обладают незначительно расширенными задними крыльями. С другой стороны, существует немало форм, имеющих рудиментарные крылья (сем. Orthoderidae).

Полет насекомых отряда Phasmatoidea является еще более редким явлением, чем у богомолов; число бескрылых или снабженных небольшими, не функционирующими крыльями форм очень велико. Своеобразие строения крыловых органов у большинства Phasmatoidea (рис. 23) заключается в редукции передней пары крыльев, превращающихся в короткие чешуе-

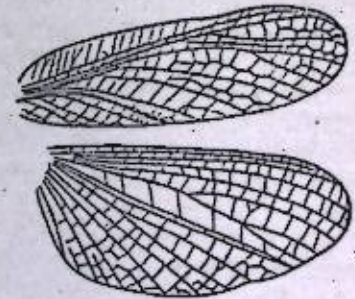


Рис. 22. *Gonyptera* sp. (Mantidae). Крылья: длина 14 мм.
По Гандлиршу.

видные придатки — надкрылья, иногда вовсе отсутствующие. Задние крылья всеорообразны, с сильно расширенной апоюгальной зоной. Необходимо отметить, что передняя часть задних крыльев, под которой в покое располагается сложенный апоюгальный веер, значительно более плотна, чем остальная, и функционально заменяет редуцированные надкрылья. Обычно крылья отсутствуют у самок, иногда оба пола бескрылы. К отряду

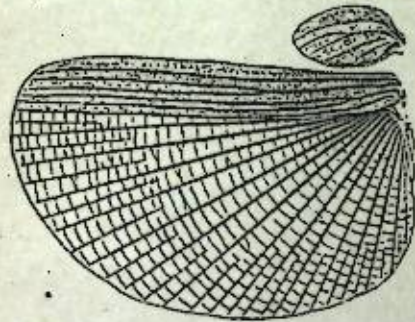


Рис. 23. *Xeroderus kirbyi* Gray (Vateriidae; Австралия).
Надкрылье и крыло; длина последнего 65 мм. По Гандлирну.

Phasmatoidea принадлежит сем. Phylliidae; эти хорошо известные тропические насекомые являются обычным примером мимикрии, будучи похожи по форме и окраске на лист; самки рода *Phyllium*, в отличие от других Phasmatoidea, обладают крупными передними крыльями весьма своеобразного строения, притом лишенными какой бы то ни было аэродинамической специализации.

Знание эволюции этих двух своеобразных отрядов прямокрылых, по видимому, ничего ценного для выяснения эволюции полета дать не может. Богомолы являются потомками тараканообразных форм и их крылья, как мы видели, мало чем отличаются от последних. Ископаемых остатков Mantoidea мы почти не знаем.

Палочники близки к некоторым вымершим группам прямокрылых, по видимому, к палеозойскому отряду Caloneuroidea; известны остатки своеобразных мезозойских семейств Phasmatoidea. По видимому, они обладали более длинными надкрыльями, — это все, что мы можем отметить своеобразного в эволюции крыловых органов этой группы. Полет богомолы и палочников в особенности мало характерен и по существу является у этих насекомых функцией, стоящей на пути к полному исчезновению. Для обоих отрядов характерен образ жизни среди густой растительности, преимущественно древесной. Как у богомолы, так и у палочников прекрасно развиты цепкие ноги, посредством которых эти насекомые быстро передвигаются среди ветвей и побегов растений, лишь изредка прибегая к полету.

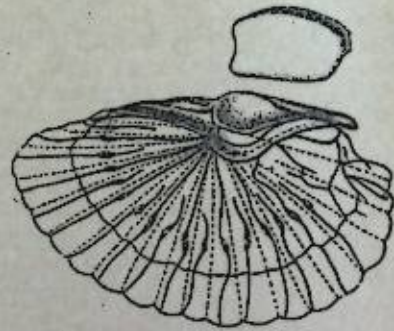


Рис. 24. *Forficula auricularia* L. (Forficulidae; Европа).
Надкрылье и крыло; увеличено. По Гандлирну.

3. УХОВЕРТКИ — DERMAPTERA И ПЕРМСКИЕ PROTELYTROPTERA

Крыловые органы ухверток, рис. 24) представляют большой интерес в качестве примера крайней специализации: передние крылья превратились в короткие, очень плотные чешуйки — надкрылья, лишенные даже следов жилкования, под которыми располагаются большие и широкие всеорообразные перепончатые задние крылья. Последние обладают богатым и очень сложным жилкованием, интерпретация которого была очень трудна (Мартынов, 1938); крылья складываются под надкрыльями вдоль всеорообразно и, кроме того, по особым складкам поперек, образуя компакт-

ный пакет, помещающийся под небольшими надкрыльями. Виды ухверток современной фауны не дают каких-либо указаний на возможные пути эволюции их крыловых органов; ископаемые *Dermaptera* практически вовсе не известны. Довольно много ухверток лишено крыльев; с другой стороны, полет крылатых форм изучен очень плохо.

К отряду *Dermaptera*, несомненно, были очень близки вымершие палеозойские насекомые, составившие особый отряд *Protelytroptera*, лучше всего изученный по видам из канзасской перми и недавно обнаруженный в пермских отложениях и у нас на Урале. *Protelytroptera* (рис. 25) обладали сильно склеротизованными передними крыльями, имевшими характер настоящих надкрыльев.

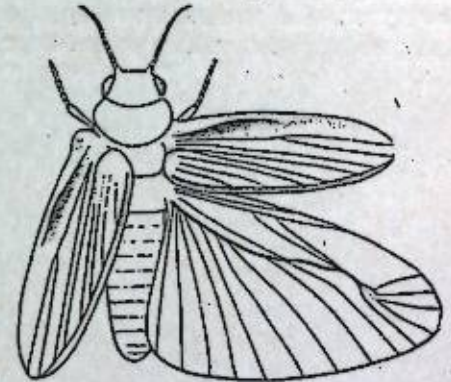


Рис. 25. *Protelytron permianum* Til. (Protelytridae; пермь Америки). Реконструкция.
По Карпентеру.

Надкрылья эти были выпуклы, снабжены часто скульптурой в виде точек или бугорков и несли более или менее ясное жилкование в виде параллельных, довольно многочисленных жилок. Надкрылья соприкасались друг с другом по средней линии тела и превышали по длине брюшко; общий вид насекомого очень напоминал жесткокрылых. Задние крылья были значительно длиннее и шире передних и имели треугольную всеорообразную форму; жилкование было довольно обильно и состояло из многочисленных продольных жилок; поперечные отсутствовали. Жилки были расположены всеорообразно; в вершинной части крыла они ветвились. Крылья, по видимому, складывались дважды — продольно складывался анальный веер и поперечно подгибалась вершинная часть с ветвями медиальных жилок.

Своеобразная группа *Protelytroptera*, несомненно, близка к исходным формам ухверток; особенности строения крыльев показывают, что эти вымершие насекомые вели такой же образ жизни, как тараканы и ухвертки, т. е. обитали в различных «скрытых пространствах». Крылья *Protelytroptera* испытали эволюцию, прошедшую по тому же направлению, — передние крылья приспособились к выполнению функции покрова, лишь одни задние несли летную функцию, увеличиваясь в размерах и приобретая различные механические приспособления. Строение крыловых органов *Protelytroptera* может быть поставлено по середине между тараканами и ухвертками, являясь по степени специализации промежуточным между этими отрядами.

Биология ухверток довольно хорошо известна: большинство видов живет в укрытых местах, под камнями, в почве, среди растительных остатков. Немногие формы ведут открытый дневной образ жизни, например, среди растительности. Ухвертки обладают своеобразным, довольно быстрым полетом. Большинство видов летает ночью; немногие (*Labia minor* L.) — при солнечном освещении.¹

¹ Любопытная особенность ухверток наблюдалась автором. В июне 1942 г. в окрестностях г. Алма-Ата была поймана летящая *Labia minor* L.; при поимке ее рукой крылья ее были, по видимому, слегка повреждены. Насекомое пыталось в течение 5 минут сложить свои задние крылья, подправляя их очень быстро церками (клещами), оживленно двигая брюшком. Это наблюдение подтверждает мнение некоторых авторов о подобной функции клещей, что подвергалось сомнению.

4. ПРЫГАЮЩИЕ ПРЯМОКРЫЛЫЕ — ORTHOPTERA SALTATORIA

Этот наибольший по объему отряд прямокрылых включает три крупные группы — подотряды саранчевых (Acridioidea), кузнечиков (Tettigonoidea) и сверчков (Grylloidea). Сюда же относятся некоторые небольшие реликтовые современные подотряды (Tridactyloidea, Hagloidea, Gryllacridioidea), а также ископаемые и ныне вымершие группы (Oedischioidea, Eleanoidea).

Саранчевые по числу видов — самые многочисленные прыгающие прямокрылые и вместе с тем наиболее однообразные по строению крыловых органов. Передние крылья (рис. 26) саранчевых всегда сильно вытянуты, обладая многочисленными ветвящимися параллельными жилками; поперечные также очень многочисленны и обычно правильно распо-

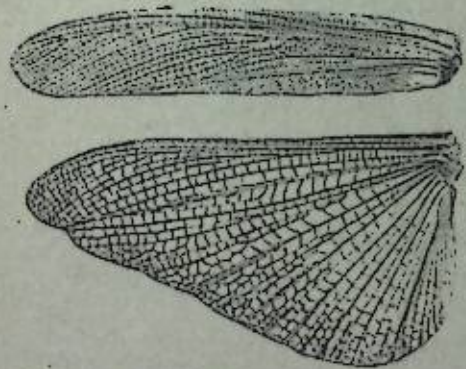


Рис. 26. *Schistocerca* sp. (Catantopidae; тропики и субтропики). Крылья; длина 50 мм.

По Брунверу из Гандлиршу.

ложены. Обычно хорошо выражена известная механическая специализация в виде гребенчатого строения радиальных жилок (RS). Передние крылья имеют характер надкрыльев, будучи плотнее задних. Последние — тонкие и перепончатые; по форме они приближаются к треугольнику. Жилки заднего крыла расположены веерообразно и соединены многочисленными поперечными. Задние крылья складываются вдоль многими складками, помещаясь под узкими плотными надкрыльями. Саранчевые обладают в своем большинстве мало совершенным полетом — их крылья по существу являются вспомогательными органами, позволяющими удлинять прыжок планированием. Довольно много саранчевых могут совершать и активный, длительный полет; таковы некоторые представители семейств Oedipodidae, Acrididae и Catantopidae (рис. 26). Эти формы характеризуются более узкими, укрепленными на переднем крае надкрыльями, на конце более властичными и слегка загнутыми назад. Задние крылья веерообразны и, обладая мощной мускулатурой, могут совершать сильные и, вероятно, частые взмахи. Следует, однако, отметить, что саранчевые, обладающие длительным полетом, все же не имеют в строении крыльев каких-либо особых механических приспособлений, по которым их можно резко отличить от форм мало летающих. Длительность полета, например, азиатской или пустынной саранчи определяется, видимо, мощной мускулатурой — ее крыловые органы близки по строению к формам, совершающим незначительные перелеты.

Среди саранчевых много форм, почти лишенных крыльев или обладающих в той или иной степени редуцированными крыльями. Так, в сем. Tetrigidae (рис. 27, а) наблюдается реакция редукции надкрыльев, сохраняющаяся в виде нормальных перепончатых веерообразных, довольно больших крыльев. По строению крыльев к этим формам приближаются роды своеобразной группы Tridactyloidea (рис. 27, б), также почти лишенные надкрыльев и имеющие веерообразные задние крылья.

Кузнечики, Tettigonoidea, и сверчки, Grylloidea, обладают еще менее совершенным полетом, чем саранчевые. Для обеих этих групп характерно особое видоизменение надкрыльев самцов, на которых развивается так

называемый музыкальный аппарат, который состоит из сильно видоизмененных кубитальных и анальных жилок. Наибольшего развития музыкальный аппарат достигает у сверчков, у которых даже, как правило, наблюдается укорочение надкрыльев. Укороченные надкрылья довольно обычны и у кузнечиков. Также довольно много форм среди этих подотрядов, вовсе лишенных крыльев или обладающих лишь их рудиментами.

Группа Gryllacridioidea, повидимому, плохо и мало летает (Мартынов, 1938); жилкование передних крыльев носит характер явной дегенерации,

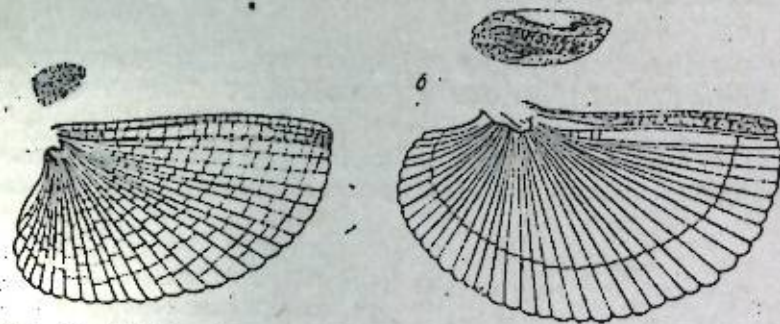


Рис. 27. Крылья прямокрылых с сокращенной передней парой; а — *Tetrix* sp. (Tetrigidae; Голарктика). Надкрылье и крыло (длина 10—13 мм); б — *Tridactylus variegatus* Latr. (Tridactylidae; Европа).

Надкрылье и крыло; увеличено. По Гандлиршу.

лишь задние крылья сохранили еще веерообразное строение и могут выполнять функцию полета.

Современные и ископаемые Hagloidea, так же как и палеозойские Oedischioidea, мало чем отличаются от Tettigonoidea и Acridioidea. Hagloidea обладали музыкальным аппаратом, современные же представители этой группы имеют резко укороченные надкрылья; у мезозойских видов надкрылья были велики. Задние крылья Hagloidea имели обычное веерообразное строение.

Своеобразно строение крыльев у юрских Eleanoidea (рис. 28). У этих вымерших мезозойских прямокрылых передние крылья обладают узкими костальным и субкостальным полями, следовательно, укрепленным передним краем, характерным обособленным радикальным полем и сильно развитым RS, который нес многочисленные параллельные, косые ветви к заднему краю — был так называемого «гребенчатого» строения. Основная часть крыла вместе с жилками M, Cu и An была сильно сокращена. Задние крылья, повидимому, были умеренно расширены, имели веерообразную форму. Строение передних крыльев заставляет предполагать их функционирование в качестве органов активного полета; незначительные размеры задних крыльев подтверждают это предположение. Повидимому, Eleanoidea были единственными крылатыми прямокрылыми, крылья которых специализовались в необычном для этого отряда насекомых направлении — выработке активного полета посредством передней пары крыльев.

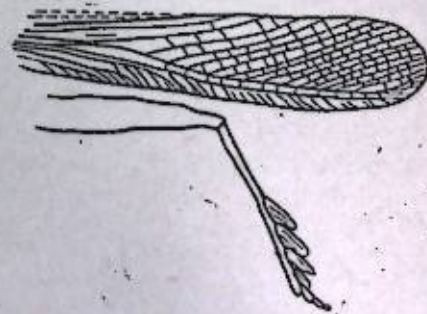


Рис. 28. *Eleana phyllophora* Handl. (Eleanidae; юра Зап. Европа). Переднее крыло (длина 25 мм) и задняя нога.

По Гандлиршу.

Следует еще отметить, что среди всех подотрядов этих насекомых имеются нелетающие формы, частью почти повсе лишённые крыльев. Хуже всего летают представители Grylloidea, Gryllacridoidea, лучше всего — некоторые Acridioidea и, повидимому, ископаемые Eleanoidea. Для громадного большинства Saltatoria очень характерно развитие мощных прыгательных ног, которые по существу являются главнейшими органами передвижения этих насекомых. Полет этих прямокрылых, как уже указывалось выше, лишь помогает удлинить прыжок и лишь у некоторых саранчевых и кузнечиков получил большое развитие.

5. ВЕСНЯНКИ — ПЛЕКОПТЕРА И НЕКОТОРЫЕ ВЫМЕРШИЕ ГРУППЫ (PROTOPERLARIA, PROTORTHOPTERA, PROBLATTOIDEA)

Веснянки и различные другие близкие группы прямокрылых могут быть объединены по строению ног и крыльев. Все эти насекомые обладают бегательными ногами и двумя

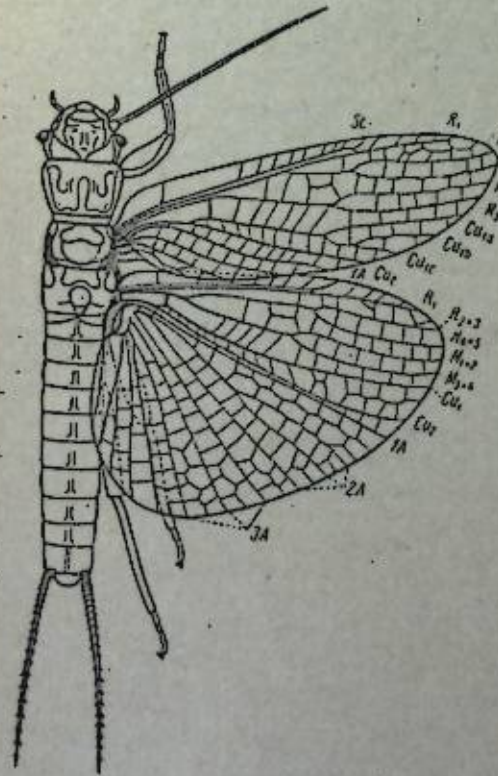


Рис. 29. *Eusthenia spectabilis* Woodw. (Eustheniidae; Австралия). Длина переднего крыла 23 мм. По Тильяру. Обозначения обычные.

наблюдается наибольшая специализация крыльев, заключающаяся в редукции большинства поперечных жилок. Таковы крайние формы ряда родов *Alloperla* и *Chloroperla* (рис. 30). Одновременно в процессе редукции жилкования у Nemoiuridae и некоторых Perlidae образуется так называемый «анастомоз», т. е. немногие поперечные жилки крыла располагаются друг против друга в виде кривой зигзагообразной поперечной жилки на середине крыла, видимо, имеющей известное механическое значение при его движении (своего рода шарнир при сгибании крыла).

парами крыльев, из которых задние снабжены широким анальным веером, который складывается продольными складками на брюшке и прикрывается передними, обычно, однако, не несущими характера надкрыльев и обладающими хорошо развитым жилкованием; передние крылья лишь несколько более утолщены.

Для отряда веснянок (Plecoptera) характерно присутствие двух пар крыльев, из которых задние несколько укорочены и обычно снабжены анальным веером, как правило, обособленным от основной части крыла. Наиболее примитивны в строении крыльев виды семейств Eustheniidae и Pteronarcyidae, обладающие богатым жилкованием, состоящим из продольных и поперечных жилок. Анальный веер очень велик: у Eustheniidae он (рис. 29) не обособлен от передней части заднего крыла, что наблюдается у других веснянок. Среди сем. Perlidae, а также у Sarniidae и Nemoiuridae наблюдается редукция поперечных жилок, заключающаяся в редукции большинства поперечных жилок. Таковы крайние формы ряда родов *Alloperla* и *Chloroperla* (рис. 30). Одновременно в процессе редукции жилкования у Nemoiuridae и некоторых Perlidae образуется так называемый «анастомоз», т. е. немногие поперечные жилки крыла располагаются друг против друга в виде кривой зигзагообразной поперечной жилки на середине крыла, видимо, имеющей известное механическое значение при его движении (своего рода шарнир при сгибании крыла).

Совсем особое явление наблюдается в эволюции крыльев рода *Chloroperla* и близких (Perlidae); оно заключается в исчезновении или сильном сокращении анального веера, в результате чего крылья становятся почти

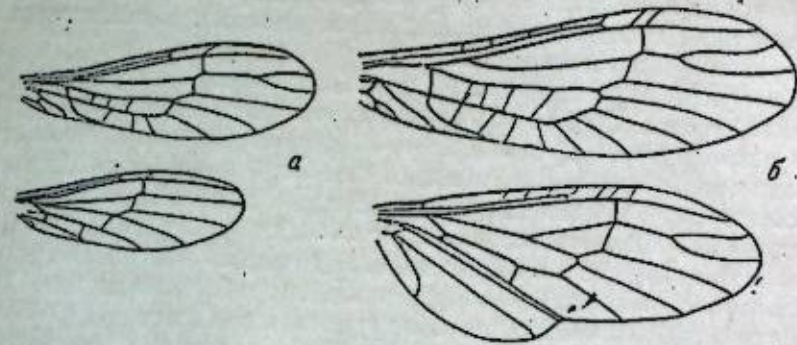


Рис. 30. Крылья Perlidae: а — *Chloroperla cydippe* Newm. (Сев. Америка); размах крыльев 12—16 мм; б — *Alloperla borealis* Banks (Сев. Америка); размах 20—29 мм.

По Индгеу.

гомономными. Вторичное появление гомономных крыльев очень необычно и почти не имеет аналогов среди других насекомых.

Ископаемые веснянки мало известны; они, видимо, близки к современным. Палеонтологические сведения не дают каких-либо новых материалов, которые могли бы осветить эволюцию отряда и особенности изменений крыльев. Наблюдающиеся изменения жилкования могут быть охарактеризованы как крыловые специализации, преследующие улучшение механических качеств крыла; исчезновение анального веера указывает на изменение режима полета, иначе говоря, на исчезновение необходимости в увеличении площади крыловой пластинки. Общие темпы эволюции крыльев Plecoptera, несомненно, очень медленные.

Близки к веснянкам по строению крыльев некоторые вымершие группы прямокрылых насекомых. Таковы, в первую очередь, пермские насекомые, относимые к отряду Protoperlaria, довольно многочисленные и принадлежащие не менее чем к четырем семействам. Строение крыльев

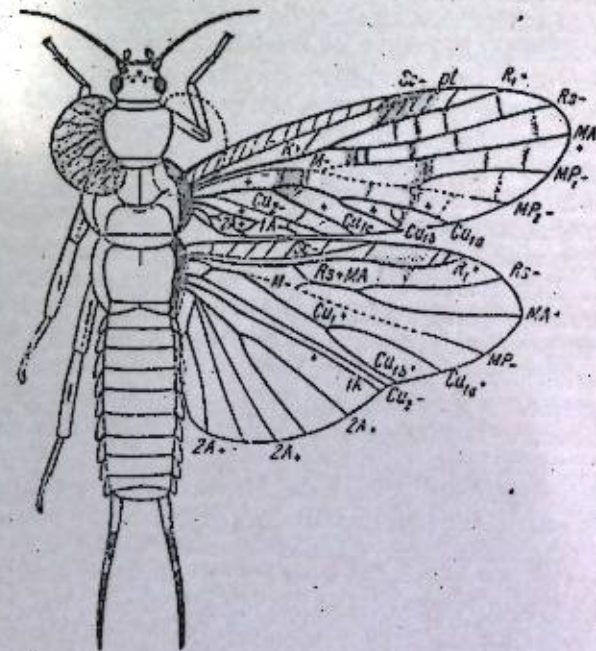


Рис. 31. *Lemmatophora typa* Sell. (Lemmatophoridae, Protoperlaria; пермь Сев. Америки). Реконструкция.

По Тильяру. Обозначения обычные.

Protoptera по существу мало чем отличалось от веснянок сем. Pteronarcydidae: вовсе отсутствовал анастомоз, анальный веер задних крыльев резко обособился от остальной части крыла. Некоторые представители этого отряда обладали парой переднегрудных своеобразных крыльев, напоминая этим карбонных Palaeodictyoptera (рис. 31). Среди различных Protoptera намечаются пути эволюции крыльев, выражающиеся в появлении форм с редуцированным жилкованием.

Здесь же уместно рассмотреть крылья большой и очень разнообразной ископаемой группы Protorthoptera, состоящей по существу из отдельных равноценных отрядов весьма неравного объема. Таковы группы или отряды Spanioderoidea (и близкие к ним Geraroides, Cnemidolestes, Apithanoides, Hapalopteroidea), Casurgoidea (и близкие к ним Strephocladoides, Reculoidea, Mixotermioidea, Hadentomoides), Huperloidea, Caloneuroidea и Glosselytroidea. Большинство этих ископаемых известно лишь по отдельным, обычно плохо сохранившимся остаткам крыльев. Только для немногих видов известны строение грудного отдела и общая форма тела; так, сохранились остатки тела различных представителей Spanioderoidea (роды *Spaniodera*, *Gerarus*, *Cnemidolestes*, *Apithanus*, *Hapaloptera*), некоторых Casurgoidea (*Hadentomum*), Caloneuroidea и Glosselytroidea. Строение этих насекомых при всем своем разнообразии не дает решающего материала для суждения о характере их полета: повидимому, все же хорошие летуны среди групп Spanioderoidea и в особенности Casurgoidea вовсе отсутствовали. Отношения этих насекомых к другим и в особенности пути и характер эволюции их летательного аппарата остаются поэтому очень мало известны. Для большинства названных групп характерно мало специализированное строение передних крыльев, обладавших богатым жилкованием, приспособленным для активного, но, вероятно, умеренно быстрого полета: передний край крыла был укреплен длинной SC и R; RS, а иногда и Cu несли многочисленные ветви, образовавшие у Spanioderoidea так называемый «гребенчатый RS»; передние крылья были мало уплотнены и не имели, повидимому, характера надкрыльев. В тех случаях, когда были найдены задние крылья, было обнаружено, что они имели умеренно увеличенный анальный веер. Часто крылья были почти гомономными.

Несомненно, не обладали хорошим полетом представители вымершей палеозойской группы Protoblattoidea. Эти насекомые имели гетерономные крылья — передние были плотнее задних и имели характер надкрыльев, задние были перепончатые, с хорошо развитым анальным веером (надо сказать, что задние крылья известны лишь для очень немногих видов — большинство ископаемых описаны лишь по остаткам надкрыльев).

Protoblattoidea были одной из самых древних групп крылатых насекомых и, несомненно, являются потомками примитивных тараканообразных насекомых. При общем сходстве в строении крыльев с Blattoidea эта группа обнаруживает черты приспособления к активному полету: таковое строение радикальных жилок, образующих «гребенчатый RS». Механическая специализация крыльев этих насекомых очень невелика; крылья значительно менее приспособлены для быстрого полета, чем у Protorthoptera, даже таких плохих, повидимому, летунов, как, например, Casurgoidea.

Особо следует остановить внимание на крыльях Glosselytroidea. Эта небольшая группа верхнепермских и нижнемезозойских прямокрылых, сближаемая с Orthoptera Saltatoria, обладает крайне своеобразным строением передних крыльев (рис. 32) — задние крылья до сих пор не известны. Удлиненные, закругленные на вершине и суженные в основании крылья имеют очень сокращенную область анальных жилок, хорошо развитую

прекостальную область, расположенную у основания крыла, и своеобразно устроенную жилку SC, крепкую, идущую параллельно краю крыла и непосредственно переходящую в жилку CuP. Крыло оказывается, таким образом, окаймленным жилкой SC—CuP и равномерно укрепленным на переднем и заднем краях. Своеобразие такого строения станет особенно ясно, если принять во внимание механические качества подобных крыльев. Крылья летающих насекомых, как правило, построены асимметрично: передний край уплотнен и снабжен крепкими жилками, расположенными параллельно краю; задний край тонкий и укреплен жилками, расположенными перпендикулярно краю. Подобная асимметрия объясняется



Рис. 32. *Jurina marginata* Mart. (Glosselytroidea, Jurinidae; Пермь, Архангельской обл.). Реконструкция.

По Мартынову.

функцией крыла, рассекающего воздух своим передним краем. Симметрия в строении переднего и заднего краев должна быть следствием одинаковой механической роли этих частей крыла — крыло должно испытывать равную или более или менее близкую нагрузку на передний и задний края.

Механика полета этих насекомых еще не подвергалась изучению. Следует отметить большое сходство этих прямокрылых по общему типу строения крыла с некоторыми стрекозами из группы Zygoptera (см. ниже); возможно поэтому, что и механические особенности полета Glosselytroidea были также схожи с Zygoptera.¹

6. ТЕРМИТЫ — ISOPTERA И ЭМБИИ — EMBIOIDEA

Обе эти группы насекомых с неполным превращением, несомненно, очень древнего происхождения и в настоящее время обнаруживают мало сходства с какими-либо другими современными отрядами. Они, несомненно, принадлежат к большому комплексу Polyneoptera Мартынова и ранее объединялись со всеми рассмотренными выше насекомыми под названием прямокрылых. В действительности термиты наиболее близки к тараканам, являясь одной из ветвей надотряда Blattopteroidea Мартынова. Эмбии далеки от термитов, будучи членом большого надотряда Orthopteroidea, обнаруживая наибольшее сходство из современных насекомых с веснянками. Рассматривая я оба эти отряда вместе по особым причинам. Как термиты, так и эмбии обладают гомономными крыльями, как правило, без развития анального веера. У обеих этих групп полет является рудиментарной

¹ Крылья такого строения заставляют предполагать наличие совсем особого, своеобразного режима взмаха: углы наклона пластинки крыла и его траектория при взмахе должны существенно отличаться от таковых других насекомых.

функцией; крылатые формы термитов и эмбий редки и имеют специальное назначение, обычно связанное с функцией размножения.

Термиты — *Isoptera* — «общественные» насекомые, ведущие скрытый, почвенный образ жизни. Обладают крыльями только половые особи и то лишь краткое время в своей жизни, во время «роения», т. е. расселения и основания новой колонии. Крылья термитов очень своеобразны; они сильно удлинены и снабжены многочисленными жилками, которые укрепляют передний край и образуют «гребенчатую структуру» на заднем. Таковы параллельные и крепкие SC и R, сближенные с передним краем, слабая M, расположенная в середине крыла, и сильно развитая Cu, дающая многочисленные ветви к заднему краю. Анальные жилки редуци-

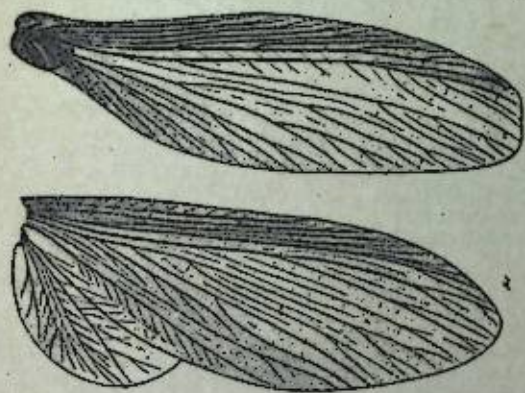


Рис. 33. *Mastotermes darwiniensis* Frogg. (*Mastotermitidae*; Австралия). Крылья: длина ок. 30 мм.
По Дэно на Гандлриша.



Рис. 34. *Constrictotermes tenuirostris* Desn. (*Termitidae*; Америка).² Длина переднего крыла 13 мм.
По Банксу на Гандлриша.

рованы. Имеется особое образование, так называемый поперечный шов, расположенный на самом основании крыла и имеющий вид поперечного рубца; по этому рубцу крылья обламываются, когда насекомое после роения приступает к постройке колонии. Очень много дает для понимания эволюции жилкования термитов рассмотрение строения крыльев термитов группы *Mastotermitidae*, у которых сохранилось очень много архаических черт строения (рис. 33). Благодаря знанию строения крыльев *Mastotermitidae* стало возможно осветить эволюцию жилкования термитов и вместе с тем выяснить родственные отношения этих насекомых с другими отрядами.

Основным направлением эволюции крыльев термитов является их удлинение, сдвиг жилок R и M к переднему краю, сильное развитие системы Cu и, наконец, редукция жилок SC и An. В результате этого процесса выработались своеобразные высокоспециализованные крылья *Termitidae*, приспособленные для целей активного полета, обладающие вместе с тем также и очень большой поверхностью (рис. 34). Это обуславливает малую затрату мышечной силы при полете и вместе с тем дает возможность пассивного полета; все это вполне отвечает целям краткого полета термитов, служащего для расселения половых особей при роении.

Эмбии — *Embioidea* — имеют некоторое сходство с термитами в своей биологии: они ведут почвенный, скрытый образ жизни, обитают под камнями, в щелях почвы, реже на поверхности. Для этих насекомых очень характерна способность строить особые трубчатые ходы-туннели из паутины; паутина у эмбий выделяется особыми железами, расположенными в первом членике передних лапок, который сильно утолщен. Такого рода устрой-

ство ног и приуроченность паутиных желез к лапкам ставят этих насекомых совсем обособленно среди всех насекомых. Как правило, эмбии бескрылы и лишь у некоторых видов имеются своеобразные гомономные крылья. Крылья эмбий очень нежные, обычно темно окрашенные, резко суженные у основания. Жилкование редуцированное и состоит из 2—3 жилок, расположенных в передней половине крыла и образующих несколько прямоугольных ячеек. Лишь у немногих современных родов (*Clothoda*) сохранилось более полное жилкование. Полет эмбий наблюдался очень немногими авторами; указывается, что крылатые самцы рода *Oligotoma* прилетают на свет (Tillyard, 1926). Я ловил крылатых самцов *Embia tartara* Saussure при ярком солнечном свете, примерно около полудни, среди высокой травянистой растительности орошенных приречных зарослей сорняков в южной Туркмении (в окрестностях г. Байрам-Али; июнь 1923 г.). Эмбии медленно и вяло летали между растениями.

Своеобразие биологических особенностей эмбий — их тесная связь с почвой и обитание в паутиных ходах, наряду со слабо изученной биологией крылатых насекомых — с очевидностью указывает на рудиментарный характер функции полета, несомненно, стоящей на пути к полному исчезновению. Вся группа эмбий — яркий пример вымирающего реликта, сохранившегося лишь благодаря выработке своеобразного скрытого образа жизни в почве и ходах паутины. Родственные отношения эмбий неясны; все данные указывают на большую древность этой группы — уже в перми эмбии существовали в виде своеобразных *Protembiiidae*. Гомономия крыльев эмбий, вероятно, явление первичное, равно как и относительная бедность жилкования *Clothoda* — рода, сохранившего наиболее архаичный характер среди всех остальных современных эмбий. Сохранившем архаических черт эмбии обязаны, несомненно, своему скрытому почвенному образу жизни.

7. РАВНОКРЫЛЫЕ — НОМОПТЕРА, СЕНОЕДЫ — PSOCOPTERA, ЗОРАПТЕРЫ — ZORAPTERA, ТРИПСЫ — THYSANOPTERA И ПЕРМСКИЕ МИОПТЕРА

Все названные насекомые, повидимому, родственны друг другу и составляют группу *Paraneoptera* Мартынова, куда входят также и клопы — *Heteroptera*. Неясно положение вымершего отряда *Miomoptera*, который Мартынов считал более близким к комплексу *Polypeoptera*, именно к надотряду *Orthopteroidea*, в непосредственной близости к отряду *Proterlaria*. Большое сходство *Miomoptera* с сеноедами заставляет меня все же склониться к мнению Тилльярда, поместившего этот отряд в непосредственной близости к *Psocoptera*.

Для всех этих насекомых характерно развитие в процессе эволюции гетерономии крыльев, часто достигающей крайних пределов, вплоть до выработки двукрылости. У примитивных групп (ископаемых *Psocoptera* и *Miomoptera*) имела место типичная гомономия крыльев, постепенно исчезающая по мере редукции или, реже, увеличения задней пары. Лишь некоторые мелкие формы трипсы и *Aleurodoidea* выработали особые специализованные гомономные крылья.

Равнокрылые — *Nomoptera* — один из наиболее рано сформировавшихся отрядов современных насекомых, уже в пермское время представленный различными семействами, обладавшими специализованными крыльями. Современные подотряды равнокрылых — *Cicadina*, *Psylloidea*, *Aphidoidea*, *Coccoidea* и *Aleurodoidea* — различны как в строении, так и в путях эволюции своего летательного аппарата; все эти группы по суще-

ству мало схожи друг с другом. Наиболее разнообразен и богат формами подотряд Cicadina (Auchenorrhyncha некоторых авторов).

Среди разнообразных представителей подотряда Cicadina намечаются два главных пути эволюции крыльев: превращение передних крыльев

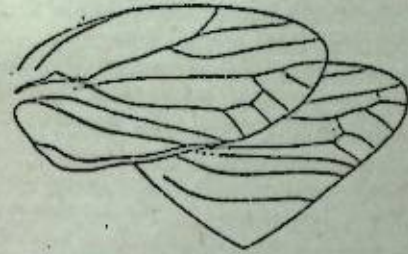


Рис. 35. *Scytinoptera reducta* Mart. (Homoptera, Scytinopteridae; перм. Архангельской обл.). Крылья.

Ориг. рис. Е. Э. Беккер-Мигдисовой.

в орган покрова с сохранением летательной функции лишь задними крыльями и улучшение только летательных механических качеств путем укрепления передних крыльев параллельно с редукцией задних. Наиболее распространен первый путь — уплотнение и превращение передних крыльев в покровные чешуйки. Этого рода изменения наблюдаются у большинства семейств подотряда. Уплотнение передних крыльев в различных семействах цикадовых происходило, повидимому, в очень разное время — за это говорят самые различные степени редукции их жилкования, в некоторых случаях весьма уплотненного и сокращенного (например, Prosbolidae, Scytinopteridae, Cercopidae и др.; рис. 35, 36). Немало также примеров покровных передних крыльев с богатым арха-

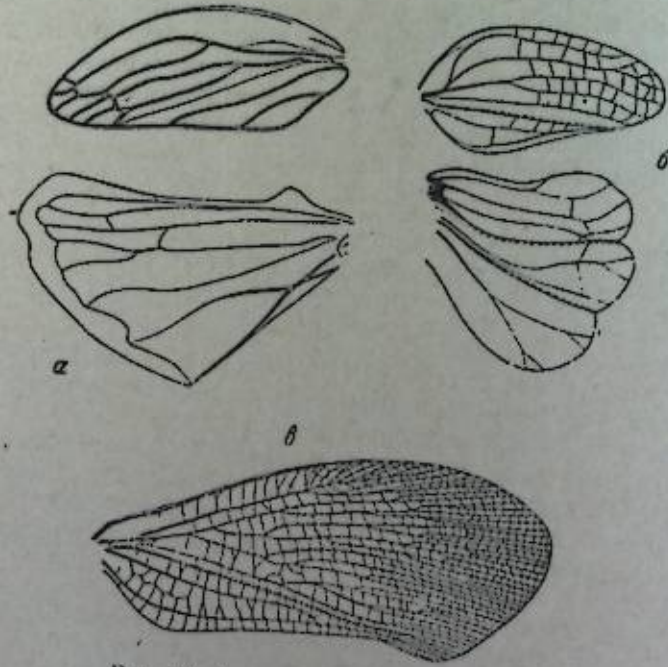


Рис. 36. Крылья современных цикад.
а — *Aphrophora maritima* Muls. (Cercopidae; Европа). Ориг. рис. Е. Э. Беккер-Мигдисовой; б — *Issus frontalis* Fieb. (Issidae; Европа). По Гандлрипу из Бейера; в — *Holmsia* sp. (Laternariidae; тропики). Переднее крыло. По Гандлрипу из Бейера.

ичным жилкованием; таковы, например, некоторые Cixiidae. Очень различна степень уплотнения надкрыльев в этой группе насекомых — наряду с очень жесткими, плотными, почти чешуеобразными надкрыльями некоторых Cercopidae (род *Lerygonia* и близкие) существуют многочисленные формы цикадовых с гораздо менее склеротизованными

надкрыльями, сохранившими к тому же довольно богатое жилкование (таковы различные Fulgoroidea — Cixiidae, Flattidae, Lophopidae, Ricaniidae и др.; рис. 36—38).

Для всех Cicadina, обладающих покровными надкрыльями, повидимому, очень характерно развитие широкого костального поля, уже хорошо

развитого у пермских групп — Prosbolidae и Scytinopteridae (рис. 35); это расширение костального поля, вероятно, имеет определенное функциональное значение в качестве защитного покрова плевр брюшка и заднегруди. Форма покровных передних крыльев Cicadina очень разнообразна; в различных семействах наблюдаются случаи укорочения надкрыльев, вплоть до полной их редукции. Жилкование надкрыльев в случае их редукции подчиняется своеобразным закономерностям (редуцируется дистальная часть крыла вместе с расположенными на ней жилками), разбор которых не входит в задачу настоящего исследования. Выработка в процессе эволюции покровных надкрыльев или, наоборот,

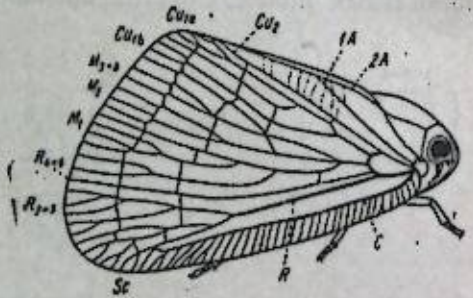


Рис. 37. *Scolypopa australis* Walk. (Ricaniidae; Австралия). Длина 10 мм.

По Тильерду. Обозначения обычные.

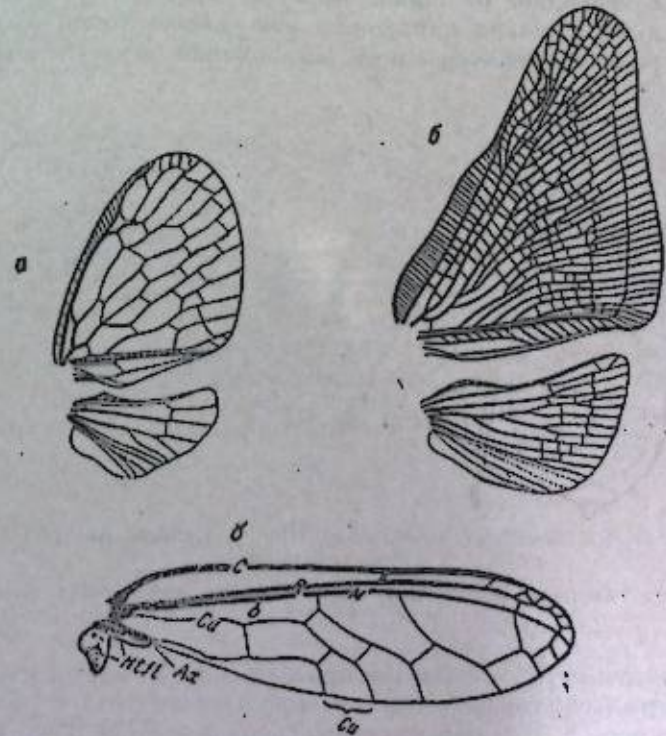


Рис. 38. Крылья тропических цикад

а — *Armatia clara* Walk. Ricaniidae; длина переднего крыла 7 мм. По Гандлрипу; б — *Ricania* sp. (Ricaniidae). Крылья. По Гандлрипу; в — *Mutria* sp. (Derbidae). По Гаунту. Обозначения обычные, кроме *Hfl* — рудимент заднего крыла.

летных передних крыльев, несомненно, стояла в связи с изменениями других органов передвижения, ног, и в целом — с образом жизни насе-

когого. В данном случае среди Cicadina развитие летных способностей, вероятно, связано с прыгательной функцией, с развитием прыгательных задних ног. Мощные, хорошо развитые прыгательные ноги, несомненно, одновременно обуславливают слабое развитие крыльев, превращение передней пары в покровные надкрылья; плотные надкрылья с широким костальным полем, облекая брюшко и большую часть груди, вероятно, улучшают аэродинамические качества тела при прыжках насекомого. Образование из передних крыльев покровных надкрыльев у цикадовых не обязательно влечет за собой редукцию летной функции; наиболее обычно сохранение способности к полету и концентрации функции полета на одной задней паре крыльев. В этом случае задние крылья приобретают веерообразную форму (рис. 36, б), сильно расширяются и несут специализированное жилкование в виде немногих расходящихся жилок, на концах соединяющихся друг с другом и



Рис. 39. *Zoraida egregia* Mel. (Derbidae; Цейлон). Размах крыльев 16 мм. По Меллихарту.

оставляющих свободное от жилок краевое поле. Следует заметить, что строение задних крыльев цикадовых еще недостаточно изучено, эволюционное развитие своеобразного жилкования не исследовано.

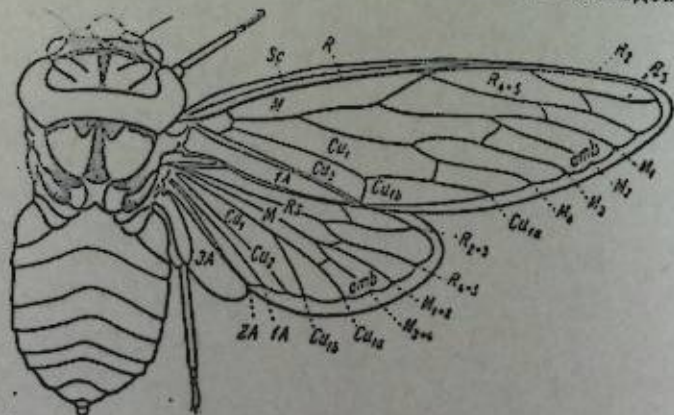


Рис. 40. *Cyclochila australasiae* Don. (Cicadidae; Австралия). Длина тела 40 мм. По Тильгарду. Обозначения обычные, кроме *amb* — оналмлюшая жилка.

Прогрессивный путь эволюции крыльев цикадовых, выработка летных передних крыльев, гораздо менее распространен, хотя и достигает у некоторых семейств высокой степени специализации. Оба надсемейства Cicadina дают примеры высокой специализации крыльев на пути к выработке двукрылого полета. Наиболее далеко заходит редукция задних крыльев и специализация передней пары у представителей надсемейства Fulgoroidea, именно у видов сем. Derbidae (рис. 38, в и 39). Тропические цикадовые Derbidae обычно обладают удлиненными передними крыльями с прямым передним и выпуклым задним краями. Жилки С, R и M крепкие, сильно сближенные друг с другом и располо-

женные близ переднего края; задние три четверти крыла заняты более тонкими ветвями M и Cu — в этой части же крыла часто сохраняются многочисленные отдельные ячейки или даже участки мелкоячеистой структуры. Передние крылья Derbidae очень своеобразны, напоминая своим жилкованием совершенных летунов двукрылых и других насекомых; некоторое сходство замечается даже с пермскими Protohymenoptera. Задняя пара крыльев у Derbidae часто испытывает очень далеко идущую редукцию: так, например, у рода *Muiria* (рис. 38, в) задние крылья превращаются в короткие, своеобразные двойные придатки, в полете, несомненно, не имеющие значения в качестве органов, создающих тягу. Такие Derbidae по существу «двукрылые» насекомые с одной передней парой летных крыльев (рис. 38, в и 39).

Другие представители надсемейства Fulgoroidea в своем большинстве имеют покровные, обычно плотные надкрылья и хорошо развитые вееро-

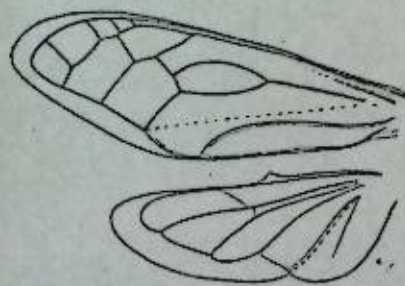


Рис. 41. *Machaerota spangbergi* Sign. (Machaerotidae; Ю. Азия). Крылья. По Гандларту из Бейера.

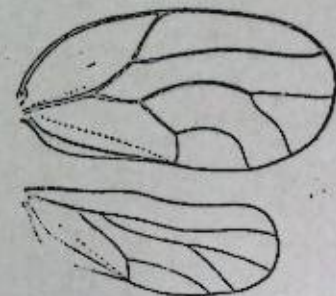


Рис. 42. *Aphalarapicta* (Psylloidea; Европа). Крылья. Сильно увеличено. По Гандларту.

образные задние крылья; передние крылья у некоторых групп Fulgoroidea, как правило, с богатым жилкованием, иногда имеющим характер мелкоячеистой сети (Cixiidae, Laternariidae, рис. 36, в).

Надсемейство Cicadoidea включает в себе значительно больше различных форм, обладающих более или менее развитыми летательными передними крыльями. В первую очередь следует упомянуть сем. Cicadidae, наиболее крупных представителей всего отряда, так называемых певчих цикад. Для всех разнообразных Cicadidae характерно сильное развитие передней и резкое сокращение задней пары крыльев, обычно не менее чем в два раза более коротких. Это семейство довольно разнообразно и многочисленно; у части форм как передние, так и задние крылья довольно тонкие и перепончатые — таково громадное большинство родов Cicadidae, к которым между прочим относятся и все европейские виды (рис. 40). Наряду с этим некоторые другие группы семейства имеют своеобразные передние крылья, более уплотненные в базальной половине, резко отделенной от дистальной тонкой части особой «разделительной» линией. Это явление — подразделение крыльев на обособленные участки различной плотности, несомненно, имеет немаловажное механическое значение: с аналогично построенными крыльями мы столкнемся при рассмотрении отряда разнокрылых (Heteroptera, см. стр. 73). Задние крылья настоящих Cicadidae всегда небольшой величины, являясь лишь придатками передних, увеличивая их поверхность и функционально составляя их колеблющуюся перепонку.

Другая тропическая группа этого надсемейства — сем. Machaerotidae — обладает также резко выраженной «двукрылой» специализацией: передние

крылья удлиненные, с хорошо выраженной костализацией жилкования, задние крылья короткие и довольно узкие (рис. 41).

Остальные подотряды Homoptera значительно менее разнообразны и богаты формами, чем рассмотренный подотряд Cicadoidea. Очень различны эти насекомые и в отношении развития крыловых органов и полета.

Виды подотряда листоблошек Psulloidea обладают хорошо развитыми крыльями; эти насекомые, как и представители других подотрядов, очень тесно связаны биологически с растениями. Полет листоблошек слабый; жилкование крыльев обедненное, хотя и мало специализовано механически. Задние крылья меньше передних, функционально являясь их придатками. Кратко можно охарактеризовать летательные органы

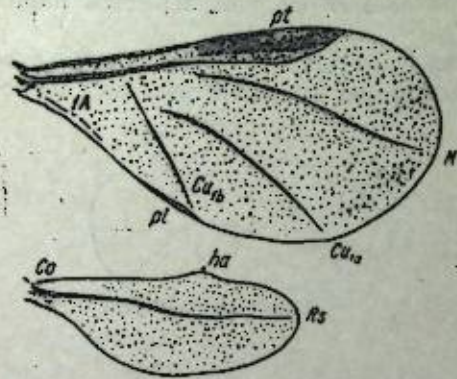


Рис. 43. *Phylloxera coccinea* Heyd. (Aphidoidea; Европа). Крылья.

Сильно увеличено. По Морвилло. Обозначения обычные, кроме ha — сирепляющие щетинки; pt — птеростигма.



Рис. 44. *Brasilaphis bondari* Mord. (Aphidoidea; Ю. Америка).

Сильно увеличено. По Морвилло. Обозначения см. рис. 43, кроме spir — секреторные трубки на брюшке.

Psulloidea как обладающие ясно выраженной летной специализацией передних крыльев, правда, не достигающей большого механического совершенства (рис. 42).

Другой, довольно обильный видами подотряд тлей — Aphidoidea — значительно своеобразнее в строении крыльев. Для всех тлей очень характерно развитие специализованных крыльев, обладающих резко выраженной костализацией жилкования передней пары. Задняя пара крыльев резко укорочена и почти вовсе лишена жилкования; задние крылья являются настоящими придатками передних. Среди различных групп тлей наблюдается довольно резкое, но однообразное развитие костализации жилкования (рис. 43—44); обычно переднее крыло несет сильно утолщенный из субкостальной, радиальной и медиальной, сильно развитую птеростигму — уплотненную область на переднем крае, перед вершиной крыла. Различно число ветвей медиальной жилки на переднем крыле, число жилок на заднем (две или три ветви) — этим и ограничивается разнообразие жилкования тлей. Степень редукции задних крыльев, большая или меньшая «двукрылость» в группе тлей различна; так, у некоторых тропических форм задние крылья могут превращаться в совсем незначительные придатки (рис. 44).

Следует отметить, что среди тлей очень много бескрылых форм, причем у крылатых видов наличие крыльев связано с определенным полом и поколением. Несомненно, что для понимания эволюции полета и развития специализованных крыльев у тлей необходимо принять во внимание своеобразие их биологии; особенности смены поколений, перемены питающего растения различными поколениями, несомненно, объясняют ту

высокую механическую специализацию крыльев, с которой мы сталкиваемся в этой группе насекомых. Растения, на которых развиваются различные поколения тлей, обычно далеки друг от друга не только в систематическом отношении, но и чисто пространственно. С одной стороны, это древесные, крупные растения, с другой — травы или даже корневые системы трав. Очевидно, что летательные способности для этих насекомых имеют первостепенное биологическое значение в их расселении.

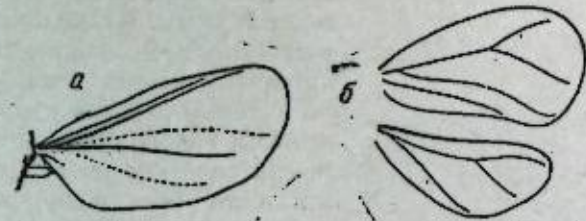


Рис. 45. Крылья кокцид и алевроид. а — *Monophlebus* sp. (Coccoidea); б — *Aleurodes* sp. (Aleuroidea).

Сильно увеличено. По Гандлиршу.

Представители четвертого подотряда равнокрылых насекомых — кокциды (Coccoidea), червецы и щитовки — могут быть очень условно названы крылатыми насекомыми; дело в том, что крылья у кокцид сохра-



Рис. 46. Крылья тропических цикад. а — *Pericentomum triste* Hag. (Lepidosocidae; Цейлон). Крылья; длина 1.5 мм; б — *Neurosema apicalis* Mol. (Caeciliidae; Новая Гвинея). Длина 7 мм.

По Эндерлеви из Гандлирша.

нились лишь у самцов, которые к тому же являются очень недолговечными, мелкими насекомыми, обычно афагами. Крылья самцов кокцид (рис. 45, а) очень любопытны своей специализацией: задняя пара вовсе редуцирована, превращаясь в особые своеобразные органы, сравнимые с жуужаляцами двукрылых, не имеющих значения в качестве органов, создающих тягу. Крылья кокцид, обладающие редуцированным, но отнюдь не костализованным жилкованием, приближаются по строению к крыльям различных мелких насекомых — перепончатокрылых, трипсов, жуков и других, являясь примером перокрылости (см. ниже стр. 142).

Примерно то же следует сказать относительно представителей последнего подотряда Homoptera, Aleurodoidea. Эти мелкие своеобразные насекомые обладают почти гомономными крыльями довольно короткой и округлой формы (рис. 45, б). Жилкование их очень сокращенное, представленное лишь слабой, мало разветвленной жилкой, расположенной на

середине крыла; процесс костализации вовсе не выражен. Насекомые эти, как и другие равнокрылые, очень тесно связаны с растениями; полет их, по видимому, вовсе не изучен и, несомненно, слабый и пассивный.

Сеноеды — Psocoptera — это небольшая, но древняя группа своеобразных насекомых, обнаруженная еще в пермских ископаемых фаунах, несомненно, наиболее близка к равнокрылым, будучи связана с этим отрядом тесным родством, как это доказывают палеонтологические документы.



Рис. 47. *Archipsocus rescens* End. (Archipsocidae; Индокитай). Длина тела ок. 1.5 мм.

По Эндерлейну из Гандлирша.

строении крылатых сеноедов, приспособленными для полета ярко выраженной гетерономии

Все современные сеноеды довольно мелкие насекомые, не превышающие в длину 5 мм. Крылья их всегда гетерономные, причем передние обычно значительно длиннее тела; известно вместе с тем и довольно много вовсе бескрылых видов. Среди мелких форм сеноедов можно отметить явление перокрылости (см. ниже), выражающееся в развитии почти гомономных заостренных, не костализованных крыльев, снабженных по краю бахромой длинных волосков; таковы виды сем. Lepidopsocidae (рис. 46). Нередки случаи, наряду с полной антерней, частичного недоразвития и дегенерации крыльев (Embidothroctinae, Archipsocidae, рис. 47). Известен случай выработки настоящих своеобразных покровных надкрыльев — таков ископаемый третичный род *Sphaeropsocus* Hagen из янтара (рис. 48). Остановившись на обладающих наиболее механически крыльями, следует указать, кроме крыльев, также на процесс костализа-

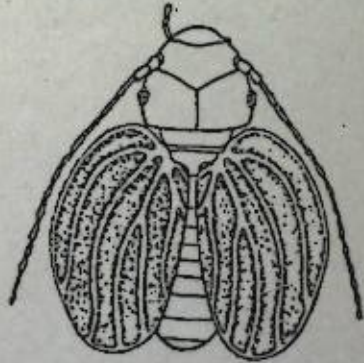


Рис. 48. *Sphaeropsocus kuenowi* Mast. (Psocoptera, Sphaeropsocidae; балтийский янтарь).

По Эндерлейну из Мартинава.



Рис. 49. *Zorotypus hubbardi* Coquillett (Zoraptera; Сев. Америка). Длина тела 1.5 мм.

По Коуделу из Гандлирша.

ции, хорошо проявляющийся у таких форм, как Myopsocidae или большинство Psocidae, сводящийся к выпрямлению переднего края крыла, утолщению и сближению C, Sc и R и даже выработке птеростигмы. Редукция жилкования у сеноедов обычно мало выражена и имеет место лишь у упомянутых выше форм с редуцированными крыльями (например, Embidothroctinae). Известны случаи (Caeciliidae, Neurosemini) (рис. 46, б)

сетчатого жилкования в апикальной части передних крыльев, обычно голословно трактуемого в качестве вторичного образования.

Как мы видим, особенности строения сеноедов показывают достаточное разнообразие их летных качеств. Основным, наиболее прогрессивным путем эволюции явилась выработка гетерономных, костализованных крупных крыльев, с умеренно редуцированным жилкованием; превращения крыльев в покровные органы в этом отряде насекомых почти не наблюдалось. С другой стороны, гораздо обычнее была потеря летной функции, во многих группах отряда дошедшая до полной потери крыльев. Летная специализация сеноедов, однако, не достигала крайних своих стадий — выработки «двукрылости»; жилкование претерпевало умеренную редукцию, имело также место появление перокрылости и покровнокрылости. Причины этого очевидны и кроются, с одной сто-

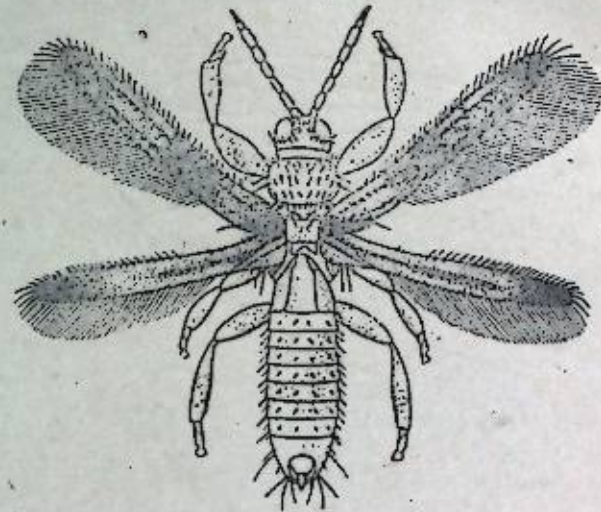


Рис. 50. *Melanothrips sicabii* Buffa (Aeolothripidae; Италия). Длина тела 0.8 мм.

По Буффа из Гандлирша.



Рис. 51. *Phloeothrips coriaceae* Hal. (Phloeothripidae; Европа).

Сильно увеличено. По Уэслу из Гандлирша.

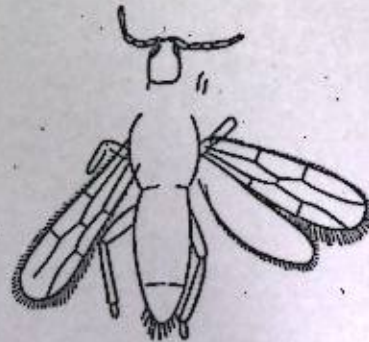


Рис. 52. *Palaeothrips fossilis* Scudd. (Palaeothripidae; миоцен Колорадо). Длина тела 2 мм.

По Снадеру из Гандлирша.

роны, в малых размерах самих насекомых, а с другой — в особенностях биологии, в отсутствии необходимости в хорошем полете.

Зорapterы — Zoraptera — небольшая, сравнительно недавно открытая и еще очень мало известная группа тропических насекомых. Очень мелкие (размер их не превышает 2 мм), ведущие скрытый образ жизни (под ко-

рой или в термитниках) хищные насекомые, обычно липенные крыльев. Известный крылатый вид рода *Zorotypus* обладает специализированными гетерономными крыльями (рис. 49). Жилкование резко сокращенное и костализованное, хотя и слабое, напоминающее отчасти некоторых паразитических перепончатокрылых. Полет этих насекомых почти не

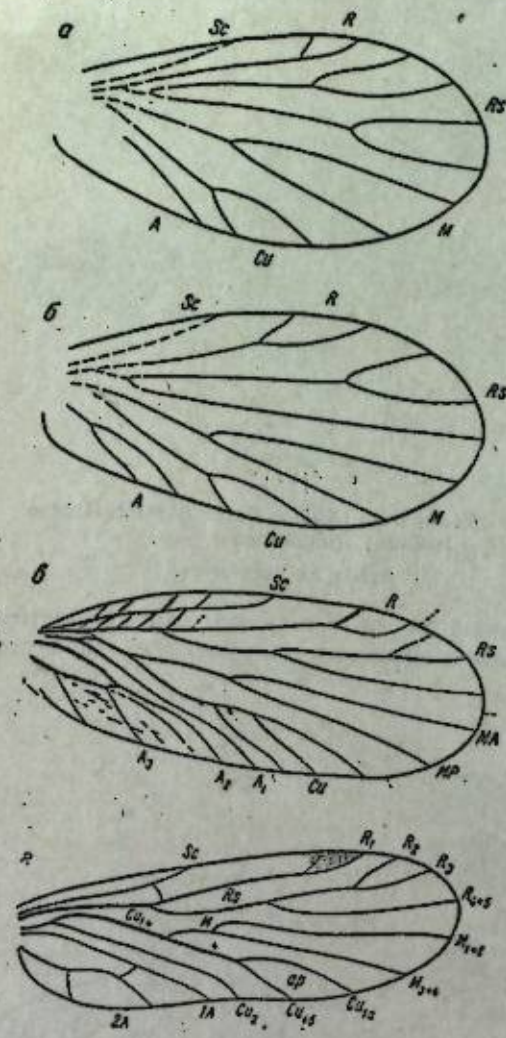


Рис. 53. Крылья *Miomoptera*:

а, б — переднее и заднее *Archaeoptera carbonaria* Guth. (*Miomoptera*, *Archaeoptera*); в — парбон Зан. Европы). По Гутерлю; г — *Palaeomania schmidti* Handl. (червь Приуралья). По Мартынову; д — *Delopterium latum* Sell. (червь Сев. Америки). По Тильярду. Обозначения обычные.

ним субстратом — различными частями живых растений. Качественной степени пассивные летуны. М и о м о п т е р ы — *Miomoptera* — ископаемые, мало изученные насекомые, сближаемые Тильярдом с сеноедами, Мартыновым — с прямокрыльями. Крылья *Miomoptera* (рис. 53) умеренно удлиненные, снабженные довольно обедненным жилкованием, но почти вовсе не костализованные. Гетерономия, повидному, вовсе не выражена — задние крылья не расширенные. Общий характер специализации крыльев напоминает некоторых прямо-

известен; вероятно, принимая во внимание размеры тела *Zogaptera*, следует считать их летательный аппарат переходным от двукрылости к перокрылости (см. ниже).

Т р и п с ы — *Thysanoptera* — широко распространенная, богатая видами группа своеобразных мелких насекомых, размеры которых лишь изредка достигают 1 см, обычно не более 2—3 мм. Трипсы являются прекрасным примером перокрылости: умеренно гетерономные крылья вытянуты, почти лишены жилкования и снабжены крепкими щетинками и очень длинными волосками по краям, образующими бахрому или гребень, что нашло отражение в самом названии отряда. Все представители отряда очень однообразны по строению крыльев, которые лишь различаются по степени суженности и меньшей или большей редукции остатков жилкования (рис. 50, 51). Бескрылые формы многочисленны. Ископаемые остатки очень мало известны; известна лишь одна крылатая третичная форма, обладающая более широкими крыльями, чем современные виды (рис. 52). Биология трипсов относительно хорошо известна — все это растительноядные насекомые, тесно связанные со своим питательным субстратом — различными частями живых растений. Качественной степени пассивные летуны. М и о м о п т е р ы — *Miomoptera* — ископаемые, мало изученные насекомые, сближаемые Тильярдом с сеноедами, Мартыновым — с прямокрыльями. Крылья *Miomoptera* (рис. 53) умеренно удлиненные, снабженные довольно обедненным жилкованием, но почти вовсе не костализованные. Гетерономия, повидному, вовсе не выражена — задние крылья не расширенные. Общий характер специализации крыльев напоминает некоторых прямо-

крылых — *Protoperlaria*, *Mesoptera* и ископаемых сеноедов. Возможно сделать предположение о примитивном характере крыльев *Miomoptera*, не приобретших полезных механических приспособлений для полета. Полет, выполняемый такими крыльями, несомненно, не мог отличаться совершенством, не был быстрым, и крылья выполняли главным образом поддерживающую функцию.

8. КЛОПЫ — HETEROPTERA

Представители этого отряда филогенетически близки к равнокрылым, *Homoptera*; еще недавно обе эти группы насекомых объединялись в одном отряде. Основные отличия клопов от равнокрылых заключаются главным образом в различном устройстве головы и крыльев. В частности, для клопов очень характерно подразделение передних крыльев на особые отделы, различающиеся толщиной и плотностью и имеющие, вероятно, определенное механическое значение. Необходимо отметить, что и среди равнокрылых, именно у некоторых представителей подотряда *Cicadina* (*Luchenorrhyncha*), наблюдается обособление базальной части переднего крыла. Но в то время как у цикад это явление не имело широкого распространения и наблюдается лишь у немногих групп, среди клопов, наоборот, «разнокрылость» является столь характерным признаком, что даже само название отряда указывает на эту особенность.

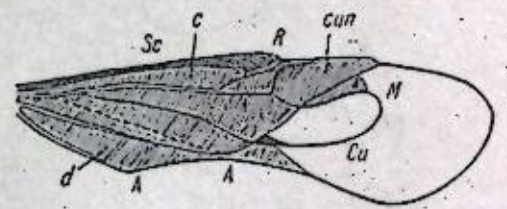


Рис. 54. *Calocoris* sp. (*Miridae*; Европа). Переднее крыло.

Увеличено. По Гандлирну из Бейера. Обозначения обычные, кроме d — клавус; c — куцеус; с — норкум.

Крылья клопов почти всегда гетерономны, причем у громадного большинства передние отличаются не только большими размерами, но и совершенно иным устройством. Передние крылья подразделяются на несколько обособленных участков: вершина крыла, вернее, дистальная часть или даже половина его, перепончатая, тонкая, обычно прозрачная, снабженная часто нормальным жилкованием, основание крыла плотное, кожистое, часто без жилкования, непрозрачное. Эта базальная часть крыла подразделена резкой бороздой на задний участок, так называемый *clavus*, и основную часть, *scutum*; иногда, кроме того, от *scutum* отделяется вершинная часть в виде треугольника, так называемый *cupus*. Такое дробное подразделение переднего крыла наблюдается в группе *Miroidea*, к которой относится одно из наиболее богатых видов семейства клопов — *Miridae* (рис. 54); крылья у большинства других клопов обладают цельным, не подразделенным *scutum*; *cupus* у них не выражен. Деление крыла на три отдела — *scutum*, *clavus* и *membrala* — очень характерно для громадного большинства семейств клопов; таковы группы *Saldoidea*, *Pentatomidea*, *Tingoidea*, *Aradoidea*, *Notonectoidea*. Среди всех этих форм наблюдаются лишь сравнительно второстепенные различия в строении передних крыльев: мембрана обладает то большим, то меньшим количеством жилок, *scutum* больше или меньше уплотняется. Некоторые клопы обладают наиболее далеко зашедшей специализацией такого рода — жилкование вовсе редуцируется, а различия между тонкой мембраной и плотным *scutum* достигают крайних пределов (*Notonectoidea*, *Pentatomidea*).

Строение надкрыльев клопов, подобное вышеописанному, т. е. из трех резко отделенных участков, несомненно, является исходным для раз-

вития специализированных крыльев, с ярко выраженной костализацией. Таковы семейства и другие группы серии Reduivoidea. Среди громадного сем. Reduviidae наблюдаются многочисленные случаи видоизменения *corium*, превращения этого отдела крыла в вытянутую пластинку; сужение и вытягивание *corium* по существу превращает этот склерит в сильно укрепленный передний край крыла. Таковы группы: Phymatidae, Ste-

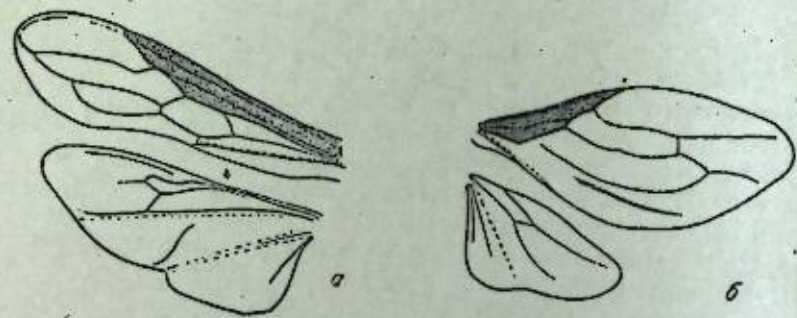


Рис. 55. Крылья клопов Reduviidae.

a — *Pygolampus bidentatus* Goeze (Reduviidae, Stenopodinae); б — *Philocnemus lemur* West. (Reduviidae, Holoptilinae); в — *Tribelosephala boschilmana* St. (Reduviidae, Tribelosephalinae). По Гандлиршу из Вебера.

podinae (рис. 55, а), Holoptilinae (рис. 55, б), Tribelosephalinae (рис. 55, в); два последние примера очень любопытны, показывая образование крыла, почти подобного крылу некоторых перепончатокрылых. Этот процесс



Рис. 56. *Brachyplatys* sp. (Plataspidae; тропики). Крылья. По Гандлиршу из Вебера.

вытягивания *corium* сопровождается редукцией *clavus*, и таким образом крыло сильно сужается в базальной части; одновременно задние крылья укорачиваются — общее сходство с летательным аппаратом перепончатокрылых становится поэтому особенно велико.

Но наибольшего своеобразия достигает специализация крыльев в сем. Plataspidae (рис. 56). У этих клопов, близких к крупному сем. Pentatomidae, передние крылья обладают узким крешким *corium*, позволяющее складывать конец крыла вместе с мембраной; последняя — широкая, в виде веера. Благодаря такому своеобразному устройству крылья Plataspidae могут целиком складываться под громадный щиток, покрывающий почти все брюшко; вместе с тем крылья достигают относительно большой величины.

К сожалению, особенности полета этих своеобразнейших клопов, у которых мы наблюдаем столь ярко выраженный процесс костализации крыльев, по существу вовсе не изучены. Эта группа по существу является единственной из всего класса крылатых насекомых, в которой имеет место столь необычный случай складывания передних крыльев.

Существуют некоторые группы клопов, которые не обладают подразделенными на отдельные участки передними крыльями; особенно важно, конечно, рассмотреть те группы, у которых при этом крылья тонкие, перепончатые и имеют хорошо развитое жилкование. Таково небольшое сем. Henicoscephalidae (рис. 57, 58). Крылья этих клопов прозрачные, перепончатые и слабее развиты, чем у большинства сокращенных, но механизированных жилкованием и итеростигмой; общий вид крыльев Henicoscephalidae совершенно чужд для всего отряда. Это мелкие насекомые; есть многочисленные литературные указания о характере их полета; оказывается, что виды Henicoscephalidae встречаются массами и летают роями наподобие мелких двукрылых (Tendipedidae), иначе говоря, строение их крыльев точно указывает на



Рис. 57. *Henicoscephalus formicinus* Uhl. (Henicoscephalidae; Сев. Америка).

Увеличено. По Уайнгеру из Вебера.

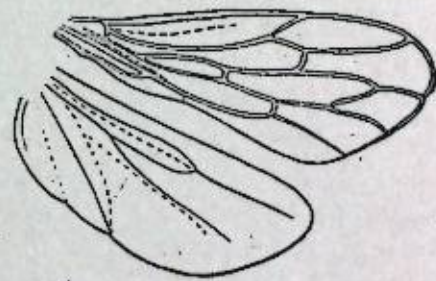


Рис. 58. *Henicoscephalus* sp. (Henicoscephalidae). Крылья.

Увеличено. По Гандлиршу из Вебера.

особенности их биологии, на большое биологическое значение полета для насекомого.

В отряде Heteroptera, с другой стороны, очень широкое распространение имеют явления редукции крыльев всякого рода, вплоть до пол-



Рис. 59. Крылья водных клопов.

а — *Hydrometra stagnorum* L. (Hydrometridae); б — *Ranatra linearis* L. (Nepidae). По Гандлиршу.

ного их исчезновения, настоящей аптерии. Прежде всего следует упомянуть о потере передней парой летной функции, о превращении ее в чисто покровный орган. Этот процесс наиболее хорошо выражен у ряда водных форм, у которых он связан с общим удлинением тела; таковы: Nepidae (род *Ranatra*), Gerridae, Hydrometridae, Pleidae, Helotrephidae (рис. 59). У этих клопов функцию полета практически выполняет лишь одна задняя пара; передние крылья резко сужаются. Явления настоящей редукции крыльев, связанной с потерей летной функции, имеют место у самых разнообразных семейств.

Следует резюмировать все сказанное о строении крыльев клопов. Основной особенностью их является сочетание покровной и летной функций, причем летная функция почти всегда имеет первенствующее значение; присущей лишь этому отряду особенностью является сочетание этих обеих, казалось бы, исключаящих одна другую, функций в одной передней паре крыльев. Достигается это путем подразделения крыла на плотные покровные отделы и нежные, перепончатые летные. Вместе с тем

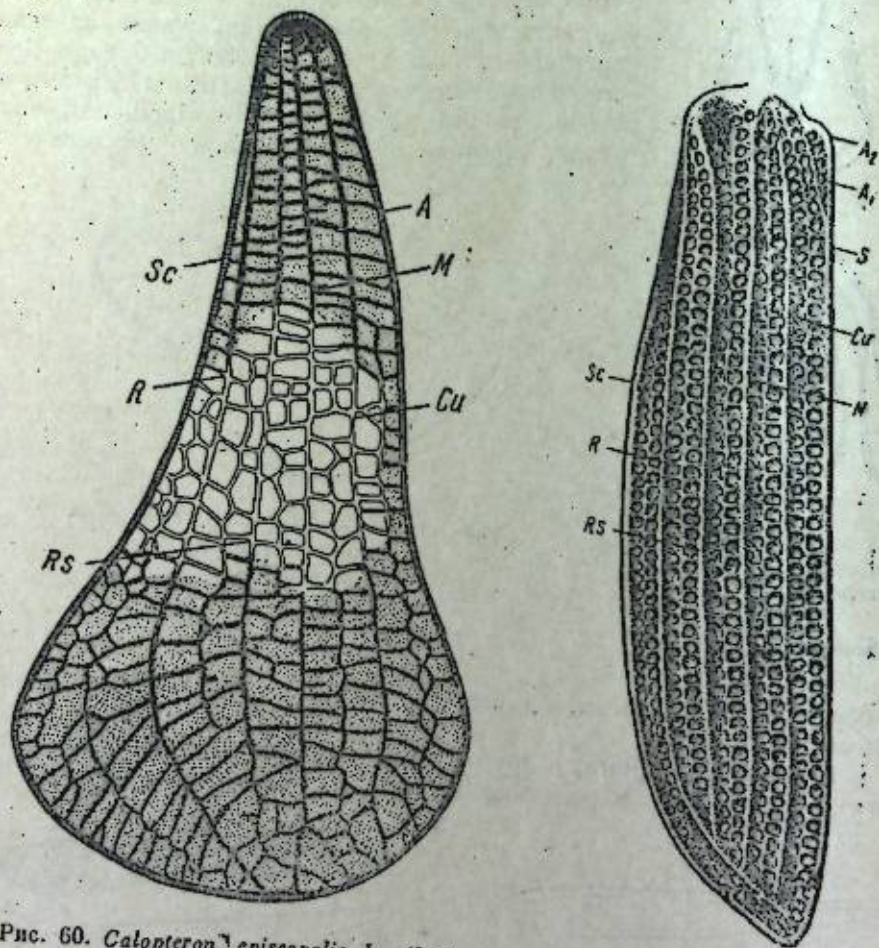


Рис. 60. *Calopteron episcopalis* L. (Lycidae). Надкрылье.
По Рихтеру. Обозначения обычные.

Рис. 61. *Omma stanleyi* Newm. (Cupedidae; Австралия).
Надкрылье.
По Рихтеру. Обозначения обычные.

имеет место у некоторых групп и образование чисто летательных, притом специализированных костализованных крыльев; известны немногие случаи выработки даже особых, своеобразных складчатых передних крыльев. Выработка костализованных крыльев на базе полупокровных подразделенных не является единственным путем летательной эволюции клопов; у сем. *Neписocerphalidae* мы видим образование летных механизированных крыльев, которые, вероятно, не были никогда подразделены на участки разной плотности, будучи всегда однородными, перепончатыми. Таким образом, и среди отряда *Heteroptera* мы находим примеры различного рода летных специализаций крыльев, которые в результате дают знакомый нам тип строения летательного аппарата — двукрылость.

9. ЖУКИ — COLEOPTERA

Этот, ныне наиболее обильный формами отряд, в отличие от всех ранее рассмотренных, принадлежит к новой, более молодой группе *Holo-metabola*, к насекомым, обладающим полным превращением, проходящим во время своего развития покоящуюся стадию, куколку. Несмотря на крайнее обилие и богатство форм в этом отряде, следует отметить большую однородность в строении крыловых органов. Все жесткокрылые обладают характерно измененными передними крыльями, превращенными в более или менее плотные, твердые надкрылья, или элитры. Надкрылья в покое направлены назад и лежат, закрывая спинку заднегруди и брюшко, обычно плотно прилегая своими задними краями друг к другу, а передними прилегая к заднегруди и брюшку, часто образуя особый расширен-

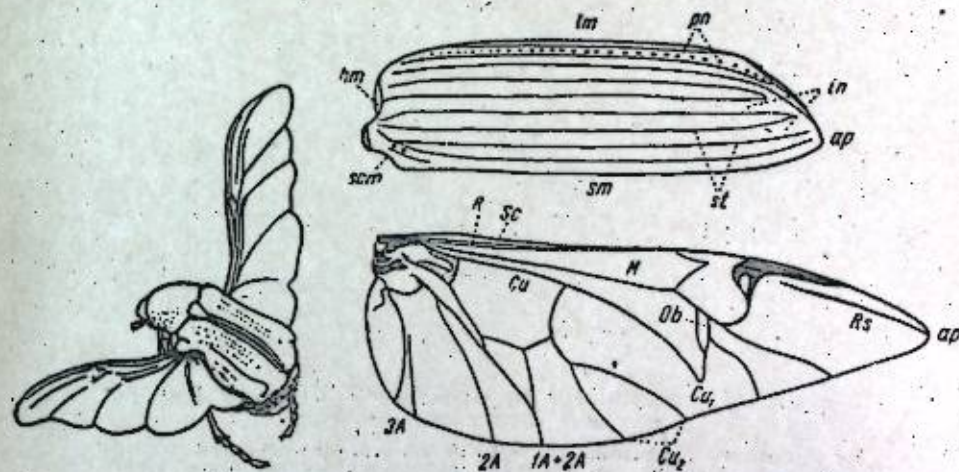


Рис. 62. Жук-бронзовка (*Cetonia* sp.) в полете. Положение надкрыльев при взмахе.
По Лешгернеру из Мейснера.

Рис. 63. *Catadromus lacordairei* Bd. (Carabidae; Австралия). Надкрылье и крыло.

Увеличено. По Тильерду. Обозначения обычные, кроме: ap — вершина; hm — плечевой край; lm — боковой край; in — интервалы; pn — ряды точек; scm — щитковый край; sm — шовный край; st — ребрышки; ob — прополговатая ячея.

ный край — эпиплеву. В целом, надкрылья образуют плотную оболочку, своего рода покрывку, закрывающую брюшко и сложенные крылья второй пары. Наблюдаются различные видоизменения в строении надкрыльев у жуков — они могут быть более или менее плотными и гибкими, могут быть различной длины (относительно брюшка). Надкрылья, наконец, могут очень плотно соприкасаться или даже срастаться по средней линии тела своими задними краями. Строение надкрыльев сильно отличается от нормальных крыльев насекомого не только своей большой плотностью и твердостью, но и очень далеко зашедшей специализацией жилкования (Рихтер, 1935). Настоящее жилкование надкрыльев, состоящее из хорошо различимых отдельных жилок, наблюдается лишь у очень немногих групп жуков; представители большинства семейств обладают надкрыльями, лишенными настоящего жилкования, которое замещено у них особыми многочисленными продольными ребрышками, «дополнительными» жилками (Рихтер, 1935), несомненными дериватами истинного жилкования. Настоящее жилкование можно наблюдать лишь у представителей *Lycidae* (рис. 60), *Cupedidae* (рис. 61), *Rhipiceridae*, некоторых *Cerambycidae*. В полете надкрылья жуков участвуют лишь в качестве своего рода несущих поверхностей. Притом несомненно, что надкрылья в полете создают сильные тормозящие силы, вследствие большого лобового сопротивления

(форма тела жука с расправленными надкрыльями, весьма мало обтекаема). Поэтому у некоторых жуков вырабатывается способность функционирования задних крыльев при сложенных надкрыльях (Cetoniinae и нек. др.). У этих форм надкрылья имеют выемку на переднем крае, позволяющую крыльям совершать необходимые летные движения при сложенных надкрыльях (рис. 62).¹

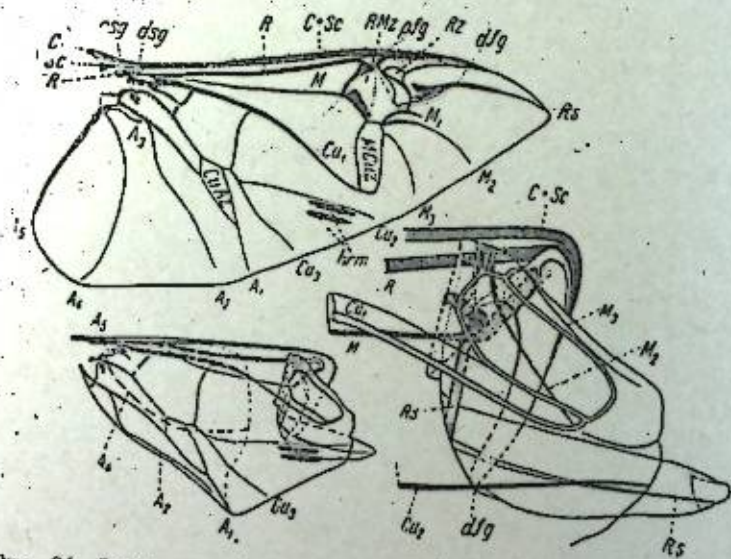


Рис. 64. *Dytiscus marginalis* L. (Dytiscidae). Крыло в расправленном и сложенном положении.

По Майкнеру. Обозначения обычные, кроме: *psg*, *dsg* — проксимальные и дистальные сенсории на основании радиальной жилки; *hgm* — задне-крайние сенсории; *RMz* — радиомедиальная; *Rz* — радиальная; *MCu2* — медиокубитальная; *CuAz* — кубитоанальная ячейка; *psg*, *dsg* — проксимальное и дистальное поперечное крыловое сочленение.

Основной орган полета, создающий тягу, — это задняя пара крыльев, хорошо развитая у всех летающих жуков. Задние крылья своеобразно построены; главной их особенностью в громадном большинстве случаев

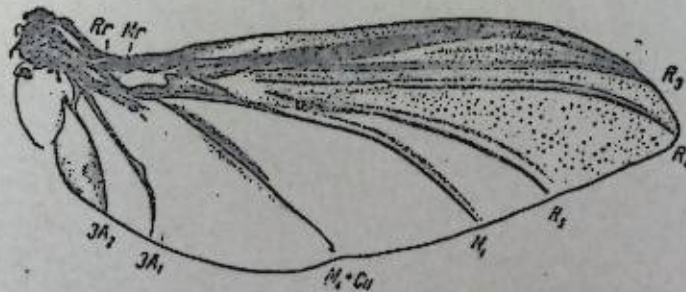


Рис. 65. *Hololepta amurensis* Reit. (Histeridae; Уссурийский край). Крыло.

Увеличено. По Рейхардту. Обозначения обычные.

является способность складываться поперек и вдоль, что дает возможность им в покое помещаться под надкрыльями (рис. 64). Эта черта строения

¹ По любезному указанию А. А. Рихтера, положение надкрыльев у летящего насекомого различно у разных групп жуков; надкрылья могут лишь незначительно подниматься над телом, например, у златок.

среди насекомых присуща не только одним жукам, но у них, пожалуй, достигла наибольшего совершенства. Благодаря этому защитному приспособлению жуки смогли не только сохранить способность к полету, но и выработать совершенные летные крылья, притом при очень далеко зашедших приспособлениях тела для жизни в жидких, полужидких и сыпучих средах. Только жуки с их совершенными защитными надкрыльями смогли стать трупными, навозными и почвенными обитателями, полностью сохранив способность активно расселяться посредством полета.

Задние крылья всех известных жуков обладают хорошо выраженной костализацией, являясь совершенными летательными органами. Можно отметить лишь различные степени этого процесса, большую или меньшую степень редукции жилкования, посредством которой выработались костализованные крылья. Наиболее богато жилкование крыльев в группе Aderhaga (рис. 63), характерное присутствием поперечных жилок. У других групп наблюдаются самые различные случаи редукции жилкования; своеобразие этого процесса в отряде жесткокрылых определяется наличием поперечной складки и вследствие этого появлением жилок в виде петель, крючков и различных разрывов жилок. В качестве примера наиболее специализированного летного крыла жесткокрылого можно указать крылья представителей группы Staphylinoidea (например жуков-карапузиков, Histeridae, рис. 65, 66), крылья которых показывают крайнее развитие



Рис. 66. *Plegaderus vulneratus* Panz. (Histeridae; Европа). Крыло.

Увеличено. По Рейхардту.

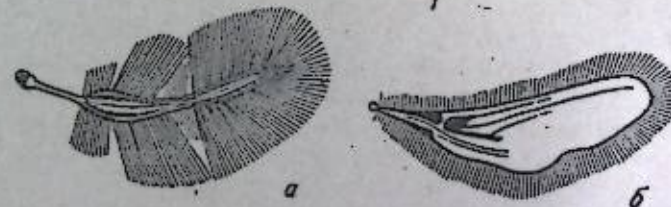


Рис. 67. Крылья перокрылых жуков. а — *Nossidium* sp., б — *Ptilium* sp.

Сильно увеличено. По Штурму из Майкнера.

костализации в виде резко утолщенного и укрепленного переднего края крыла и тонкого эластичного заднего. Следует отметить, что далеко не все жесткокрылые складывают свои задние крылья по поперечной складке. Существуют некоторые, правда, очень немногочисленные, группы, у которых задние крылья всегда остаются несложенными и более или менее далеко выступающими из-под надкрыльев. Таковы семейства Rhipiphoridae, Petriidae, некоторые Lumexylidae, Meloidae, Cerambycidae. Особенного развития задние крылья достигают у некоторых Rhipiphoridae, у которых к тому же сильно сокращаются в размерах надкрылья, почему общий вид насекомого становится совсем необычным для представителя этого отряда (напр., р. *Myjodes*). У всех этих форм крылья резко костализованы, с сильно редуцированным жилкованием.

Особого рода изменения в своей эволюции испытали крылья мельчайших жесткокрылых Ptiliidae (рис. 67); они имеют форму узких пластинок, по краям снабженных очень длинными многочисленными щетинками.

Своим общим видом эти крылья напоминают перья птиц и, несомненно, обязаны своим появлением тем же причинам, которые вызвали это явление перокрылости, или птероантергии, и у других насекомых, например, трипсов, перепончатокрылых (см. ниже).

В заключение следует отметить широкое развитие бескрылости, аптерии в отряде жуков. Целые большие группы (например, Tenebrionidae) являются нелетающими формами, лишенными крыльев. Как уже указывалось выше, редукция задних летных крыльев, как правило, не влечет за собой редукцию и передней пары крыльев, элитр, имеющих совсем иное назначение. Очень редки случаи полной редукции надкрыльев, обычно

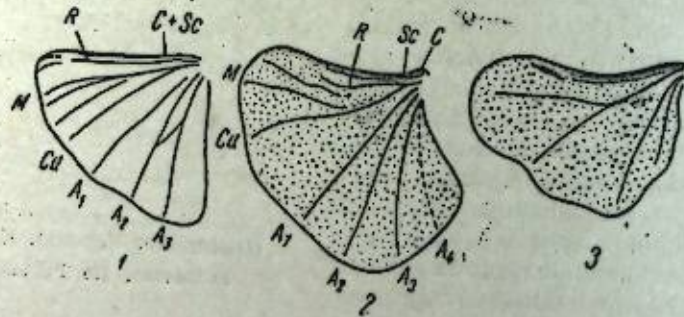


Рис. 68. Задние крылья веерокрылых: 1 — *Mengea tertiaris* Grote (балтийский янтарь); 2 — *Xenos* sp.; 3 — *Delphacxenos* sp. По Ульриху (1), Мейсперу (2) и Пирсу (3). Обозначения обычные.

связанной с вторичнополовыми особенностями (например, самки Lampyridae).

Возможно резюмировать имеющиеся данные по строению крыльев и полету жесткокрылых. В этом отряде обе пары крыльев имели совсем разную судьбу. Передняя пара превратилась в важное покровное образование, которое вовсе утратило значение органа, создающего тягу в полете. Обычно надкрылья участвуют в полете, выполняя роль своеобразных несущих плоскостей; эта функция надкрыльев, однако, в ряде групп жуков редуцируется, и последние остаются лишь чисто защитными, покровными органами. Крылья летающих жуков всегда обладают хорошо выраженной механической специализацией, представляя собой пример костализованных крыльев. Костализация крыльев обычно заходит очень далеко, вплоть до полной редукции всех жилок, кроме краевой; известные примеры более обильного жилкования (*Aderhaga*, *Cupidoidea*) являются очевидными остатками древнего строения; среди этих групп случаи потери летной функции очень часты, что указывает на малое значение полета в эволюции этих групп.

10. ВЕЕРОКРЫЛЫЕ — STREPSIPTERA

Эта небольшая группа весьма специализированных насекомых — паразитов перепончатокрылых, цикад, клопов и некоторых прямокрылых — характерна крайним половым диморфизмом. Самки веерокрылых могут быть сравнимы по степени редукции различных органов разве лишь с коцидами, но у последних остается функционируемым кишечник, который у *Strepsiptera*, так же как и органы движения, редуцирован. Лишь у некоторых, наименее специализированных веерокрылых, самки сохраняют ноги и глаза (*Mengeoidea*, род *Eoxenos*); другие же (*Stylopoidea*) крайне упрощенного строения. Самцы *Strepsiptera* очень своеобразны сильным раз-

витием антенн, глаз и крыльев. Передняя пара крыльев редуцируется, превращаясь в придатки, напоминающие жуужкальца двукрылых и, так же как последние, несущие сенсорную функцию, имея особые, хорошо иннервированные щетинки. Задняя пара крыльев очень велика, являясь мощным летательным органом (рис. 68). Форма задних крыльев близка к прямоугольному треугольнику или даже сектору круга; жилкование состоит из продольных жилок, почти не ветвящихся, расположенных на крыле радиально, почему все крыло и сравнивается по форме с веером. Передний край крыла укрепляется сложной жилкой, причем среди различных форм отряда наблюдаются различные стадии этого процесса; сравнительно примитивные *Mengeoidea* обладают мало укрепленным передним краем и очень широкими крыльями; более специализированные веерокрылые (например, *Elenchinae*; рис. 69) имеют резко утолщенный передний край крыла, более обильное жилкование и заметно более узкие крылья. Характерно очень сильное развитие груди, свидетельствующее о мощном развитии мышц; размеры увеличенного заднегрудного отдела непропорционально велики по отношению ко всему насекомому. Несомненно, самцы веерокрылых обладают крайне быстрым полетом (что вполне понятно, если вспомнить их биологию), необходимым им для преследования быстро передвигающихся хозяев — перепончатокрылых и цикад. Строение крыльев *Strepsiptera* в виде широкого веера, повидимому, является первичным; в этом отряде, вероятно, имеет место выработка специализированных — костализованных крыльев; последнее выражено вполне ясно лишь у немногих прогрессивных современных групп (*Elenchinae*, рис. 69).



Рис. 69. *Elenchinus delphacophilus* Ahlb. (*Stylopoidea*; Швеция). Длина тела 1.5 мм. По Альбергу.

11. НАСТОЯЩИЕ СЕТЧАТОКРЫЛЫЕ — NEUROPTERA, ВИСЛОКРЫЛЫЕ — MEGALOPTERA, ВЕРЬЛЮДКИ — RAPHIPTERA И СКОРПИОНИЦЫ — MECOPTERA

Первые три отряда сравнительно близки друг к другу и не так давно объединялись под общим названием сетчатокрылых. Эти группы, как и все последующие, характерны тем, что их крылья никогда не приобретают покровных функций, не становятся в процессе эволюции надкрыльями, или элитрами, всегда являясь органами полета (исключая, конечно, случаи развития аптерии, потери насекомым летательной функции). Другой характерный признак этих насекомых заключается в сохранении хорошо выраженной гомономии в строении крыльев; лишь у очень немногих групп имеет место развитие гетерономии, заключающееся в изменении величины или формы задних крыльев.

Сетчатокрылые — *Neuroptera* — наиболее богатая и разнообразная группа насекомых, строение крыльев которых достигает большого разнообразия. В этом отряде наблюдается своеобразное явление развития вторичных жилок, в результате чего жилкование становится очень обильным. Ближе всего к исходным формам жилкование у представителей семейств: *Ithonidae* (рис. 70), *Hemerobiidae*, *Sisyridae*, *Dilaridae*. Крылья этих насекомых мало удлиненные, с хорошо развитыми основными системами жилок; дополнительные, «вставочные» жилки коротки или почти вовсе

отсутствуют, обычно наблюдаясь лишь по краю крыла в виде «свободных», довольно коротких жилочек или коротких дистальных ветвей — SC, R, M, Cu. Гомономия крыльев в этих семействах почти не нарушается; общий характер крыльев своеобразен — они довольно велики относительно размеров тела, часто покрыты волосками или щетинками. Полет таких сетчатокрылых слабый и медленный; насекомые редко прибегают к нему, обладая хорошо развитыми ногами.

Эта группа семейств сетчатокрылых, обладающих короткими или умеренно удлиненными крыльями, непосредственно может быть связана с формами, у которых крылья обнаруживают часто далеко идущее удлинение. Таковы семейства *Polystoechotidae*, *Osmylidae*, строение крыльев

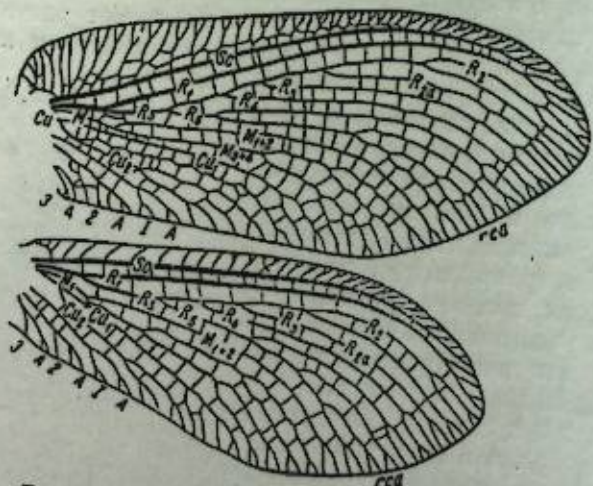


Рис. 70. *Rapisma viridipennis* Walk. (Ithonidae; Индия). Крылья.

Увеличено. По Комстону. Обозначения обычные.

которых непосредственно ведет к наиболее длинокрылым (*Myiodactylidae*, *Nymphidae* и *Mymeleontidae*, рис. 71). В этом ряду развития длинных крыльев также сохраняется вторичная многожилковость; дополнительные жилки присутствуют на вершине и краях крыла в виде коротких дистальных ветвей главных стволов.

Существуют сетчатокрылые, у которых дополнительные жилки на крыльях развиваются слабо. Таковы представители *Chrysopidae*, *Mantispidae* (рис. 72) и, наконец, различные *Ascalaphidae* (рис. 73). У последних крылья становятся необычайно похожи на крылья стрекоз; передний край крыла делается прямым, развивается птеростигма, крылья очень удлиняются. Необходимо отметить важную черту крыльев *Ascalaphidae*, которая отличает их от других, близких сетчатокрылых, в частности, от *Mymeleontidae*. У большинства родов *Ascalaphidae* можно заметить зачатки развития гетерономии крыльев, заключающейся в заметном уменьшении размеров задней пары крыльев. Часто уменьшение задних крыльев становится очень заметным; так, у рода *Deleproctophila* (рис. 73) задние крылья достигают лишь $\frac{2}{3}$ длины передних. Это явление заставляет предполагать появление тенденции к развитию двукрылости. Особенно любопытна эта особенность именно у группы, пожалуй, наиболее хорошо летающей среди всего отряда сетчатокрылых; полет *Ascalaphidae* является наиболее быстрым и совершенным по сравнению с другими сетчатокрылыми. Несмотря на сравнительно схожие общие размеры крыльев и их форму, полет *Ascalaphidae* и *Mymeleontidae* различен; муравьиные львы —

ночные насекомые и обладают довольно слабым и медленным полетом, в то время как *Ascalaphidae*¹, летающие днем, гораздо более быстры и «увертливы».

Совсем особый путь эволюции крыльев наблюдается на примере тропических *Psychopsididae* (рис. 74); ископаемые *Kalligrammatidae* (фиг. 75), несомненно, также должны быть упомянуты в качестве иллюстрации этого направления эволюции крыльев сетчатокрылых. У этих насекомых крылья очень сильно расширяются; число дополнительных, вторичных жилок резко увеличивается, вершина крыла притупляется и общая форма их уподобляется крыльям чешуекрылых (*Papilionoidea* или *Geometroidea*). Мне не известны особенности полета *Psychopsididae*; большое сходство с бабочками, естественно, заставляет предполагать и наличие похожего полета, с малым числом взмахов крыльями и моментов покоя крыльев в полете, т. е. планирования. Среди *Psychopsididae* можно заметить разные формы развития задних крыльев, которые иногда сильно сокращаются в размерах; в этом отношении *Kalligrammatidae* представляет обратное, показывая увеличение задней пары крыльев, даже превышающих по размерам передние (как у современных чешуекрылых из групп *Satyrinae* или некоторых *Asciidae*). Следует еще отметить на-

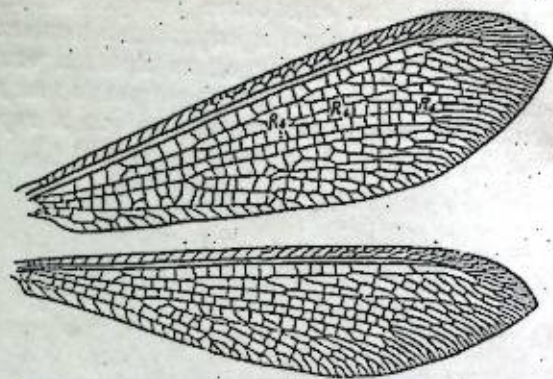


Рис. 71. *Cryptoleon nebulosum* (Mymeleontidae). Крылья.

Увеличено. По Комстону.

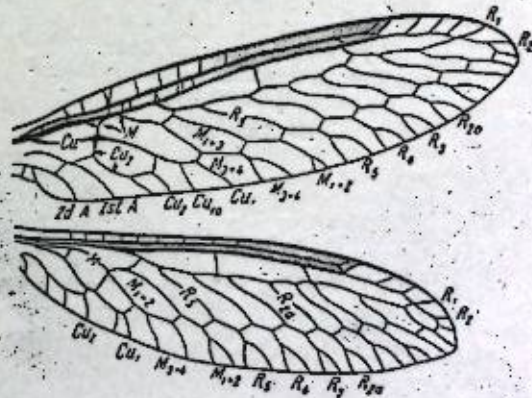


Рис. 72. *Climaciella brunnea* (Mantispidae). Крылья.

Увеличено. По Комстону. Обозначения автора.

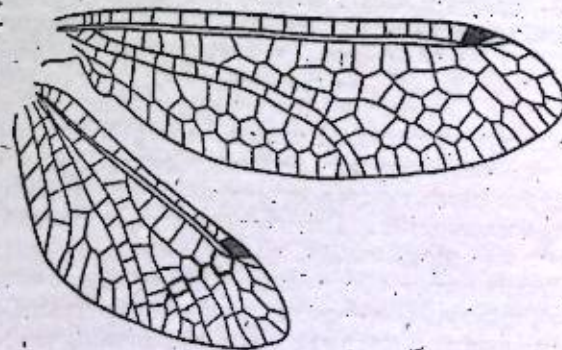


Рис. 73. *Deleproctophila variegata* Klug. (Ascalaphidae; Азербайджан). Крылья.

Увеличено. Ориг. рис. О. М. Мартиновой.

¹ Автор наблюдал полет *Ascalaphus macaronius* Scop. в окрестностях Ташкента, в отрогах Угамского хребта.

личие на крыльях Psychopsididae многочисленных, часто довольно длинных волосков, еще более усугубляющих сходство с Lepidoptera.

Совсем особого рода превращения испытали крылья в группе Nemopteridae (рис. 76, 77). Передние крылья этих сетчатокрылых, с хорошо укрепленным передним краем, умеренно или довольно сильно удлиненные. Разительные изменения наблюдаются в строении задних крыльев: они



Рис. 74. *Psychopsis elegans* Guer. (Psychopsididae; Австралия). Длина переднего крыла 18 мм.

По Тильярду.



Рис. 75. *Kalligramma haeseli* Walth. (Neuroptera, Kalligrammatidae; юра Зап. Европы). Размах крыльев 240 мм. Реконструкция.

По Гандлвишу.

резко удлиняются и сужаются, превращаясь в узкие лентовидные пластинки, которые на концах часто несут различного рода расширения. Функция задних крыльев мало ясна; вероятно, полет осуществляется посредством передней пары, которая создает тягу, задние же крылья являются лишь своего рода своеобразными плоскостями, сравнимыми с выростами задних крыльев некоторых Lepidoptera (Saturniidae, Papilionidae и др.), помогающими при планированию (может быть, и создающие тоже тягу?). Надо заметить, что подобного рода соотношения в форме передних и задних крыльев наблюдаются у представителей небольшой африканской группы чешуекрылых, именно у Himantopterinae (Zygaenidae; по Kolbe), у которых задние крылья удлиняются в виде узких, лентовидных образований. Во время полета задние крылья Nemopteridae должны быть очень мало подвижны, особенно это очевидно для форм, несущих на концах задних крыльев различного рода расширения; частые взмахи такого рода крыльями невозможны. Поэтому очень вероятна асинхронность движения обеих пар крыльев.

Заканчивая обзор представителей Neuroptera, остается упомянуть о Coniopterygidae — своеобразной группе наиболее мелких сетчатокрылых, не превышающих в размахе крыльев 1 см. Эти насекомые характерны необычайно обедненным жилкованием. Присутствуют лишь две ветви RS, две ветви M и простые CuA и CuP, поперечные жилки почти вовсе отсутствуют. Особенно характерна резкая гетерономия крыльев; у большинства родов задние крылья равны примерно 2/3 передних (например, *Spilocoelis*, рис. 78), у некоторых других (*Conventzia*, рис. 79) задние крылья значительно короче половины переднего крыла и обладают сильно

редуцированным жилкованием. Крылья Coniopterygidae непрозрачные, так как покрыты густым муцистым налетом; биологически эти насекомые тесно связаны с растениями, являясь в личиночной фазе хищниками кокцид и растительноядных клещей (Tetranychidae). Характер изменений крыльев и жилкования Coniopterygidae с несомненностью заставляет считать их прогрессивной группой, стоящей на пути к выработке двукрылого полета.¹

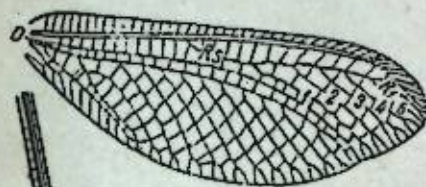


Рис. 76. *Oliverina extensa* (Nemopteridae). Крылья.

Увеличено. По Комстоу. Обозначения обычные.



Вислокрылые — Megaloptera — небольшая группа, possessing явно реликтовый, остаточный характер. Megaloptera обладают довольно архаичными, мало специализированными гомономными крыльями, которые умеренно удлинены, слабо костализованы, с довольно широким костальным полем. Личинки Megaloptera — водные насекомые, развитие их длительное (у *Sialis* — 2 года). Взрослые насекомые живут короткое время, биология их мало известна и, вероятно, афагия imagines имеет широкое распространение у представителей этой группы. Полет мало совершенный, медленный и тяжелый.

Верблюдки — Raphidioptera. Довольно сходную характеристику должны получить летательные органы представителей отряда Raphidioptera. Эти своеобразные, довольно специализированные реликтовые насекомые обладают узкими, мало костализованными крыльями, жилко-

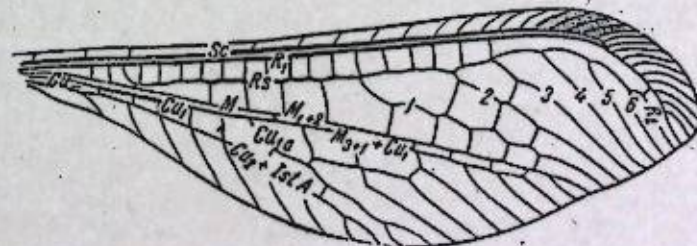


Рис. 77. *Crocefilipennis* Ramb. (Nemopteridae; Ю. Азия). Крыло.

Увеличено. По Комстоу. Обозначения обычные.

ванне которых лишь немного более специализовано по сравнению с Megaloptera. Биологически эта группа резко отлична от Megaloptera; ее представители — хищные насекомые, в своем развитии не связанные

¹ Уместно упомянуть о случаях редукции задних крыльев у других сетчатокрылых, именно у видов рода *Psectra* и некоторых близких форм. У этих насекомых потеря задних крыльев связана, с одной стороны, с полом и, с другой — не влечет каких-либо механических специализаций в жилковании передней пары. Поэтому у нас мало оснований считать эти изменения прогрессивными (рис. 80).

с водной средой. Взрослые рафидии являются активными хищниками, хорошо бегающими по растениям. Полет их не отличается особой быстротой.

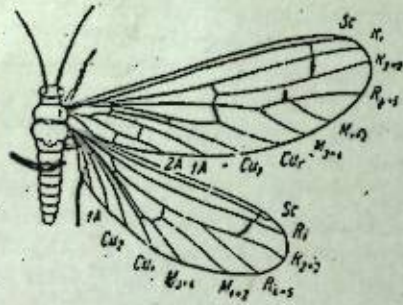


Рис. 78. *Spiloconis maculata* End. (Coniopterygidae; Австралия). Длина переднего крыла 4.5 мм.

По Тильеру. Обозначения обычные.

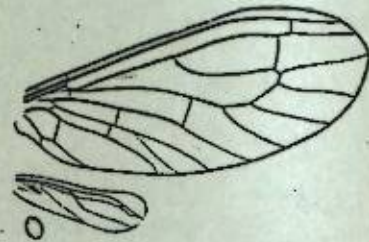


Рис. 79. *Conventzia pineticola* End. (Coniopterygidae; Европа). Крылья.

Сильно увеличено. По Эндерлейну.

Скорпионицы — Mesoptera. Представители древней, ныне обладающей многими реликтовыми чертами группы скорпионид, характеризуются весьма мало специализированными крыльями, по некоторым своим особенностям представляющими пример, пожалуй, наиболее примитивных крыльев среди всей группы Holometabola. Для Mesoptera характерно сохранение почти полной гомонимии обеих пар крыльев, умеренно выраженная костализация, которая почти не повлекла за собой редукцию жилкования. Оба крыла соединяются друг с другом посредством особых щетинок, напоминающих *fronulum* у Lepidoptera. В этом отряде до настоящего времени

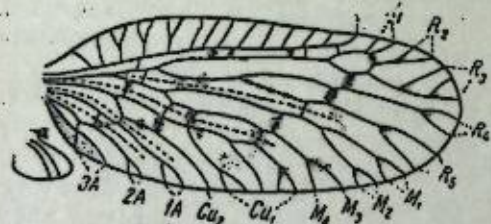


Рис. 80. *Psectra diptera* L. (Hemerobidae; Европа). Крылья.

Сильно увеличено. По Квинсиусу. Обозначения обычные.

сохранились весьма примитивно построенные крылья (реликтовые Meropidae, рис. 82, и особенно Notiothaumatidae, рис. 81), почти лишённые черт какой бы то ни было механической специализации. Большинство современных Mesoptera, представители семейств Panorpidae и Bittacidae, иллюстрируют особое направление эволюции полета, заключающееся в образовании довольно узких и длинных крыльев, суженных в основании (рис. 83). Такие длинные, «веслообразные» крылья лучше всего развиты в сем. Bittacidae и характерны, помимо хорошо выраженной костализации, также заметным обеднением, редукцией жилкования, именно

При разборе особенностей эволюции крыльев Mesoptera сразу бросаются в глаза необычайно медленные темпы этих процессов. Так, представители сем. Bittacidae, отличившиеся наибольшей специализацией крылового аппарата, уже существовали к началу третичной эры. С другой стороны, современные, правда, реликтовые, Choristidae в отношении специализации крыльев по существу мало отличаются от хорошо известных верхнепалеозойских Permochoristidae; указанные выше современные Notiothaumatidae, несомненно, даже значительно примитивнее всех нам известных ископаемых форм. Полет скорпионид специально не изучался,

но, несомненно, он слабый и медленный. Биология мало изучена: известно, что взрослые насекомые — виды рода *Panorpa* — питаются различными гниющими веществами, в частности, трупами насекомых, причем наблюдают явления эктраинтестинального пищеварения — насекомые могут поглощать лишь жидкую пищу. Виды Bittacidae — хищники различных насекомых, например, двукрылых. Более специализированный крыловой аппарат Bittacidae находит поэтому естественное объяснение в их биологических особенностях.

Можно характеризовать отряд скорпионид как сохранивший весьма примитивный крыловой аппарат. В этой группе наблюдается лишь единственный, ясно выраженный путь специализации крыльев посредством их удлинения, сужения в основании в узкую поддерживающую рукоятку (= базаль) и умеренной костализации; такого рода эволюция крыльев осуществилась у хищных Bittacidae относительно наиболее прогрессивной и молодой группы этих насекомых. Остается открытым вопрос о причинах медленного темпа эволюции скорпионид в целом. Вероятно, нам до сих пор не известны какие-то особенности их физиологии, обеспечившие их своеобразную экологическую изоляцию чуть ли не с пермского времени.

12. РУЧЕЙНИКИ — TRICHOPTERA

Этот отряд в настоящее время широко распространен по всей суше, включая и полярные области, и представлен целым рядом разнообразных семейств. Ручейники обнаружи-

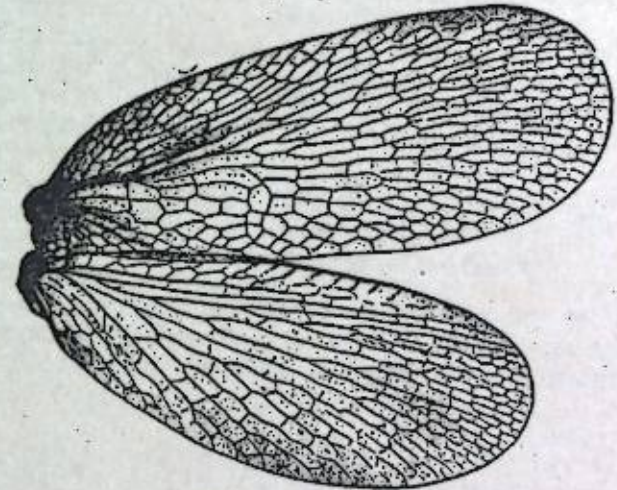


Рис. 81. *Notiothauma reedi* McL. (Notiothaumatidae; Чили). Крылья.

Увеличено. По Эсбеп-Петерсену.

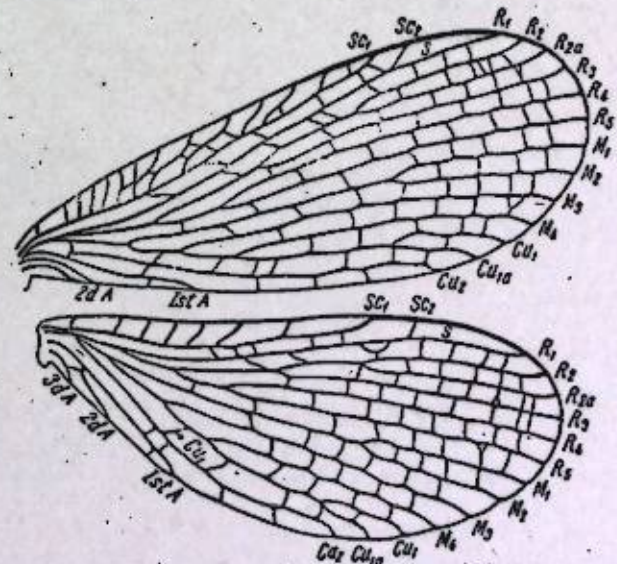


Рис. 82. *Merope tuber* L. (Meropidae; Сев. Америка). Крылья.

Увеличено. По Комстоку. Обозначения автора.

вают несомненные родственные связи с громадным отрядом чешуекрылых, но во много раз малочисленнее последних и имеют более узкие экологические границы — все ручейники тесно связаны с пресной водой; в которой проходит все развитие их личинок.

Крылья ручейников обнаруживают мало разнообразия в строении. Наиболее полно сохраняется гомонмия у представителей Rhyacophilidae, Beraeidae, Arctopsychidae (рис. 84, а). Обычное отклонение от гомонмного строения в крыльях у ручейников заключается в уменьшении

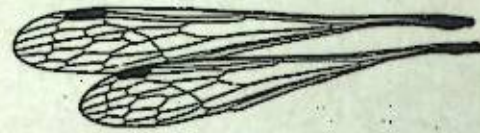


Рис. 83. *Rhyacophilidae* Nav. (Bittacidae; Африка). Крылья. Увеличено. По Эссен-Петерсену.

задней пары; таковы: Calamoceratidae, Psychomyiidae, Hydrogryphidae, Sericostomatidae. Этот процесс, однако, не заходит особенно далеко, и заднее крыло обычно уменьшается лишь до $\frac{3}{4}$ размеров переднего; только у представителей своеобразной трибы Vajcalini наблюдаются случаи более значительной редукции, вплоть до полного исчезновения задних крыльев (*Thamastes dipterus* Hagen). Затруднительно, однако, приписывать прогрессивный характер этим особенностям Vajcalini; дело

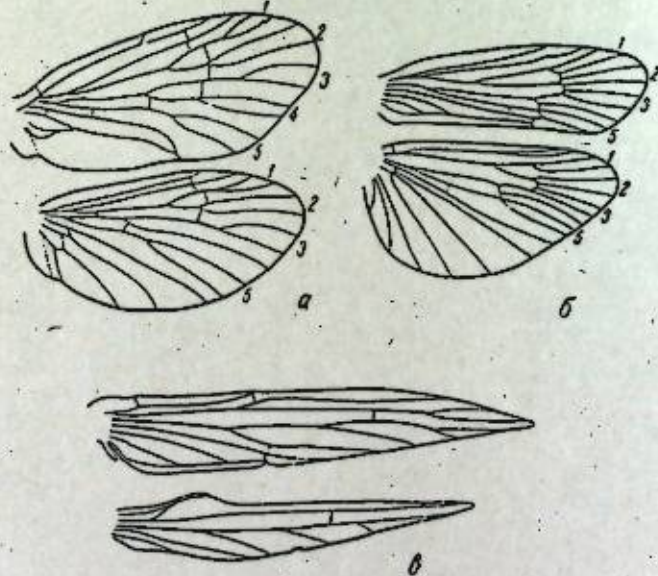


Рис. 84. Крылья ручейников.

а — *Arctopsyche maculata* Ulm. (Arctopsychidae; Сев. Европа). Увеличено. По Ульмеру из Гандльриша; б — *Limnophilus griseus* L. (Limnophilidae; Европа). Увеличено. По Ульмеру из Гандльриша; в — *Stictobella ulmeri* Silt. (Hydroptilidae; Сев. Европа). Длина тела ок. 2 мм. Волоски, покрывающие крылья, не изображены. По Мартынову.

в том, что развитие двукрылости у этих ручейников сопровождается общим сокращением размеров крыльев. Строение груди и биология *Thamastes* почти не известны. У других ручейников развивается иное нарушение гомонмии, заключающееся в расширении задних крыльев, которые притом незначительно или вовсе не укорачиваются: таковы Limnophilidae, Leptoceridae, Phryganeidae (рис. 84, б). Нарушение гомонмии, помимо изменения формы задних крыльев, проявляется также в строении передних, которые вытягиваются и приобретают характерную форму, напоминающую надкрылья прыгающих прямокрылых, — их задний край выпрям-

ляется. Сходство с надкрыльями еще проявляется в большом уплотнении передних крыльев; этот процесс особенно ясно выражен у форм с наиболее резко выраженной гетеронмией, например у Limnophilidae. У всех ручейников имеются особые образования, имеющие своей целью скрепление обеих пар крыльев. Совсем особого рода эволюцию испытали крылья наиболее мелких ручейников, представителей сем. Hydroptilidae (рис. 84, в). Эти насекомые, размер тела которых колеблется в пределах от $1\frac{1}{2}$ до $3\frac{1}{2}$ мм, обладают очень своеобразными крыльями — они узкие, заостренные на вершине, задние обычно короче передних и, что наиболее важно, почти вовсе не костализованные и снабжены очень длинными и многочисленными щетинками по краям. Подобного рода строение крыльев живо напоминает крылья трипсов, жуков Ptiliidae и других мелких и мельчайших насекомых, являясь примером «перокрылости» (см. ниже).

Биология ручейников довольно хорошо известна: взрослые насекомые живут ограниченное время; афагия, повидному, широко распространена в различных группах отряда. Полет ручейников очень характерный и довольно быстрый у некоторых форм; насекомые не удаляются далеко от водоемов и совершают свой характерные «танцы» над поверхностью воды. Эти насекомые, кроме того, обладают сильными бегательными ногами, посредством которых очень быстро передвигаются.

18. ЧЕШУЕКРЫЛЫЕ — LEPIDOPTERA

Бабочки являются одним из наиболее многочисленных ныне отрядов и наряду с жуками, перепончатокрылыми и двукрылыми составляют основное ядро современной инсектофауны Земли. Кроме того, Lepidoptera по ряду причин являются и одним из наиболее хорошо изученных отрядов, почему всякого рода статистико-систематические, зоогеографические или филогенетические изыскания, проведенные на материале этого отряда, наиболее достоверны. Кроме того, некоторые широко распространенные, обычные виды этого отряда — дневные бабочки, бражники — являлись объектами, на которых изучались особенности полета. Все это заставляет меня с особой внимательностью составить настоящий краткий обзор путей эволюции крыльев и полета Lepidoptera.

Как известно, отряд ручейников очень близок к чешуекрылым; близость сем. Rhyacophilidae (Trichoptera) к сем. Micropterygidae (Lepidoptera) настолько велика, что по существу не позволяет указать ни одного безусловного общего признака, позволяющего с определенностью отличать эти отряды друг от друга. Особенности строения крыльев различных групп и пути эволюции полета Trichoptera вполне могут быть иллюстрированы примерами из отряда чешуекрылых; как среди Trichoptera имеют место случаи первичной гомонмии крыльев, начальной гетеронмии, своеобразной гетеронмии с приобретением передней парой некоторой покровной функции, наконец, случаи «перокрылости», так и среди Lepidoptera можно видеть полные аналоги всем этим явлениям. Основным отличием чешуекрылых от ручейников в процессе эволюции полета являются, конечно, несравнимое разнообразие и наличие далеко зашедших прогрессивных специализаций.

Наиболее примитивное, менее всего измененное строение крыльев имеют представители семейств Paleosetidae (рис. 85), Prototheoridae, некоторые Nepiidae; у этих форм крылья обеих пар почти одинаковы по форме и сохраняют свою первичную гомонмию. Они имеют относительно богатое жилкование; костализация выражена слабо. Тело удлиненное, с очень мало увеличенным грудным отделом; биология известна недостаточно; повидному, гусеницы живут в почве. Среди представителей наиболее крупного сем. Nepiidae намечается процесс нарушения

гомономии, заключающийся в заметном уменьшении размеров задних крыльев.

На основе первично гомономных крыльев в отряде чешуекрылых очень широко распространено явление перокрылости — уменьшение площади крыльев и появление густых и длинных щетинок или волосков, превращающих крылья в образования, подобные перьям птиц. Среди различных Lepidoptera примеры перокрылости многочисленны; таковы примитивные Micropterygidae, ряд семейств из большой группы Tineoidea (например, представители Elachistidae s.l., Gracilariidae, Lyonetiidae, Nepticulidae, Momphidae), некоторые Pyralidoidea (представители сем. Oxychirotidae). Еще более многочисленны примеры частично выраженной перокрылости, заключающейся в развитии волосков лишь на одних задних крыльях, — передние крылья не претерпевают больших изменений. Среди различных групп мелких чешуекрылых (так называемых «Microlepidoptera») мы, по существу, видим все возможные стадии формирования перокрылости — в этом отряде данный путь эволюции органов полета получил очень широкое распространение. Основной предпосылкой к развитию этого явления, по видимому, явились особенности строения Lepidoptera — наличие на крыльях многочисленных чешуек и волосков,

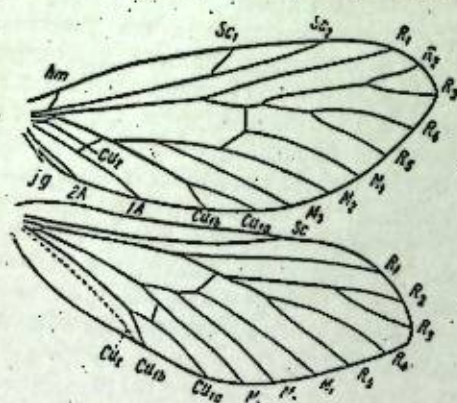


Рис. 85. *Palaeoses scholastica* Turn. (Hepioloidea; Австралия). Крылья; размах 14—18 мм. По Тильярду. Обозначения обычные.

чел очень широкое распространение. Основной предпосылкой к развитию этого явления, по видимому, явились особенности строения Lepidoptera — наличие на крыльях многочисленных чешуек и волосков,



Рис. 86. *Parametriotes theae* Kusun. (Coleophoridae; Кавказ). Увеличено. По Кузнецову.



Рис. 87. *Orneodes* sp. (Orneoidea). Крылья. Увеличено. По Гандлришу.

мелкие размеры. При развитии перокрылости крылья резко сужаются, причем обычно задние несколько укорачиваются; жилкование теряет всякие элементы костализации, располагаясь на крыле симметрично относительно продольной его оси. Крайние стадии перокрылости превращают крыло в очень узкую, заостренную пластинку, например у Momphidae и других молей (рис. 86).

Совсем особый путь эволюции крыльев мы наблюдаем у семейств Or-

neodidae и Pterophoridae. Это явление, которое можно назвать пальцекрылостью, или дактилоптеригией, заключается в глубоком расщеплении каж- дого крыла на длинные, узкие лопасти, снабженные волосками и чешуйка- ми; одно крыло может быть подразделено на 6—7 (Orneoidea; рис. 87) или 2—3 (Pterophoridae) лопасти. Причины появления дактилоптеригии близки, вероятно, к тому, что наблюдается при развитии перокрылости: путем рас- щепления крыла на лопасти достигается большое увеличение воздуш- ного сопротивления крыльев при малом их утяжелении. Подобное увели- чение площади крыльев оказывается вполне эффективным при незначи- тельном весе насекомого.

Среди основной массы чешуекры- лых, обладающих широкими крыль- ями, можно наметить три главные на- правления эволюции. Наиболее ха- рактерно для бабочек образование очень больших, сильно расширенных крыльев; таковы почти все Rhoar- losega, Geometroidea, Saturnioidea и некоторые другие группы. Полет этих чешуекрылых характерен малым чис- лом взмахов в единицу времени, на- личием моментов покоя крыльев в полете, планированием. Размеры те- ла у этой группы относительно крыльев очень невелики. Фор- ма крыльев характерна: передние крылья приближаются к прямо- угольному треугольнику, задние — к сектору или почти к квадранту кру- га. Размеры обеих пар по площади почти равны, обычно лишь задние слегка меньше, реже больше пе- редних (некоторые Satyrinae; рис. 88). У многих представителей этой группы Lepidoptera (некоторые Pa- rilionidae, Plebejidae, Uraniidae, Saturniidae, Nymphalidae) на задних крыльях образуются более или менее длинные отростки, иногда достигаю- щие очень большой длины (Saturniidae). Говоря о такого рода выростах задних крыльев, следует указать на своеобразнейшее строение крыльев представителей группы Himantopterinae (сем. Zygaenidae), у которых задние крылья превращены в длинные, узкие лентовидные придатки. По видимому, такого рода превращение задних крыльев функционально может быть сравниваемо с тем, что наблюдается у сетчатокрылых Nemo- tergidae, и должно быть отмечено в качестве особого типа, хвостокрыло- сти, или уроптеригии (см. стр. 140).

Другого рода специализация наблюдается у большинства представит- елей группы совков (Noctuoidea) и некоторых других групп и заключается в сильном расширении задних крыльев и одновременном сужении передних, которые становятся лишь несколько длиннее первых. Передние крылья этих форм несколько плотнее задних и, по видимому, обладают отчасти покровной функцией. Тело этих совков состоит из сильно увеличенного грудного отдела и массивного брюшка. Направление специализации крыльев таких Noctuoidea невольно может быть сравнимо с тем, что на- блюдается среди Trichoptera, именно у Limnophilidae (рис. 84,a).

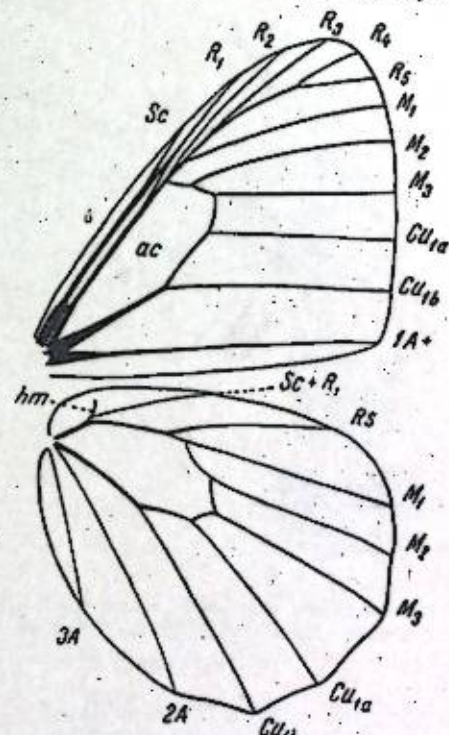


Рис. 88. *Tisiphone abeona* Don. (Nymphalidae; Австралия). Крылья. По Тильярду. Обозначения обычные.

Наконец, главный прогрессивный путь эволюции крыловых органов *Lepidoptera* заключается в выработке резко гетерономных крыльев, выработке «двукрылости». Как уже указывалось выше, нарушение первичной гомономии, заключающееся в увеличении размеров передних крыльев, довольно широко распространено в отряде *Lepidoptera*; по существу, громадное большинство чешуекрылых обладает более длинными передними и короткими задними крыльями. Но наибольшего развития



Рис. 89. *Cerphonodes hylas* L. (Sphingidae; Австралия). Длина тела 40 мм. По Тильеру.

но резкое удлинение передних крыльев, сильное укрепление грудного отдела. Особо следует отметить характер крыльев у некоторых *Zyga-*



Рис. 90. *Cocytia durvillei* Bois. (Cocytidae; Новая Гвинея). Увеличено. По Буадювалю из Шарпа.

nidae и *Syntomididae* (*Trichura*; рис. 91), у которых гетерономия, в частности, сокращение размеров задних крыльев, заходит очень далеко (*Trichura*), вместе с тем почти не сопровождается утолщением грудного отдела. Среди *Rhopalocera* процесс образования «двукрылости» почти не

выражен; стоит отметить разве лишь случаи чрезмерного развития передних крыльев у некоторых видов *Papilionidae* [например у *Papilio* (*Troides*) *priamus*].

Биология *Lepidoptera* довольно разнообразна; взрослые формы, как правило, питаются нектаром цветов, причем довольно часты случаи и полнотельнойядны. Следует отметить, что хорошо летающие чешуекрылые, именно те группы, у которых наблюдаются случаи наиболее далеко зашедшей «двукрылости» (бражники), вместе с тем обладают и хорошо развитыми ротовыми органами. Имагинальное питание этих бабочек, лучших летунов в отряде, имеет большое значение для насекомого и осуществляется



Рис. 91. *Trichura* sp. (Syntomididae; Ю. Америка). Увеличено. По Шарпу.

им своеобразным способом — на лету, посредством длинного хоботка. Напрашивается очевидная параллель с птицами — колибри, питающимися аналогичным образом; кроме бабочек, подобного рода прием пищи на лету наблюдается лишь у некоторых двукрылых. Случаи аптерии у *Lepidoptera* имеют место и связаны с полом; таковы самки *Psychidae*, некоторых *Geometridae*, *Lymantriidae* и других семейств.

Резюмируя особенности полета и эволюции крыльев чешуекрылых, следует сказать, что в этом отряде эволюционные изменения летных качеств шли по двум главным направлениям. Основным, наиболее широко распространенным путем эволюции полета являлось достижение уменьшения нагрузки на единицу поверхности крыльев путем увеличения их размеров (развитие «ширококрылости», см. ниже) или образованием волосистых или расщепленных крыльев у мелких форм (развитие «перокрылости» и «пальцекрылости»). Вторым путем, по числу случаев менее распространенным, но, несомненно, прогрессивным, представленным у ряда более молодых групп, являлось развитие «двукрылости», которое влекло за собой изменения всего тела, укрепление грудного отдела с его мускулатурой. Во многих случаях ширококрылости можно заметить начальные фазы развития «двукрылости»; последнее явление, по видимому, возникает из первого самостоятельно у различных групп, будучи высшей ступенью развития летной функции у насекомых.

14. ПЕРЕПОНЧАТОКРЫЛЫЕ — ПУМЕНОРТЕРА

Отряд перепончатокрылых в настоящее время является очень обособленной группой, почти не обнаруживающей близости к каким бы то ни

было другим насекомым. Организация перепончатокрылых своеобразна почти во всех системах органов; филогенетические отношения к другим отрядам до сих пор неясны. В свое время Тильярдом было высказано предположение о родстве перепончатокрылых со специализированными палеозойскими *Protohymenoptera*, что, однако, не имеет места; сходство в строении крыльев этих двух очень далеких групп лишь кажущееся, чисто конвергентного порядка. Позднее Мартынов указал на возможность родственных отношений *Hymenoptera* с *Raphidioptera*, что гораздо более правдоподобно. По многим особенностям организации перепончатокрылые являются одними из наиболее специализированных и совершенных насекомых; это положение вполне справедливо и по отношению к их летным способностям. От *Mesopteroidea* эти насекомые, несомненно, далеки.

Для *Hymenoptera* очень характерна далеко зашедшая гетерономия крыльев на пути к выработке настоящей «двукрылости»; задние крылья всегда много короче передних, функционально являясь лишь их придатками. Наиболее крупны и относительно независимы от передних задние крылья в группе *Plumarioidea* (рис. 92). Представители этой своеобразнейшей реликтовой группы обладают очень крупными задними крыльями, которые несут обильное жилкование; по длине задние крылья равны $\frac{4}{5}$ передних, по ширине почти от них не отличаясь. Довольно велики задние крылья у некоторых сидячебрюхих перепончатокрылых — представителей семейств *Xyelidae* (очень древней группы, известной с лейаса), некоторых *Serphidae* и *Ramphilidae*. У всех названных перепончатокрылых крупные размеры задних крыльев сопровождаются и другими примитивными чертами, например, — обильным жилкованием.

Большинство других перепончатокрылых обладает довольно короткими задними крыльями (длина которых колеблется от $\frac{3}{5}$ до $\frac{3}{4}$ длины передних), имеющими сильно редуцированное жилкование и всегда снабженными различным рода приспособлениями, обеспечивающими прочное сцепление с передними. Наиболее коротки задние крылья у своеобразных американских *Pelecinidae*, у которых они достигают лишь половины или даже менее длины передних.

Для перепончатокрылых очень характерна резкая костализация передних крыльев, которая всегда бывает очень сильно выражена у любого представителя отряда, часто достигая крайних морфологически возможных степеней. Таковы крылья представителей различных семейств группы *Chalcidoidea*, *Serphoidea* и некоторых других, по существу являющихся почти единственными, среди всех других насекомых, примерами столь далеко зашедшей костализации. Крылья этих насекомых почти совсем лишены жилкования; имеется обычно только крепкая жилка близ переднего края переднего крыла, обычно достигающая лишь его середины и оканчивающаяся утолщением — птеростигмой (вернее, ее аналогом); задние крылья часто вовсе не несут жилок — лишь иногда имеется крепкая жилка, укрепляющая передний его край с зацепляющим аппаратом. Столь далеко ушедшая костализация крыльев сопровождается также большими изменениями в строении всего тела. Грудной отдел сильно увеличивается в размерах, свидетельствуя о мощном развитии мускулатуры. В некоторых случаях тело насекомого приобретает особые формы, возможно, имеющие опреде-



Рис. 92. *Plumarius* sp. (*Plumariidae*; Ю. Америка). Длина тела 11 мм. По Гандларту.

ленное аэродинамическое значение; такова, например, очень короткая, притупленная спереди и заостренная сзади форма тела некоторых *Pteromalidae* (*Scutellista*; рис. 93). С другой стороны, некоторые перепончатокрылые из сем. *Cleopumidae* обладают своеобразно построенным яйцекладом, форма которого напоминает воздушные рули или стабилизаторы летательных аппаратов. Надо сказать, однако, что предположения об аэродинамическом значении различных особенностей строения тела этих перепончатокрылых следует высказывать с оговоркой: биология *Chalcidoidea* и *Serphoidea* изучена очень недостаточно; то, что нам известно об образе жизни этих паразитных насекомых, не дает никаких данных для приписывания им особо быстрого полета или чем-либо выдающихся летательных способностей. Так, например, виды столь своеобразного рода *Scutellista*, обладателя «аэродинамически» построенного тела, являются паразитами неподвижных кокцид, притом, по видимому, афагами; следовательно, главные биологические факторы — особенности размножения, добыча пищи, — казалось бы, ни в ка-

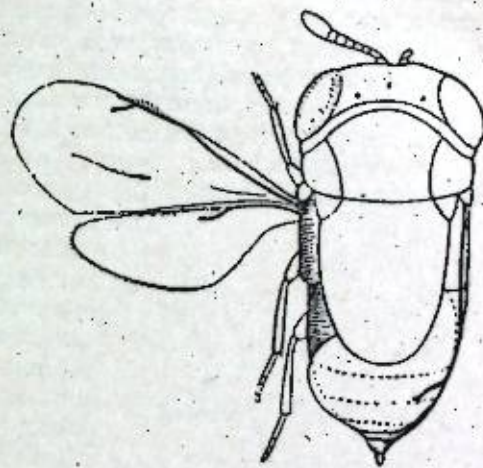


Рис. 93. *Scutellista cyanea* Mot. (*Pteromalidae*). Длина тела 1.3 мм. По Тильярду.



Рис. 94. *Hylacus capitosus* Sm. (*Apoidea*). Длина тела 10 мм. По Тильярду. Обозначения обычные.

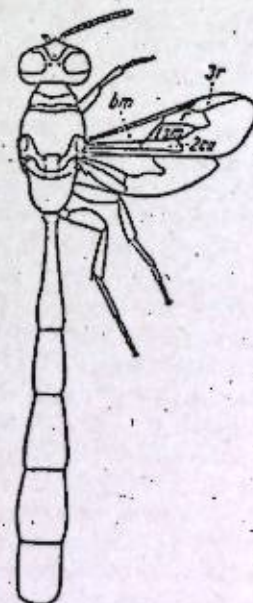


Рис. 95. *Trypoxylon conplexum* Turn. (*Sphecoidea*; Австралия). Длина тела 13 мм. По Тильярду.

кой мере не обуславливают необходимости особо совершенного полета. Кроме того, все представители обеих больших групп перепончатокрылых —

Chalcidoidea и Serphoidea — очень мелкие насекомые; обычно такие насекомые не обнаруживают летных приспособлений типа «двукрылости». Все известные аналогичные примеры в других отрядах насекомых показывают наличие другого эволюционного пути изменения крыльев, именно «перокрылости». Поэтому случаи настоящей «двукрылости», притом весьма резко выраженной среди представителей мелких (и мельчайших) Нумептерга, должны подвергнуться специальному исследованию.

С другой стороны, среди перепончатокрылых, представителей подотряда Aculeata, следует отметить наличие изменений формы тела, несомненно, имеющих определенное аэродинамическое значение. Таковы, в первую очередь, различные пчелы, Apoidea, обнаруживающие при крепких, костализованных крыльях (правда, с относительно мало редуцированным



Рис. 96. *Alaptus* sp. (Mymaridae). Длина тела ок. 0.5 мм.

По Шарпу.

жилкованием) очень укороченное притупленное тело с мощно развитым грудным отделом (рис. 94); у некоторых паразитных пчел (*Coelioxys*) брюшко на конце заостряется, чем достигается лучшая обтекаемость летящего тела при поступательном полете. Другого рода примеры, свидетельствующие о большой мощности летных органов, можно видеть у представителей группы Sphecoidea, например у *Trypoxylon* (рис. 95); обладая хорошим полетом, эти осы имеют несоразмерно короткие, правда резко костализованные, крылья и сильно развитый грудной отдел.

Среди громадного комплекса мельчайших форм перепончатокрылых Chalcidoidea, большинство которых упомянуто выше и обладает костализованными крыльями, известны две группы — Trichogram-

matidae и Mymaridae, представители которых дают прекрасные примеры хорошо выраженной перокрылости (рис. 96). Жилкование этих форм почти вовсе редуцировано и лишь у некоторых наблюдаются остатки птеростигмы и краевой крепкой жилки в основании крыла; последнее свидетельствует о позднем развитии птериогении у этих форм, сменившей первичную их дитеригию. Строение этих «перокрылых» форм перепончатокрылых вполне характерно: оба крыла почти равной длины (иногда задняя пара редуцирована или отсутствует) и снабжены длинными, правильно расположенными волосками по краю. Можно наблюдать много примеров переходов от костализованных (двукрылых) крыльев к «перокрыльям»; таковы, например, крылья представителей рода *Trichogramma*, которые сохраняют еще широкую форму костализованного крыла, но уже вовсе теряют жилкование и приобретают густые волоски.

В биологическом отношении весь отряд Нумептерга относительно хорошо изучен. Обладающие мало механизированными крыльями и слабым полетом архаичные Chalcidogastra — растительноядные формы, личинки которых живут самостоятельно, притом обычно в открытой среде. Личинки представителей обширейшего, древнего подотряда Entomophaga — паразиты других насекомых. Наиболее молодая геологически, недавно достигшая расцвета группа — жалающие перепончатокрылые, Aculeata; очень характерна развитым инстинктом заботы о потомстве: личинки этих насекомых развиваются в специальных, созданных самкой гнездах. Среди некоторых групп наблюдается образование особых «общественных» форм жизни; таковы муравьи, осы, пчелы. Крылатые взрослые насекомые жалающих перепончатокрылых поэтому являются

наиболее важной для процветания вида фазой развития; на взрослых насекомых в этой группе ложат не только функции размножения и расселения, но и добыча пищи для себя и личинок. Поэтому улучшение качества летательного аппарата Aculeata является биологически очень важным эволюционным процессом для вида.

Резюмируя кратко особенности эволюции крыльев перепончатокрылых, следует отметить однородность и сравнительное однообразие этих процессов во всем отряде. Перепончатокрылые характерны хорошо выраженной «двукрылостью», которая в некоторых группах достигает крайних пределов. Вместе с достижением большого механического совершенства в строении крыльев также изменяется в сторону усиления и двигающий крылья мышечный аппарат — увеличивается грудной отдел тела. Любопытная редкость случаев полной редукции задней пары крыльев у перепончатокрылых, повидимому, может быть объяснена очень ранним формированием настоящего двукрылого полета, т. е. полета с большим числом взмахов крыльями, причем задние крылья стали необходимым элементом крылового аппарата, его задней пропеллирующей перепонкой. Передние крылья не успели выработать заднюю перепонку (как это удалось двукрылым), как уже приобрели характер сильно костализованных крыловых органов с мощной мускулатурой; задние крылья стали выполнять в этой системе важную функцию. С этой точки зрения объяснимо, пожалуй, и сравнительно малое распространение перокрылости в отряде Нумептерга, причем все известные случаи развития этого типа являются вторичными, возникшими на основе дитеригизованных крыльев. Именно раннее возникновение дитеригии и обусловило ее широкое распространение во всем отряде; сама группа «микро-Нумептерга», повидимому, сравнительно молода, и мелкие размеры ее представителей, вызвавшие явление перокрылости крыльев, вероятно, являются вторичным, недавним приобретением. Поэтому птериогения еще не успела получить широкого распространения в этом отряде.

15. ДВУКРЫЛЫЕ — DIPTERA И МЕЗОЗОЙСКИЕ ПАРАТРИХОПТЕРГА

Двукрылые насекомые обнаруживают ясные родственные связи с отрядом Mecoptera и вымершими Paratrichoptera, будучи в настоящее время, наряду с Lepidoptera и Trichoptera, представителями группы Mecopteroidea (= «panoptoid complex» Гильярда). Двукрылые ныне один из самых распространенных и обильных видов отрядов насекомых, уступающий в разнообразии лишь жесткокрылым и соперничающий с Lepidoptera и Нумептерга и в действительности, вероятно, более богатый видами по сравнению с этими двумя последними, гораздо лучше изученными. Вместе с тем, по ряду особенностей своей организации и биологии, двукрылые являются, пожалуй, наиболее специализированной, «высшей» группой насекомых. Такое заключение справедливо не только в отношении анатомических особенностей этих насекомых, но и относительно их развития и биологии: достаточно вспомнить превращение различных двукрылых, часто достигающее крайнего ускорения и своего рода совершенства.¹

Весьма примечательны двукрылые своими летательными особенностями; крыловой аппарат их достиг наибольшей специализации на пути к усовершенствованию летательной способности, никогда не принимая на себя

¹ Таковы представители группы Pupipara, семейства Glossinidae и некоторых других; они рожают кукол или совсем зрелых личинок. Личиночное питание этих насекомых, следовательно, осуществляется в теле матери; подобного рода полезнейшее приспособление среди других животных может быть с оговоркой, указано лишь для Mammalia и некоторых других позвоночных. Кроме того, жироорождение (молодых личинок) очень широко распространено в отряде Diptera.

функций покрова. Аптерия у Diptera имеет очень ограниченное распространение по сравнению с другими отрядами. Для двукрылых, как указывает само наименование, характерно присутствие лишь одной передней пары крыльев; задняя пара полностью редуцировалась как летательный орган, создающий тягу или поддержку в полете, превратившись в особые, повидимому, сенсорные образования. Примеры диптеригии довольно многочисленны среди крылатых насекомых, но ни в одной группе не достигают столь широкого распространения и такого полного морфологического выражения, как в отряде Diptera.

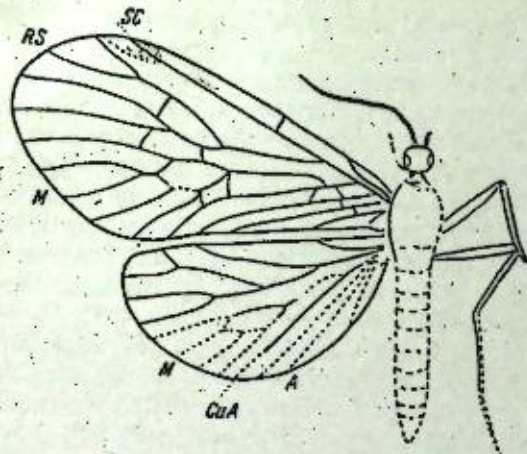


Рис. 97. *Pseudopolycentropus latipennis* Mart. (Paratrachoptera; юра Каратау). Частично реконструированное изображение.

По Мартынову; обозначения обычные.

Потеря двукрыльми задней пары крыльев, повидимому, совершилась очень рано; вероятная исходная группа, от которой могли отделиться предки двукрылых, была очень близка к отряду Paratrachoptera. Представители Paratrachoptera (рис. 97) известны из триасовых и юрских отложений и характерны развитием гетерономии крыльев; их задние

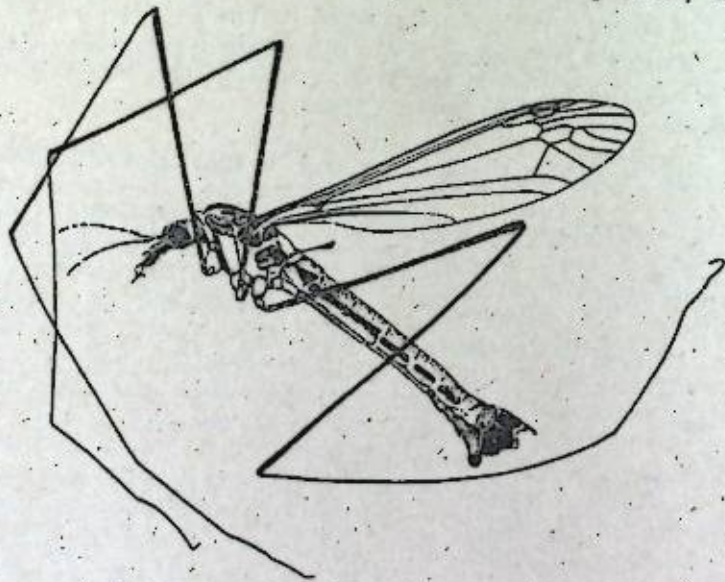


Рис. 98. *Tipula lunata* L. (Tipulidae; Европа).

Увеличено. По Липпнеру.

крылья значительно короче передних. Процесс костализации у этих насекомых еще не получил большого развития, хотя в других отношениях они являлись уже сильно специализированными, что не позволяет видеть в них прямых предков Diptera. Почти одновременно с Paratrachoptera (с нижней юры) существовали и настоящие двукрылые; вероятно, обособление предков Diptera от исходных форм осуществилось на рубеже перми и триаса.

Основным путем эволюции летательного аппарата двукрылых явилось усовершенствование их «двукрылости», осуществлявшееся различными путями.

Исследуя строение крылового аппарата двукрылых, можно отметить в качестве характерного признака этого отряда обособление основной, базальной части крыла в особый, обычно хорошо отграниченный отдел, базаль (basiala). Базаль, «рукоятка», крыла является передаточным механизмом, осуществляющим движение пластинки крыла вследствие сокращения грудных мышц; совершенствование этой в механическом отношении ответственной части крыла проходило различными путями.

Наиболее мало измененные, мало специализированные механически крылья наблюдаются у представителей группы Psychodoidea, у которых совсем отсутствуют явления костализации (рис. 106). У этих двукрылых



Рис. 99. *Nemestrellus abdominalis* Oliv. (Nemestrinidae; Средиземье.) Крыло.

Увеличено. По Зану.

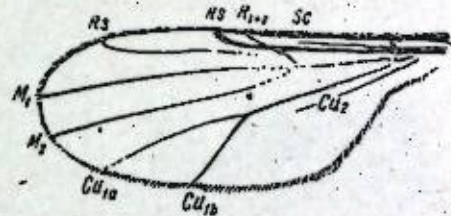


Рис. 100. *Helea* sp. (Heleidae; Голарктика). Крыло.

Сильно увеличено. По Генделю. Обозначения автора.

жилкование мало редуцировано и равномерно распространено по пластинке широкого крыла, которое к тому же имеет и довольно широкое основание. Специализация в строении крыла Psychodoidea заключается в образовании очень эластичной базали, позволяющей ему легко сгибаться, приобретении пластинкой крыла особой заостренной симметричной формы и наличия на крыло чешуек. Кроме этих двукрылых, повидимому, похожий эволюционный путь прошел летательный аппарат группы Musidoroidea, также обладающей некостализованными заостренными крыльями.

У наиболее древних двукрылых, Tipuloidea, известных с нижней юры, крылья испытали характернейшие изменения, отчасти сравнимые с тем, что наблюдается у скорпионниц Vittacidae. Они (рис. 98) удлинились, приобрели вытянуто-эллиптическую форму, умеренно костализовались; базаль очень узкая и состоит из основных частей стволов главных жилок, которые превратились в своеобразные, полутрубчатые образования, обеспечивающие максимальную прочность (рис. 5). Задний край крыла Tipuloidea, с умеренно развитой эластичной перепонкой, лишен жилок; базаль лишена вовсе хетариев. Характерно, кроме того, жилкование, в котором поперечные жилки и разветвления главных жилок резко смещены в дистальную часть крыла. В итоге крыло современных Tipuloidea имеет очень характерную веелообразную форму. Близки по строению крыльев к этим двукрылым и реликтовые группы Ligioreoidea и Pachyneuroidea.

Все остальные ныне живущие двукрылые обладают сложно построенной, широкой базалью, снабженной различными приспособлениями, обеспечивающими выполнение механических задач, стоящих перед этой частью крыла при полетных движениях.

Наиболее архаично, богато жилкование у большинства двукрылых, принадлежащих к группе Rhagioidea и некоторых других, например, Syrphoidea, у которых крылья обнаруживают сравнительно умеренно

развитую костализацию жилкования, распространенного почти по всей пластинке крыла. Базальная часть этих двукрылых обладает своеобразной кривой складкой или крепким отростком, соединяющим основания радиальной и анальной жилок, особого рода щетинками — хетариями, позволяющими расправлять и натягивать заднюю часть базали и пластинки крыла, и, наконец, различными перепончатыми лопастями по заднему краю.



Рис. 101. *Simulium hirtipes* Fries. (Simuliidae; Европа). Увеличено. По Лянднеру.

Такая базальная, повидимому, представляет совершенный аппарат, позволяющий осуществлять сильные движения крыльями. Само крыло обычно сильно удлиненное. Жилкование этих двукрылых подвергается малой редукции (по существу, у таких современных семейств, как Rhagionidae, Therevidae, Asilidae, жилкование не изменилось чуть ли не с юрского времени), и процесс костализации проявляется лишь в укреплении переднего края посредством утолщения костальной, субкостальной и радиальной жилок; всякого рода сдвиги и перемещения жилок не имеют места. У некоторых групп в жилковании сохранились даже весьма древние черты — различные сетчатые структуры (например, Nemestrinidae; рис. 99). Полет этих двукрылых очень быстрый и хорошо управляемый; таковы прекрасные летуны слепни (Tabanidae), жужжала (Bombyliidae), втыри (Asilidae), неместрины (Nemestrinidae).

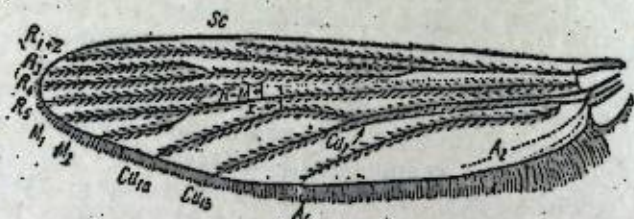


Рис. 102. *Culex pipiens* L. (Culicidae; Палеарктика). Крыло. Сильно увеличено. По Генделю. Обозначения автора.

Большое своеобразие наблюдается в строении базали у группы длинноусых двукрылых Culicoidea, к которой относятся кровососущие комары, мошки и комары-звонцы. У этих двукрылых базальные отделы радиальной, кубитальной и анальной жилок соединены очень крепкой поперечной жилкой, которая резко отграничивает базальную часть от пластинки крыла, укрепляя ее и, повидимому, обеспечивая эластичную гибкость крыла в основании. У части представителей группы Culicoidea, наряду с подобно построенной базалью, наблюдаются хорошо выраженные явления костализации во всей их полноте: таковы Tendipedidae, Heleidae (рис. 100) и в особенности Simuliidae, мошки (рис. 101). У последних крыло несколько укорачивается и очень сильно расширяется в своих задних перепончатых частях. Процесс костализации мало выражен у Culicidae, обладающих зато многочисленными чешуйками, расположенными по жилкам, и длинными, тонкими волосками, в виде гребня покрывающими задний край (рис. 102). Крайние случаи костализации наблюдаются у Heleidae (рис. 100) и некоторых Tendipedidae, у которых

все жилкование редуцируется до толстой короткой жилки (продукта слияния радиальных стволов), расположенной в основной половине переднего края.

Наконец, последняя, наиболее обширная группа двукрылых, к которой относятся разнообразные надсемейства отряда (в том числе и геологически наиболее молодые), характеризуется развитием костализации крыльев, которая иногда достигает своих крайних пределов. Наряду с полным развитием костализации крыльев, у всех этих двукрылых область базали не образует каких бы то ни было поперечных жилок или укрепленных поперечных складок; при этом хетарии (щетинистые зацепки) всегда хорошо развиты на базальных частях радиальной и анальной жилок. К этим двукрылым, с одной стороны, относятся древние надсемейства Bibionoidea,



Рис. 103. *Antichira striata* Rubs. (Itonididae; Европа). Сильно увеличено. По Рюбамену и Генделю. Обозначения обычные.

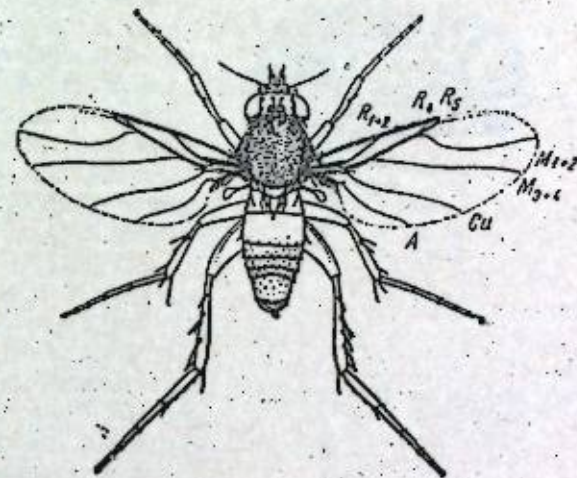


Рис. 104. *Chaetoneurophora calliginosa* [Meig.] (Phoridae; Европа). Сильно увеличено. По Веролу и Генделю. Обозначения обычные.

все жилкование редуцируется до толстой короткой жилки (продукта слияния радиальных стволов), расположенной в основной половине переднего края. Наконец, последняя, наиболее обширная группа двукрылых, к которой относятся разнообразные надсемейства отряда (в том числе и геологически наиболее молодые), характеризуется развитием костализации крыльев, которая иногда достигает своих крайних пределов. Наряду с полным развитием костализации крыльев, у всех этих двукрылых область базали не образует каких бы то ни было поперечных жилок или укрепленных поперечных складок; при этом хетарии (щетинистые зацепки) всегда хорошо развиты на базальных частях радиальной и анальной жилок. К этим двукрылым, с одной стороны, относятся древние надсемейства Bibionoidea, Fungivoroidea и более молодые группы Empidoidea, громадный комплекс Schizophora и своеобразное сем. Phoridae. Сюда же следует причислить по характеру эволюции крыльев и некоторые семейства группы Rhagionidea, как Stratiomyidae, Cyrtidae, у которых вместе с развитием резко выраженной костализации крыльев базальная часть подвергалась сильному укреплению посредством появления поперечных жилок. У всех этих «костализованных» двукрылых имеет место редукция жилкования задних частей крыла; жилки, кроме того, обычно сдвигаются к переднему краю, задний край часто расширяется и образует более или менее крупные перепончатые лопасти. В эту группу двукрылых, как можно легко заметить, входят совсем далекие, не родственные друг другу семейства, у которых конвергентно появились особенности костализации крыльев. Естественно, что пути эволюции этих групп различны. Так, в надсемействе Fungivoroidea костализация выражается в редукции ветвей жилок, их укреплении на переднем крае — явления сдвига и слияния выражены мало, но зато, в связи с малыми размерами насекомых, начинают проявляться черты перокрытости (таковы Itonididae, рис. 103). Крайней стадии костализации, осуществившейся посредством слияния, сдвигов и редукции, достигли Phoridae (рис. 104), представители Rhagionidea (мухи-льви и Stratiomyidae) и некоторые Cyrtidae (рис. 105). Все эти двукрылые, обладающие резко костализованными крыльями, имеют массивное тяжелое

тело. Большинство представителей этой группы двукрылых принадлежит к комплексу Schizophaga и отличается обычно умеренно выраженной костализацией; наиболее обычны процессы сдвига жилок к переднему краю и расширение перепонки заднего края, лишенной жилок. Полет этих двукрылых, повидному, очень совершенен.

Биологические особенности двукрылых необычайно разнообразны — они являются наиболее распространенными насекомыми, населяющими



Рис. 105. *Oncodes gibbosus* L. (Curtidae; Ю. Европа). Длина тела 3—7 мм. По Зану.

все станции. Для наших целей важно отметить основные черты биологии указанных групп двукрылых, охарактеризованных определенными летательными качествами. Psychodoidea — мелкие насекомые с очень ограниченным полетом, имеющим в большей мере свойства перокрылости (рис. 106); личинки живут в гниющих животных, отчасти растительных веществах. Tipuloidea также связаны в своей биологии со станциями обитания их личинок, с влажной почвой или водоемами; полет их слабый и медленный. Большой комплекс семейств Rhagionoidea очень разнообразен биологически. Лучшие летуны, с одной стороны, — кровососы млекопитающих (Tabanidae), с другой — хищники других летающих насекомых (Asilidae), паразиты насекомых (в том числе хорошо летающих Aculeata), питающиеся нектаром цветов, притом на лету (Bombyliidae, Nemestrinidae). Совершенные летные качества, несомненно, давнего происхождения и находятся в полном соответствии с биологическими особенностями этих насекомых. Биология Culicoidea — двукрылых с укрепленной базалью и обычно костализованным крылом — довольно разнообразна. Общие черты этих насекомых — мелкие размеры тела; многие из них кровососы млекопитающих и других животных. Развитие проходит, как правило, в водной среде. Если высокие качества летательного аппарата вполне понятны и полезны кровососам, то недостаточно ясно значение совершенных костализованных крыльев Tendipedidae, личинки которых обитают в водоемах, а взрослые насекомые — афаги, незначительно отлетающие от стадий обитания их личинок. Биология двукрылых с костализованными крыльями и мало укрепленной базалью необычайно разнообразна. Не останавливаясь подробно на описании особенностей различных групп в связи с их летными качествами, стоит все же отметить, что крайние стадии костализации наблюдаются, с одной стороны, у наиболее тяжелых насекомых, повидному, не обладающих особо быстрым полетом (не изучено точно), — таковы Stratiomyidae, Phoridae, Scatopsidae, биология которых не дает указаний на полезность быстрого полета для этих мух; с другой сторо-

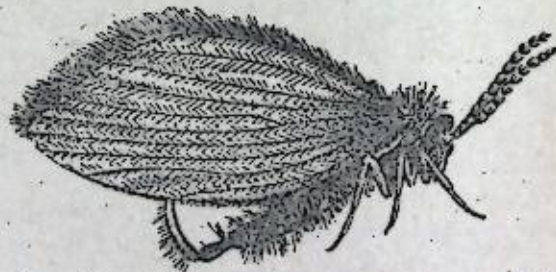


Рис. 106. *Psychoda phalaenoides* L. (Psychodidae; Европа). Сильно увеличено. По Линдперу.

ны, костализованными крыльями обладают быстро летающие паразиты млекопитающих — афаги оводы (Oestroidea) и паразиты жалящих перепончатокрылых — мухи Metopiinae. Высоких степеней костализации достигают крылья Hippoboscidae — мух кровососок, которые, помимо кровососания, характерны явлением живорождения куколок (следовательно, значительным утяжелением тела).

Резюмируя этот краткий обзор путей эволюции крыльев в отряде Diptera, следует отметить главные направления этого процесса. Основным, ныне наиболее распространенным строением крыльев двукрылых является костализация, которая осуществляется довольно полно, правда, достигая крайних своих стадий гораздо реже, чем это наблюдается в отряде перепончатокрылых. При костализации крыльев имеет место усложнение базальной их части, превращающейся в обособленный отдел, базаль.

Довольно большая группа двукрылых — хороших летунов — обладает мало костализованными крыльями, снабженными зато сложно построенной базалью. Наиболее примитивны крылья некоторых Tipuloidea (напр., Petauristidae), не несущие в своей основной части каких-либо особых приспособлений, лишь удлиненные, имеющие «веслообразную» форму. Явления развития перокрылости у двукрылых довольно редки и не типичны.

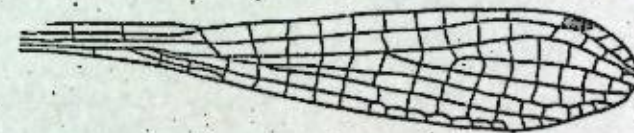


Рис. 107. *Epiplatoneura nehalennia* Will. (Protoneuridae; С. Америка). Переднее крыло. Увеличено. По Мунзу.

16. СТРЕКОЗЫ — Odonata и ВЫМЕРШИЕ ГРУППЫ PROTODONATA и MEGANISOPTERA

Стрекозы — Odonata — по строению крыльев и грудного отдела очень своеобразны, отличаясь от всех остальных насекомых; причины этого заключаются в ином анатомическом устройстве груди стрекоз, в частности — в сильном развитии прямой мускулатуры крыльев (состоящей лишь из одних сильно развитых плевральных мышц), являющейся их главным двигателем, в противоположность другим насекомым, у которых основную роль в полете играют мышцы косвенного действия (см. стр. 29—32).

Строение крыльев стрекоз довольно однообразно и почти не испытало каких-либо крупных изменений с верхнего палеозоя. Уже в перми были представлены те же самые главные типы строения крыльев, которые наблюдаются среди современных групп стрекоз. Для Odonata характерна довольно полно выраженная гомономия крыльев обеих пар; лишь у немногих групп отряда (Anisoptera) наблюдается нарушение гомономии, заключающееся в расширении основных частей задних крыльев. В задачи настоящей статьи не входят обсуждение и изложение сложного вопроса о филогенезе подотрядов стрекоз. Повидному, в истории этого отряда имели место многочисленные случаи конвергенции, повторения в различных филогенетических стволах аналогичных морфологических приспособлений в строении крыльев. Особенно важно отметить рано появившееся у стрекоз обособление своеобразного пути эволюции полета, заключавшегося в образовании гомономных крыльев, снабженных резко суженным основанием, своего

рода рукояткой или базиалью. Такого рода крылья мы видим уже в нижнепермское время у представителей подотряда Protozoptera; современные Zygoptera обладают очень схожими крыльями. Образование суженного основания крыла; узкой базиали, не является единственным механическим приспособлением крыльев Zygoptera; крылья приобретают характерную веслообразную форму, жилкование претерпевает редукцию, в процессе которой не наблюдаются какие-либо сдвиги или перемещения отдельных жилок на пластинке крыла. Костализация крыльев Zygoptera, таким образом, выражена очень слабо и, повидимому, имеет место совсем иной процесс, заключающийся в равномерном укреплении всей пластинки крыла. Так, у наиболее специализированных Coenagrionidae (рис. 107) можно

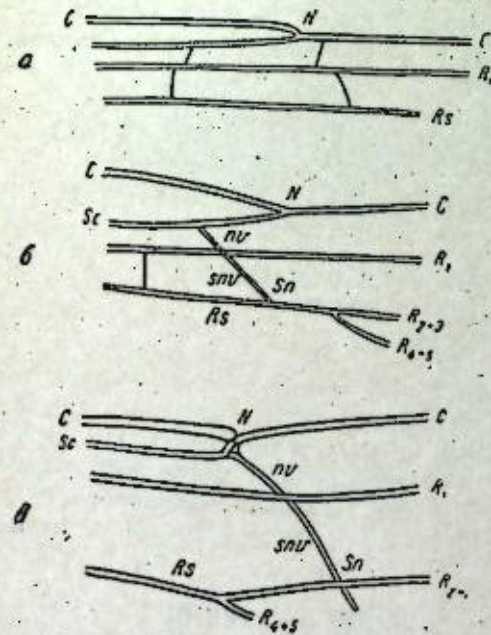


Рис. 108. Строение и образование узелка (nodus) на крыльях стрекоз.

a — *Kennedy mirabilis* Till. (Kennedyidae; н. перм. Сев. Америки); б — *Permian falklandicum* Till. (Permionidae; н. перм.); а — *Hemiphysalis mirabilis* Sel. (Coenagrionidae; Австралия). По Тильеру. Обозначения обычные.

У рассмотренных выше представителей подотряда Zygoptera, обладающих резко выраженными веслообразными крыльями, с узким стебельком (базиалью), узелок довольно хорошо развит; в эволюции этих веслообразных крыльев, в отличие от других стрекоз, можно отметить своеобразное явление, заключающееся в сдвиге области узелка к основанию. Этот процесс проксимального смещения узелка выражен не только у современных Zygoptera, но и у пермских Protozoptera; отличие настоящих Zygoptera от их пермских аналогов заключается в том, что смещение узелка у первых сопровождается сдвигом к основанию крыла также развилки RS (что, вероятно, совершенствует механические качества этого приспособления). В результате этого процесса у веслообразных крыльев область узелка становится частью суженного основания крыльев, дистальной частью базиали.

Повидимому, проксимальный сдвиг узелка происходил самостоятельно в различных группах Zygoptera; об этом свидетельствуют, напри-

заметить образование механически почти симметрично построенных крыльев, у которых задний край мало отличается по степени укрепления от переднего.

Особым характерным процессом в эволюции крыльев стрекоз является образование так называемого узелка (nodus), которое заключается в появлении на месте соединения конца субкостальной и костальной жилок разрыва последней, сопровождаемого особыми поперечными жилками, соединяющими стволы R, Sc и ветви RS (рис. 108). Такого рода специализация жилкования, несомненно, придает особую эластичность и прочность этой зоне крыла, позволяя дистальной части пластинки крыла в полете совершать определенные колебательные движения; осью этих движений служит узелок и его продолжение назад, вся система подузелковых поперечных жилок. Образование узелка очень характерно для всего отряда стрекоз, отличая его от близких, ныне вымерших групп — Meganisoptera и Protodonata.

мер, представители реликтовой неотропической группы Pseudostigmatidae (рис. 109), у которых этот процесс зашел очень далеко, несмотря на присутствие в остальном жилковании признаков сравнительно умеренной специализации.

Крылья у других групп стрекоз не имеют резко суженной базиали; вместе с тем, у громадного большинства этих стрекоз узелок почти никогда не обнаруживает смещения к основанию крыла.¹ Наиболее слабый медленный полет, наряду с малым укреплением крыла, обнаруживают представители надсемейства Agrionoidea (= Calopterygidae). Крылья этих стрекоз широкие, с округленной вершиной; жилкование их очень обильно, без каких бы

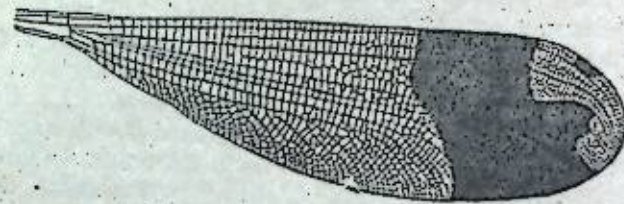


Рис. 109. *Megalopterus coeruleatus* Dr. (Pseudostigmatidae; Ср. Америка). Заднее крыло.

По Мунцу.

то ни было явлений редукции жилок. Особенно своеобразны крылья представителей семейств Polythoridae и Agrionidae, жилкование которых весьма богато и обладает целым рядом древних черт (например, род *Matronoides*, рис. 110). Любопытно, что среди этой группы стрекоз наблю-



Рис. 110. *Matronoides cyanipennis* Foers. (Agrionidae; Борнео). Заднее крыло.

По Мунцу.

даются случаи и наибольшего нарушения гомонимии крыльев — таков *Chalopteryx* (сем. Polythoridae), у которого задние крылья короче и шире передних. Повидимому, можно сравнивать характер крыльев этих стрекоз с явлением ширококрылости (см. ниже), когда имеет место уменьшение нагрузки на единицу поверхности крыльев.

Наиболее сильным и быстрым полетом обладают стрекозы, принадлежащие к подотряду Anisoptera. Крылья этих насекомых всегда велики, имеют широкое основание и хорошо выраженный узелок и подузелковые поперечные жилки; вся узелковая система располагается примерно на середине переднего края крыла, не смещаясь к его основанию. Для этих стрекоз, кроме того, характерно развитие известной гетеронимии, заклю-

¹ Лишь у своеобразного южноамериканского, повидимому, реликтового рода *Thaumatocera* Gsch., представителя, вероятно, совсем особой группы [хотя монограф подотряда Zygoptera Мунца (Munz, 1919) помещает его в подсемейство Megapodaagrionidae], область узелка резко смещена проксимально, при слабом развитии базиали.

чающейся в расширении задних крыльев, особенно их задних и базальных частей, превращающихся в угловатые лопасти. Далеко не у всех представителей этой группы можно наблюдать одинаковое развитие подобных образований на задних крыльях; наибольших размеров эти лопасти достигают в сем. Libellulidae, довольно велики они у Aeschnidae, Petaluridae (рис. 111) и Gomphidae; менее всего развиты задние крылья у некоторых Corduliidae и Libellulidae и, кроме того, у современного представителя реликтовой группы Anisozoptera, рода *Epiophlebia*. Следует отметить, что появление лопастей на задних крыльях обычно связано с полом, достигая большего развития у самок.

Биологически стрекозы характерны своим хищным образом жизни и связью с водоемами, в которых живут их личинки. «Веслокрылые» стрекозы — представители подотряда Zygoptera — отличаются слабым, медленным,



Рис. 111. *Petalura pulcherrima* Till. (Petaluridae; Австралия). Длина тела ок. 90 мм.

По Тилльерду.

порхающим полетом и в большинстве случаев тесно связаны с прибрежной, обычно травянистой растительностью; очень немногие из них сравнительно быстро летают и отделяются от водоемов (например, род *Sutrusna*). Иначе себя ведут различные виды Anisoptera: например, представители семейств Aeschnidae или Gomphidae почти все прекрасные летуны; совершающие далекие перелеты; эти стрекозы являются одними из немногих стадных насекомых, совершающих массовые полеты на далекие расстояния (причина этого явления до сих пор неясна).

Способность к длительному полету Anisoptera подтверждается нахождением в открытом море на

большом расстоянии от берега (несколько сотен километров) некоторых видов стрекоз.

Кратко охарактеризуем особенности эволюции крыльев и полета стрекоз. Существуют три основных типа строения крыльев у представителей этого отряда. Наибольшие морфологические изменения претерпели крылья большинства Protozoptera и Zygoptera, заключавшиеся в выработке своеобразной базали — стебелька — и узких, равномерно укрепленных пластинок крыльев с обедненным жилкованием, так называемых «веслообразных» крыльев; полет этих стрекоз слабый, но хорошо управляемый. Остальные два типа крыльев стрекоз характерны отсутствием узкой базали и сравнительно богатым, нерециркулированным жилкованием. Таковы крылья другой группы Zygoptera, надсемейства Aegionoidea, у которых наблюдается расширение пластинки крыла, ее закругление на вершине, очень богатое жилкование. Механические приспособления для сильного полета выражены очень мало. У некоторых представителей этой группы имеет место даже нарушение гомонимии крыльев, укорочение и расширение задних крыльев, известная тенденция к выработке «ширококрылостной» (см. стр. 137). Наконец, третий тип строения крыльев, принадлежащий лучшим летунам, стрекозам Anisoptera, заключается в образовании длинных крыльев, снабженных довольно богатым жилкованием и хорошо развитой системой узелка и поперечных подузелковых жилок, и обычно расширенных задних крыльях, имеющих широкие анальные лопасти. Сравнительно богатые палеонтологические документы по истории стре-

коз, к сожалению, очень мало освещают пути образования того или иного типа крыльев и полета. Особенности веслообразных крыльев современных Coenagrionoidea мы находим в очень мало отличном виде уже у пермских Protozoptera; отличия жилкования этих двух групп вполне могут трактоваться в качестве особенностей большей механической специализации крыльев у современных Zygoptera по сравнению с Protozoptera. Это касается, по существу, лишь деталей; общий план строения веслообразного крыла остается, по палеонтологическим данным, вполне обособленным. Истории Aegionoidea остается до сих пор неизвестной. Больше всего ископаемых материалов существует по истории последнего типа крыльев стрекоз, типа Anisoptera. Уже в пермское время появились формы, у которых наблюдался хорошо развитый узелок и подузелковые жилки, расположенные на середине переднего края крыла, жилкование которого было богато, причем тенденция к образованию стебелька не обнаруживалась. Эта группа стрекоз, Permianisoptera Мартынова, по существу, предвосхитила более поздний, кайнозойский тип настоящих Anisoptera. В мезозое достигла расцвета группа Anisozoptera; крылья этих стрекоз имеют много общего с Anisoptera, обладая вместе с тем чертами примитивных Zygoptera: узелковая область слабо развита и расположена на середине крыла, гомонимия крыльев мало нарушена. Единственный современный реликтовый представитель этой группы, *Epiophlebia*, очень похож по жилкованию крыльев на виды группы Aegionoidea.

Лишь немногие ископаемые формы стрекоз, по видимому, обособлены по характеру механических особенностей их крыльев, не имея себе аналогов среди современных. Такова группа Protanisoptera Карпентера, в которую входят своеобразные формы с довольно узкими крыльями, снабженными специализованным жилкованием, лишенные узкой базали и, что особенно любопытно, имеющие хорошо развитую систему узелка и подузелковых жилок, которая расположена на переднем крае крыла ближе к вершине, чем к основанию. Кроме того, у этих стрекоз узелковая часть крыла, его вершина, заметно выступает вперед так, что передний край крыла оказывается вогнутым; подобная особенность очень своеобразна и почти больше нигде в пределах отряда Odonata не встречается (если не считать пермских Permianisoptera). Механическое значение загиба вершины крыла вперед неясно. Другая, также своеобразная ископаемая группа (триас и юра), не имеющая аналогов среди стрекоз других фаун, — это подотряд Archizygoptera. По существу, эти стрекозы обладают наиболее просто построенными крыльями, на которых нет вовсе узелка и субкостальная жилка очень укорочена; крылья узкие, с небольшой базалью в виде короткого стебелька. Известны лишь отдельные крылья. Очень возможно, что эти формы (3 рода) окажутся в дальнейшем принадлежащими к отряду Protodonata.

Палеозойские стрекозы — Protodonata и Megalisoptera. Первый отряд еще очень недостаточно известен; к нему относятся три своеобразные рода из верхнего карбона и перми. По видимому, эти формы довольно далеки от основного ствола стрекоз, не обнаруживая с последними действительной близости. Ближе всего они к некоторым вымершим Palaeodictyoptera (см. ниже). Известны они по немногим остаткам крыльев, обладавших богатым жилкованием, своеобразной формой — выпуклым передним краем и умеренно суженным основанием. Какие-либо механические приспособления — узелок, птеростигма или обособленная базаль — отсутствовали вовсе. Высказывать предположение об эволюции и особенностях полета этих насекомых пока преждевременно.

Значительно полнее наши данные по ископаемым верхнекаменноугольным, пермским и нижнеюрским Megalisoptera; к этим стрекозоподобным

насекомым, между прочим, относится и широко известная *Meganeura* — наиболее крупное крылатое насекомое, когда-либо существовавшее на Земле. Известные представители этого отряда распределяются среди двух семейств — сем. *Meganeuridae*, заключающего верхнекаменноугольных *Palalogninae* и *Meganeurinae* и пермских *Turinae*, и сем. *Liadotypidae* из нижней юры Средней Азии. Для *Meganeuridae* характерны очень обильное жилкование, своеобразный волнообразный изгиб жилки *CuP* и некоторое развитие гетерономии, выражающееся в расширении задних крыльев. В крыльях *Meganeuridae* (рис. 112) можно отметить механическую специализацию, заключающуюся в их костализации посредством утолщения и сближения жилок *C*, *SC* и *R*; никаких особых механических приспособлений, кроме изогнутости *CuP* и расширения задних частей крыльев,

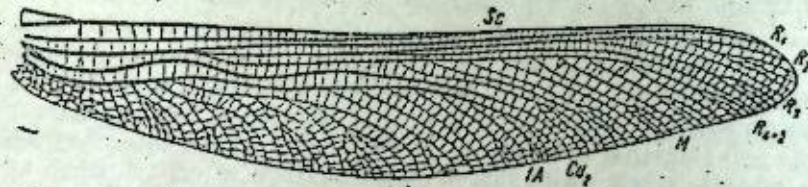


Рис. 112. *Tyrus permianus* Sell. (*Meganisoptera*, ? *Turinae*; н. перм. Сев. Америки). Переднее крыло. По Карпентеру. Обозначения обычные.

заметить нельзя. Наибольшая специализация крыльев в этом отряде имеет место у нижнеюрских *Liadotypidae*, повидимому, потомков пермских *Turinae*. В крыле единственно известного представителя этой группы, рода *Liadotypus*, наблюдается образование, аналогичное подузелку настоящих стрекоз, состоящее из крепких, косо расположенных жилок между *SC*, *R* и *RS*; такого рода «подузелок», вполне самостоятельно возникший у последнего потомка палеозойской группы *Meganisoptera*, дожившего до юрского времени, несомненно, имеет определенное полезное механическое значение, обусловившее переживание этого реликта палеозойской фауны.

Кратко общий путь эволюции крыльев *Meganisoptera* рисуется так: основным направлением эволюционных изменений крыла этих стрекозоподобных насекомых явились его резкое удлинение и равномерное укрепление всего переднего края, наряду с образованием широкой эластичной перепонки заднего края, укрепленной многочисленными анальными жилками. Лишь у одной ветви группы, притом наиболее долго существовавшей, появилось особое механическое приспособление в базальной трети крыла, аналогичное узелковой системе настоящих стрекоз.

17. ПАЛЕОЗОЙСКИЕ PALAEODICTYOPTERA, MEGASECORTERA И PROTONYMEOPTERA

Палеодиктиоптеры — *Palaeodictyoptera*. Эта большая группа древних насекомых, почти исключительно верхнекаменноугольных, лишь в числе немногих представителей дожила до пермского времени. Строение крыльев представителей *Palaeodictyoptera* было мало специализовано, жилкование не обладало какими-либо механическими приспособлениями. Следует отметить лишь довольно ярко выраженный процесс костализации, который осуществился путем образования более или менее прямого переднего края, укрепленного сближенными костальной, субкостальной и радиальной жилками. Крылья многих наиболее примитивных *Palaeodictyoptera* обладали очень характерной особенностью, отличающей

их от большинства других насекомых и заключающейся в первичном отсутствии поперечных жилок; жилкование таких *Palaeodictyoptera* состояло из хорошо развитой системы продольных жилок, между которыми перепонка крыла была снабжена густой сетью мелких, неправильной формы ячеек, так называемым архедиктием (*archaedictyon*), несомненно, первичной основой, из которой в дальнейшем формировались настоящие, более крепкие поперечные жилки. Другой, не менее своеобразной примитивной чертой в строении этих насекомых являлось присутствие коротких, но отчлененных переднегрудных крыльев, снабженных простым радиальным жилкованием. Такого рода крылья имели представители семейств *Dictyoneuridae* (рис. 113), *Megaptilidae*, *Hypermegethidae* и других, близких им. Механическая



Рис. 113. *Stenodictya lobata* Brongn. (*Palaeodictyoptera*, *Dictyoneuridae*; карбон 3. Европы). Реконструкция Гандлирша.

специализация этих форм заключалась в удлинении крыльев, часто довольно узких, притом явно костализованных, снабженных прямым передним краем и выпуклым задним. Следует отметить крупные размеры этих форм; длина крыльев у некоторых видов достигала почти 200 мм, что, конечно, также является показателем специализации.

Среди других групп *Palaeodictyoptera* наблюдалось исчезновение на крыльях древней мелкоячеистой сети, архедиктия, превращение ее в систему прямых поперечных жилок, сперва очень многочисленных и густо расположенных, потом более редких. Наряду с механическим усовершенствованием жилкования имело место изменение форм крыльев, приобретавших заостренную вершину и своеобразно изогнутый передний край. Переднегрудные крылья сокращались в размерах, упрощались в своем жилковании или даже вовсе редуцировались. Таковы *Lithomantidae* и близкие к ним, особенно, группа семейств, близких к *Spilapteridae* (рис. 114).¹ Некоторые *Palaeodictyoptera* обладали своеобразной формой крыльев, свидетельствующей об особом рода аэродинамической специализации. Так, у сем. *Breyeriidae* (рис. 115) крылья были резко расширены в основной половине и сужены на конце, будучи при этом хорошо костализованными; такого рода форма крыльев напоминает совершенных летунов, например различных *Sphingidae* или других современных насекомых, обла-

¹ К этому семейству принадлежат немногие, наиболее поздние представители отряда *Palaeodictyoptera*, дожившие до пермского времени.

дающих дигтеригизованными крыльями. Строение жилкования у *Breyeriidae*, однако, не редуцированное; форма тела до сих пор остается неизвестной. Другого рода своеобразная специализация крыльев имела место у представителей сем. *Nomiopteridae* и заключалась в появлении правильной сети поперечных жилок и особых бугорков на перепонке большинства ячеек; природа этих бугорков неясна и, возможно, имеет отношение к сенсорной функции (это предположение, впрочем, голословно). Наконец, последняя группа *Palaeodictyoptera*, которая известна лишь по одной форме, принадлежащей к семейству *Eubleptidae*, характерна наибольшей степенью редукции жилкования среди всего отряда. Это насекомое (рис. 116) обладало длинным, по видимому, гибким телом, с длинными церками, крупными, выступающими глазами и парой гомономных, небольших костализованных крыльев, снабженных сравнительно редуцированным жилкованием с умеренным числом поперечных жилок; крылья узкие, с тупой, закругленной вершиной.

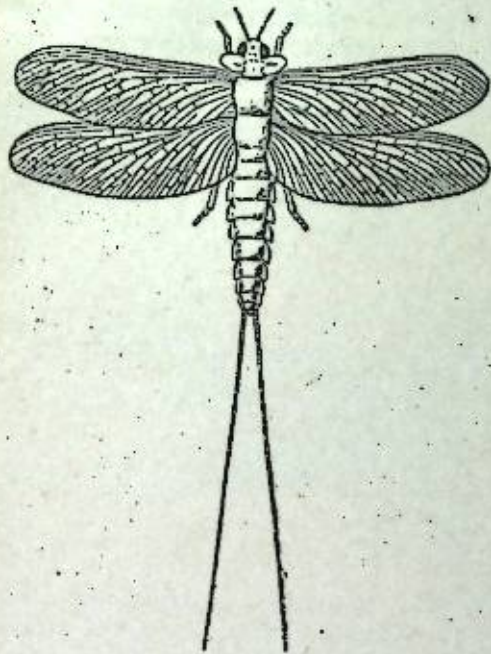


Рис. 114. *Homaloneyrina bonnieri* Brongn. (*Palaeodictyoptera*, *Spilapteridae*; в. карбон 3. Европы).

Реконструкция Гандлирша.

Резюмируя существующие данные о строении крыльев *Palaeodictyoptera*, можно сказать очень немногое о путях эволюции этих органов и самой функции полета. По видимому, главным (если не единственным) путем эволюции крыльев *Palaeodictyoptera* явилось образование гомономных, длинных крыльев, осуществлявших полет, похожий на таковой у со-

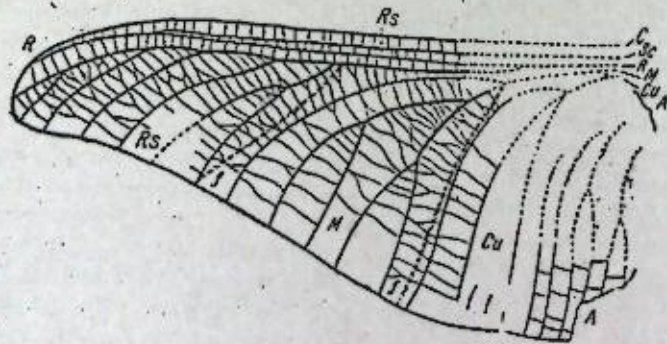


Рис. 115. *Breyeria borinensis* Bor. (*Palaeodictyoptera*, *Breyeriidae*; в. карбон Бельгии). Крыло.

Увеличено. По Гандлиршу. Обозначения обычные.

временных стрекоз. Обе пары крыльев, вероятно, оставались автономными в своих движениях; механическая специализация заключалась лишь в совершенствовании архедиктия, превращении его в систему поперечных жилок, далее в укреплении переднего края крыла путем сокращения костального и субкостального поля и его выпрямлении и, наконец, в очень

умеренном расширении задних крыльев. Лишь у немногих форм наблюдалась редукция поперечных жилок. Существовавшие другие типы строения крыльев очень мало известны, хотя и представляют большой интерес; такова группа *Breyeriidae*, у которой крылья приобрели совершенную форму, напоминающую развитие двукрылости позднейших насекомых.

Представители *Palaeodictyoptera*, обладавшие редуцированным жилкованием — сокращенным числом поперечных жилок, обнаруживают связи с другим вымершим отрядом палеозойских насекомых, именно с группой *Megaseoptera*, к рассмотрению которой мы переходим.

Мегасекоптеры — Megaseoptera. Этот сравнительно небольшой отряд почти исключительно верхнекаменноугольных насекомых обладал очень своеобразно построенными крыльями. Для *Megaseoptera* характерно сужение оснований обеих пар крыльев, в связи с чем имела место сильная редукция жилкования, особенно апальных жилок. Кроме того, наблюдалась очень хорошо выраженная костализация: передний край крыла был укреплен крепкими, прямыми, близко сдвинутыми жилками (C, Sc и R), в задний край впадали расходящиеся жилки RS, M, CM. Сама форма крыла очень характерна прямым передним краем и угловатой вершиной. Первичная сеть, архедиктий, у *Megaseoptera* полностью отсутствует, превратившись в крепкие поперечные жилки; количество поперечных жилок и их положение у наиболее специализованных представителей отряда (например, сем. *Mischopteridae*; рис. 117) очень характерны. Эти жилки располагаются одна против другой, образуя своего рода «поперечные продольные» жилки, перекрывающие настоящие продольные жилки, образуя, таким образом, своеобразную, вероятно, механически очень полезную систему жилкования. Тело, снабженное двумя длинными церками, по сравнению с большими крыльями невелико. Сравнивая различных представителей *Megaseoptera*, с ясностью можно заметить процесс образования описанных своеобразных специализованных крыльев: от *Brodidae* (рис. 118), обладавших довольно мало измененными, по сравнению

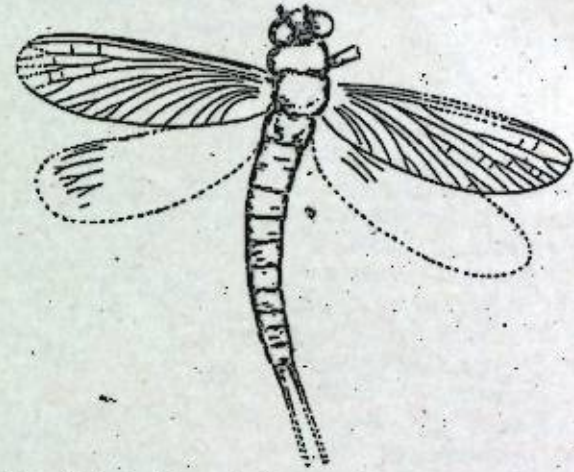


Рис. 116. *Eubleptus danielsi* Handl. (*Palaeodictyoptera*, *Eubleptidae*; в. карбон С. Америки).

Увеличено. По Гандлиршу.

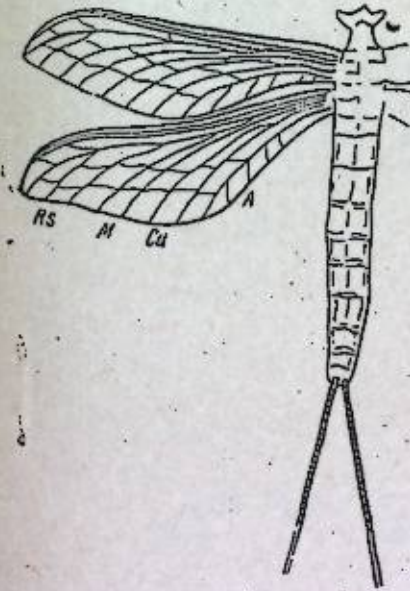


Рис. 117. *Psilothorax longicauda* Brongn. (*Megaseoptera*; в. карбон Франции).

По Гандлиршу. Обозначения обычные.

Рис. 118) (рис. 118), обладавших довольно мало измененными, по сравнению

с Palaeodictyoptera, крыльями, через такие формы, как Corydaloididae (рис. 119), к наиболее специализированным Mischopteridae. О характере самого полета Megaseoptera возможно лишь высказывать предположения; среди ныне живущих групп совсем нет форм, похожих по строению крыльев на этих вымерших каменноугольных насекомых; вероятно, наибольшее сходство полет Megaseoptera имел с полетом стрекоз — Zygoptera (см. стр. 107).

Протогименоптеры — Protohymenoptera. Представители этой также вымершей группы палеозойских насекомых жили в пермское время и известны по остаткам, найденным в пермских отложениях Европейской части СССР и Северной Америки. Эти насекомые, несомненно, близко родственны отряду Megaseoptera, отличаясь от них некоторыми особенностями жилкования (мало обособленными жилками R и RS), которые все же не позволяют их считать непосредственными потомками последних. Рассматривая строение крыльев Protohymenoptera, с легкостью можно отметить то же самое направление специализации, кото-

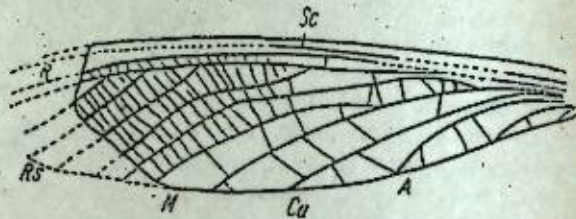


Рис. 118. *Brodia priscotineta* Scudd. (Megaseoptera; в. карбон С. Америки). Крыло. Увеличено. По Снадеру из Гандларша.

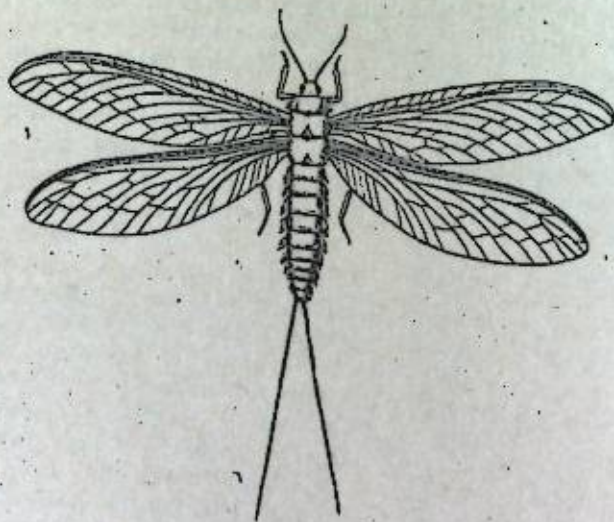


Рис. 119. *Corydaloides scudderi* Brongn. (Megaseoptera; в. карбон Франции). Реконструкция Гандларша.

рое имело место у Megaseoptera. История ствола Protohymenoptera повторяет примерно тот же путь эволюции крыльев. Наиболее примитивные, мало механически специализированные формы, как сем. Eohymenidae (рис. 120), связывают этот отряд с исходными формами, близкими к предкам Megaseoptera. В дальнейшем проходило механическое совершенствование крыльев, заключавшееся в костализации, постепенной редукции жилкования, сужении основания; таковы Aspidohymenidae, Vardohymenidae, далее Protohymenidae. Крайних стадий этот процесс достиг в группах Asthenohymenidae

(рис. 121), Scythohymenidae и Kulojidae (рис. 122); у этих насекомых наблюдалась наибольшая костализация крыльев, которая вообще когда-либо существовала среди группы древнекрылых, Palaeoptera. Число поперечных жилок сокращается на всем крыле до 1—2 или даже они вовсе исчезают; основные жилки также очень редуцируются — остаются, например, лишь 2 ветви RS, жилки MA и MP становятся простыми, лишенными ветвей. Особо примечательно строение крыльев сем. Kulojidae (от которых, к сожалению, не сохранилось никаких остатков тела); эти представители Protohymenoptera, по существу, обособлены от всех других, имея, наряду с крайне редуцированным жилкованием, довольно короткие крылья, притупленные на конце. Общая форма крыльев Kulojidae заставляет предполагать совсем иной путь эволюции этой группы: большая относительно поверхность крыльев, наряду с высокой механической их специализацией, была бы объяснима в случае развития явления двукрылости, т. е. редукции задней пары; отсутствие более полных остатков представителей Kulojidae, к сожалению, делает это предположение, в общем вероятное, голословным. Другого рода механическая специализация имела место в эволю-

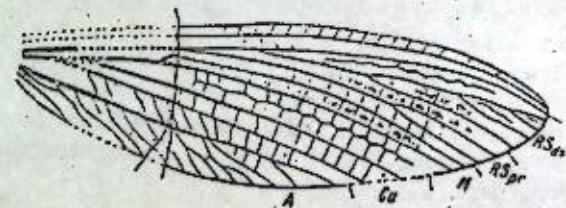


Рис. 120. *Eohymen maculipennis* Mart. (Protohymenoptera, Eohymenidae; пермь Приуралья). Крыло.

Увеличено. По Мартынову. Обозначения обычные.

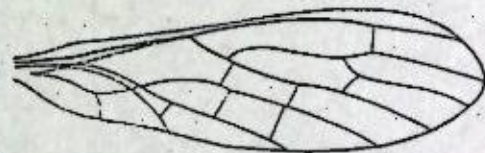


Рис. 121. *Asthenohymen dunbari* Till. (Protohymenoptera, Asthenohymenidae; в. пермь С. Америки). Крыло.

Увеличено. По Карпентеру.

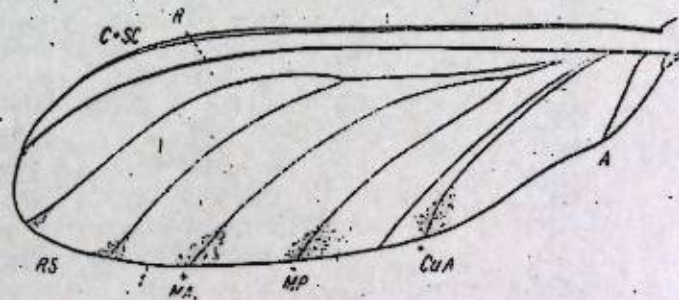


Рис. 122. *Kuloja paurovenosa* Mart. (Protohymenoptera, Kulojidae; пермь Архангельской обл.). Крыло.

Увеличено. По Мартынову. Обозначения обычные.

ции сем. Asthenohymenidae, также одной из наиболее поздних ветвей Protohymenidae, достигшей крайних степеней редукции жилкования. Эти Protohymenoptera приобрели, повидимому, способность складывать крылья вдоль брюшка, отводить их в покое назад, кладя передние крылья на задние. Подобное приспособление, несомненно, сыграло полезную роль в биологии этих насекомых; следует вспомнить, что положение крыльев в покое характеризует две основные группы крылатых насекомых, Palaeo-

ptera и Neoptera, отражая вместе с тем и биологические особенности тех и других насекомых (см. ниже, стр. 122).

Говоря о характере полета представителей Protohymenoptera, мы можем предполагать сходство его с полетом Megaseoptera и вместе с тем со стрекозами — Zygoptera; следует лишь помнить, что судить о полете этих насекомых все же очень затруднительно, так как в современной фауне совсем отсутствуют подобные насекомые с гомономными, но резко костализованными крыльями. Полет этих насекомых был вероятно слабый, но хорошо управляемый. Трудно что-либо решить в отношении типа полета Kulojidae; крылья этих насекомых заставляют предполагать значительно более сильный, пропенлирующий полет, чем они, вероятно, резко отличались от всех других представителей этого отряда.

18. ПОДЕНКИ — ЕРНЕМЕРОПТЕРА И ПЕРМСКИЕ АРСНОДОНАТА

Оба эти отряда древнекрылых насекомых (Palaeoptera) рассматриваются вместе далеко не случайно. Их объединяет характерный путь эволюции летательного аппарата, который осуществился по типу двукрылости, т. е. путем образования одной пары функционирующих крыльев. Такого рода специализация крыльев в группе Palaeoptera стоит совсем особняком; все другие известные отряды этой группы в своей эволюции сохраняли в основном гомономию крыльев и выработали свои особые типы полета. Явление двукрылости имеет широкое распространение среди различнейших отрядов Neoptera и, по видимому, является наиболее совершенным, с механической и морфологической стороны, устройством летательного аппарата насекомого.



Рис. 123. *Protereisma permianum* Sell. (Ephemeroptera; Protereismatidae; п. перм. С. Америки).
Реконструкция Карпентера.

Поденки — Ephemeroptera. Этот отряд является, наряду со стрекозами и тараканами, одним из наиболее древних среди ныне живущих насекомых. Рассматривая эволюцию крыльев поденок, следует сразу же отметить отличия современных, вернее, кайнозойских, поденок от палеозойских. Известные палеозойские поденки (группы Proterphemeroidea и Permiplecoptera; рис. 123) обладали гомономными крыльями с довольно богатым жилкованием (правда, имевшим уже характерные черты, присущие этому отряду), с точки зрения их механизмов, по существу, мало отличавшимися от крыльев каких-либо специализированных Palaeodictyoptera или примитивных Megaseoptera. Поденки мезозоя недостаточно известны; с одной стороны, известна группа, сохранившая первичную гомономию крыльев, — таковы Meserphemeridae, с другой — появились поденки (Paederphemeridae), у которых задние

крылья претерпели резкую редукцию, сильно уменьшившись в размерах по сравнению с передними. Кайнозойские поденки уже все обладают резкой гетерономией крыльев, иногда достигающей крайних пределов, вплоть до полной редукции задних. Рассматривая особенности строения крыльев современных поденок, можно отметить два главных типа их эволюции. Большинство известных семейств обладает резко гетерономными крыльями; задние крылья всегда не более половины передних, обычно

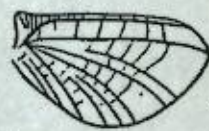
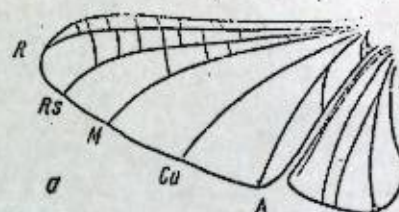
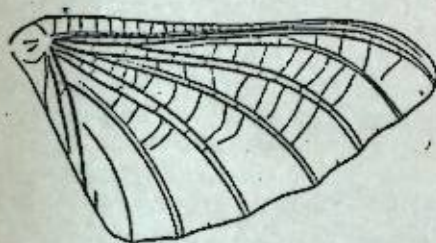


Рис. 124. *Behningia ulmeri* Lest. (Behningiidae; Палеарктика).
Крылья.

Увеличено. По Черновой.

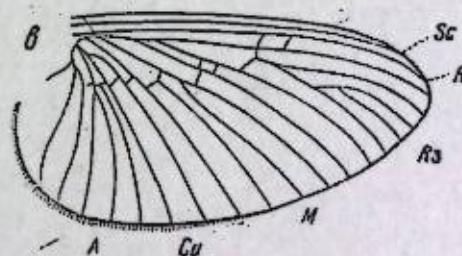
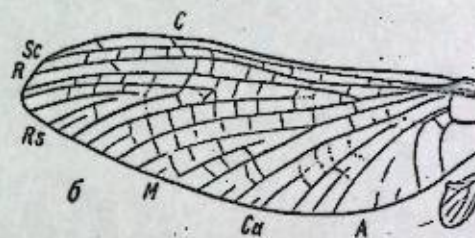


Рис. 125. Крылья поденок.

а — *Oligoneuriella rhenana* Imh. (Oligoneuriidae; Палеарктика); б — *Felogonodes tristis* Eat. (Leptophlebiidae; Африка); в — *Ordella horaria* L. (Brachycercidae; Палеарктика). Увеличено. По Гаддлеру. Обозначения обычные.

около одной трети их длины, и снабжены богатым жилкованием. Такое строение крыльев характерно для семейств Ephemeridae, Siphonuridae, Neptageniidae и Baetiscidae, являясь наиболее примитивным. У других групп эволюция крыльев протекала двумя путями — с одной стороны, жилкование претерпевало редукцию, с другой — проходило дальнейшее сокращение размеров задних крыльев, вплоть до их полного исчезновения. Первый путь наблюдается в группах Palingeniidae, Behningiidae (рис. 124) и Oligoneuriidae (рис. 125); у этих поденок различные продольные жилки начинают попарно сближаться и в дальнейшем сливаться, в результате чего общее число жилок резко сокращается и крылья приобретают характерный веерообразный вид (Oligoneuriidae). Второго рода изменения наблюдаются в семействах Leptophlebiidae, Baetidae и Brachycercidae; задние крылья постепенно уменьшаются в размерах, жилкование их сокращается и, наконец, они вовсе исчезают (*Cloëon* и близкие роды из Baetidae, *Ordella* и *Brachycercus* из Brachycercidae; рис. 125, б, в); жилкование передних крыльев претерпевает незначительные изменения, заключающиеся в уменьшении количества поперечных жилок. Наибольшие изменения испытали поденки из сем. Brachycercidae; помимо утери задних крыльев, передние лишились поперечных жилок, расширились

в своей задней части и, что особенно важно, в строении тела появились полезные в аэродинамическом отношении приспособления — переднегрудь сильно сократилась в размерах, вследствие чего передний конец тела стал более тупым и утолщенным.

Резюмируя данные по эволюции крыльев поденок, с определенностью можно говорить о выработке в этом отряде древнекрылых насекомых явления двукрылости. Особенности биологии поденок — краткий срок жизни крылатого насекомого, его афагия и отсутствие необходимости со-

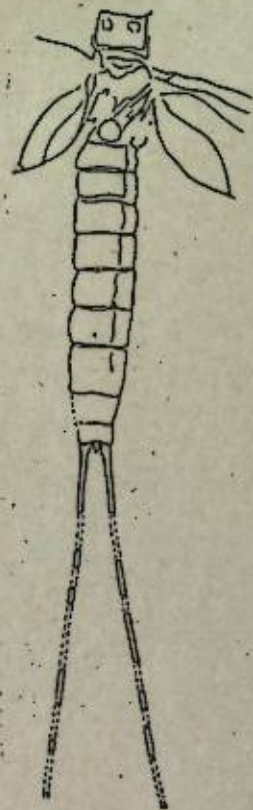


Рис. 126. *Permothemia caudata* Rohd. (Archodonata; пермь Приуралья). Остатки тела, хорошо заметна простая переднеспинка и сложный отдел груди, несущий одну пару крыльев.

вершать далекие и длительные полеты в целях размножения (для откладки яиц), — по видимому, могут удовлетворительно объяснить отсутствие в этом отряде случаев далеко зашедшей костализации крыльев, слабый полет; несмотря на крайние стадии двукрылости, у поденок не развились настоящие костализованные крылья, полет их не стал сильным и совершенным. Сам процесс развития двукрылости у поденок, по видимому, возник в начале мезозоя; это новое полезное приобретение, наряду с широчайшей экологической специализацией и дифференциацией личинок (занивших самые разнообразные станции, от холодных горных ручьев до тропических стоячих водоемов), несомненно, позволило этому древнему отряду значительно пережить своих ближайших палеозойских родственников.

Арходонаты — Archodonata. Эта небольшая, еще очень недостаточно известная ископаемая палеозойская группа Palaeoptera достигла крайних стадий двукрылости еще в пермское время, по видимому, впервые в истории крылатых насекомых. До последнего времени были известны лишь отпечатки отдельных крыльев Archodonata; находка остатков целого тела представителя этого отряда в нижнепермских отложениях по реке Сылве сразу же пролила свет на строение грудного отдела этих своеобразных насекомых. Найденные остатки состояли из груди, брюшка и пары крыльев (рис. 126, 127); брюшко вполне сравнимо по форме с современными поденками, например Baetidae, и так же, как у этих насекомых, несло пару длинных церков; грудь состояла из отдела, несшего пару крыльев и лежащего впереди меньшего — переднегруды. Отдел груди, несший крылья, был, несомненно, продуктом слияния средне- и заднегруды. Задние крылья, следовательно, у этого

представителя Archodonata (*Permothemia caudata* Rohd.; рис. 127) нацело отсутствовали. Строение крыльев своеобразно, сочетая в жилковании черты самых разнообразных Palaeoptera, таких, как, например, Palaeodictyoptera, Megaseoptera, поденок и даже Odonata; костализация была выражена, но далеко не достигала крайних степеней, поперечные жилки почти вовсе отсутствовали, имелась хорошо обособленная птеростигма, продольные жилки были многочисленны. Характер полета этих своеобразных насекомых, вероятно, был очень близок к полету поденок; судить о биологических особенностях Archodonata мы совсем не можем, равно как у нас нет данных и о филогенезе этой замечательной группы.



Рис. 127. *Permothemia caudata* Rohd. (Archodonata); пермские отложения по р. Сылве близ дер. Чекарда, Молотовской обл. ПМШ, № 11/168. Увеличено в 6 раз (ориг.).

IV. ТИПЫ ЛЕТАТЕЛЬНЫХ АППАРАТОВ НАСЕКОМЫХ И ПУТИ ИХ ЭВОЛЮЦИИ]

[1. ОБЩИЕ ЗАМЕЧАНИЯ]

В предыдущей главе был проведен краткий обзор особенностей эволюции крыльев и других летательных органов в отрядах насекомых. Несмотря на поверхностное и беглое рассмотрение, этот обзор все же позволил в общих чертах обрисовать главные черты и характер этого процесса в отдельных группах. С очевидностью выяснилась весьма различная степень дифференциации крыльев в разных отрядах. Так, во многих отрядах наблюдается сравнительно однородное, монотонное развитие лишь одного типа; резкие отклонения, проявление каких-либо своеобразных черт в строении крыльев в этих группах имеют место лишь как редкие исключения, таковы: Blattoidea, Orthoptera, Saltatoria, Heteroptera, Coleoptera, Diptera и некоторые другие отряды. Ряд иных групп насекомых, наоборот, обнаруживает многообразие в строении летательных приспособлений, таковы: Odonata, Homoptera, Hymenoptera, Lepidoptera. В этих отрядах имеет место развитие нескольких типов летательных аппаратов, каждый из которых широко распространен и дифференцирован. Такого рода особенности различных отрядов, несомненно, являются следствием определенных путей их эволюции и, в частности, того или иного значения полета в биологии этих насекомых. Рассмотрение этих вопросов может быть проведено в рамках настоящей работы лишь частично и в известной мере односторонне: избранный масштаб всего исследования, охватившего весь громадный класс крылатых насекомых, заставляет меня ограничиться лишь точной констатацией форм летательных аппаратов, их типов и подтипов. Детальный и подробный разбор становления и истории каждого типа или подтипа, несомненно, должен быть предметом особых специальных исследований, посвященных полному освещению путей эволюции различных групп или отрядов класса. Широкий, комплексный анализ всех особенностей каждой определенной группы выяснит причины осуществления тех или иных путей их эволюции и объяснит значение в этом процессе крыловых органов гораздо точнее, чем это сделано в настоящем исследовании.

Целью настоящего исследования является выяснение судеб одной определенной функции насекомых — полета и органов, ее осуществляющих, — крыльев; поэтому в ряде случаев, когда летательные способности играли подчиненную роль в биологии животных, соображения об эволюции таких групп носят, очевидно, предварительный характер.

2. СХЕМЫ КЛАССИФИКАЦИИ ТИПОВ ПОЛЕТА НАСЕКОМЫХ, ПРЕДЛОЖЕННЫЕ НЕКОТОРЫМИ ИССЛЕДОВАТЕЛЯМИ

Существование различных типов полета у насекомых было очевидно давно — это нашло свое отражение в попытках классификации полета

насекомых, предлагавшихся некоторыми авторами. Таковы, например, схемы, предложенные Фоссом (Voss, 1904, 1913). Этот автор, изучая подробно строение грудного отдела и крыльев домашнего сверчка, использовал в дальнейшем все существовавшие в его время литературные данные по другим насекомым и дал первоначально (1904) в виде родословного древа характеристику крыльев насекомых, расположив их в три большие группы: первую, псходную, гипотетическую и две реально существующие — группу насекомых с нескладчатыми крыльями и с редуцированными продольными дорзальными мышцами (стрекозы) и группу насекомых со складчатыми крыльями и хорошо развитыми продольными мышцами (все остальные насекомые). В дальнейшем (1913) Фосс уточнил свою схему, распределив насекомых среди трех типов крыльев.

I. Прямокрылый тип (= «Orthopteryntyp») — низший тип, для которого характерно равномерное развитие непосредственно действующих и косвенно действующих мышц и большее или меньшее объединение (функционально и анатомически) крыльев обеих пар — сюда отнесены в качестве «примерных групп» (= Modellgruppen) следующие отряды:

1. Orthoptera Saltatoria, Plecoptera, Embidaria, Corrodentia.
2. Dermaptera.
3. Rhynchota, Coleoptera, Strepsiptera.
4. Neuroptera, Ephemeroptera, Trichoptera.

II. Стрекозкрылый тип (= «Odonatentyp»), для которого характерно резкое увеличение числа жилкок, самостоятельное функционирование передней и задней пары крыльев и исключительное развитие мышц непосредственного действия. Сюда принадлежат одни стрекозы.

III. Перепопчатокрылый тип (= «Hymenopteryntyp») — высший тип, для которого характерно полное кинематическое единство обеих пар крыльев, причем задняя пара часто вообще редуцируется; мышцы непосредственного действия редуцируются. Сюда отнесены в качестве «примерных групп» три отряда:

1. Lepidoptera.
2. Hymenoptera.
3. Diptera.

Я не считаю нужным приводить подробный разбор и критику построений Фосса: при современном уровне знаний нас, конечно, не может удовлетворить столь общая, весьма мало детализованная схема. Основным недостатком этой классификации является недоучет действительного многообразия крыльев в главных, наиболее дифференцированных отрядах насекомых; исследуя изменения функции полета и полетных органов, крыльев, нельзя оперировать отдельными отрядами в целом, как это делал Фосс. С другой стороны, механическая специализация крыльев вообще не учитывается Фоссом; вследствие этого его первый «прямокрылый» тип оказался смесью различнейших, мало схожих друг с другом форм крыльев. Положительное значение схемы Фосса заключается в правильном выделении «перепопчатокрылого» типа, соответствующего действительно «высшему» типу летательных приспособлений, названному нами диптеригией, или двукрыльностью.

Существуют попытки классификации полета насекомых, основанные на характере движений их крыльев в полете; такова схема Пюттера (Pütter, 1912), в которой автор различает три группы. Первая группа — «машущих летунов» (= Schwingerflieger), для которой характерны движения крыльев вверх и вниз; эта группа подразделяется на «гребных летунов» (= Ruderflieger); сюда относятся, например, бабочки-шелкопряды, и на «вибрационных летунов» (= Schwirflieger); сюда отнесены бабочки-бражники. Вторая группа, «винтовых летунов» (= Schraubenflieger), характеризуется тем, что крылья этих насекомых описывают винтовые движения,

являясь сильными пропеллерами; сюда Пюттер относит пчел, ос и мух. Третий тип — «пропеллирующий полет» (= Drachenflieger) — характеризуется превращением передней пары в несущие поверхности, аналогичные плоскостям самолета, и выполнением задней парой функции пропеллеров, создающих тягу; сюда отнесены саранчевые, сверчки, жуки.

Эта схема Пюттера еще менее может претендовать на полноту и законченность по сравнению с классификацией Фосса; основным недостатком является крайняя отрывочность и недостаточность материала, наряду с малой обоснованностью отдельных типов полета: строгие и точные определения этих «типов» полета по существу отсутствуют вовсе.

В заключение здесь уместно упомянуть о попытке классификации летательных особенностей насекомых, сделанной Б. Н. Шванвичем (1948) в его исследованиях по эволюции Pterygota. Совершенно правильно считая развитие полета одним из главнейших ведущих моментов в эволюции насекомых, Шванвич, однако, ограничивается лишь наброском сугубо искусственной классификационной схемы, основанной на строении лишь одного мышечного аппарата груди. Не обсуждая существа построений автора, мы должны отметить, что обособление стрекоз в особую группу «прямомышечных» насекомых (= Orthomyaria) от остальных, «поперечномышечных» (= Chiastomyaria), и деление последних на «переднемоторных» (= Anteromotoria), куда включаются поденки, хоботные, сеноеды, трипсы, вши, перепопчатокрылые и все мекоптероидные отряды) и «заднемоторных» (= Posteromotoria, куда включены жуки, вееркрылые и прямокрылые в широком смысле) повторяют известную схему Фосса, лишь незначительно ее улучшая. К сожалению, не делается никакой попытки к функциональному, чисто биологическому объяснению значения явлений «передне-» и «заднемоторности», равно как не учитывается многообразие внутри отдельных отрядов, не говоря уже об отсутствии анализа особенностей основного органа полета — самого крыла.

3. ОСНОВНЫЕ ПРЕДПОСЫЛКИ ДЛЯ УСТАНОВЛЕНИЯ ТОЧНОЙ КЛАССИФИКАЦИИ ТИПОВ ЛЕТАТЕЛЬНЫХ АППАРАТОВ И ПОЛЕТА НАСЕКОМЫХ

Составляя обзор различных типов летательных органов, пытаясь классифицировать существующие видоизменения строения тела и крыльев, мы должны с полной ясностью определить те особенности, которые характеризуют тот или иной тип. Очевидно, что тип должен быть охарактеризован двояко: с одной стороны, на основе учета его функциональных особенностей и с другой — на основе морфологии всего летательного аппарата тела насекомого. Намечается, следовательно, примерно такая схема характеристики типа.

Функциональные особенности

1. Характеристика летательного аппарата в целом; участие в процессе полета крыльев обеих пар.
2. Скорость полета, частота взмахов крыльев.
3. Управляемость в полете.
4. Размеры нагрузки на единицу поверхности крыльев.
5. Длительность и значение полета в биологии насекомого.

Морфологические особенности

1. Отношение обеих пар крыльев друг к другу; строение скелета груди.
2. Строение мышечного аппарата груди, управляющего движениями крыльев.
3. Форма и строение крыльев.

4. Особенности жилкования: его специализация и степень и характер механической приспособленности.

5. Форма тела, его абсолютная величина, относительные размеры крыльев и тела.

Оценивая различные формы крыльев насекомых, учитывая их особенности по указанной схеме, возможно с достаточной достоверностью установить реально существующие типы летательных аппаратов. Следует сказать, что практически до сих пор нет возможности достаточно подробно охарактеризовать самый процесс полета, дать классификацию полета, аналогичную тем, которые даются (до сих пор, правда, мало успешно) различными исследователями-механиками. Основой для моей классификации является строение крыльев и грудного отдела тела, по которому возможно судить и о функции — полете; такое положение дела, на мой взгляд, является вполне уместным: только таким образом можно соблюсти достаточную точность выводов и получить сравнительно обширный материал. Изучение самого процесса полета насекомых до сих пор находится в самом зачатке и отнюдь не может дать полных, достаточно обширных данных; все необычайное разнообразие крылатых насекомых можно будет охватить подробными исследованиями, несомненно, еще очень не скоро. Вместе с тем, вполне возможно косвенно подойти к характеристике основных полетных качеств насекомого путем анализа механических особенностей его крыльев, исследуя характер их специализации — жилкования, формы, мускулатуры, определяя таким образом изменения их механических качеств. Все это с очевидностью показывает целесообразность и продуктивность такого рода анализа.

4. БИОЛОГИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ ИЗМЕНЕНИЙ СТРОЕНИЯ КРЫЛЬЕВ И ПУТИ ЭВОЛЮЦИИ ЛЕТАТЕЛЬНЫХ АППАРАТОВ

Для точного определения значения изменений органа (в нашем случае крыльев) в эволюции группы необходимо знать их роль в биологии животного; только при полном понимании функционального значения изменения, скажем, жилкования крыльев, можно осветить и объяснить путь эволюции данного органа. Кроме того, правильная функциональная оценка наблюдаемых особенностей позволяет решить вопрос о первичном или вторичном их возникновении. Так, например, большая или меньшая механическая специализация жилкования при отсутствии таковой в форме крыла позволяет утверждать вторичность утери летных способностей (например, группа Gryllacridoidea из прямокрылых); отсутствие специализации в жилковании в покровных передних крыльях тараканов, наоборот, показывает их первичное происхождение. Такого рода плодотворные пути анализа наметил А. В. Мартынов, утверждая примитивность крыльев тараканов.

Основными факторами, определившими осуществление того или иного пути эволюции крыльев, были, с одной стороны, потребность улучшать качества полета (его скорость, управляемость, подъемную силу), с другой, необходимость обеспечить защитные приспособления, позволяющие сохранить целостность нежных крыловых органов при заселении насекомым всякого рода укрытых стаций — почв, растительных остатков, тканей живых растений и т. д.

Взаимодействие этих противоположных факторов обусловило, на фоне определенной биологии насекомого, осуществление того или иного пути эволюции крыльев.

Нам до сих пор не известны первичные, исходные формы строения крыльев, переходы от невыступавших в стороны нотальных склеритов или от

неотчлененных паранотальных выростов, лишенных жилкования, к движущимся пластинкам — крыльям.

Об этих первичных формах крыльев мы можем судить лишь косвенно. Такие придатки, очевидно, должны были быть короткими и широкими, жилкование их не должно было нести черт механической специализации, было механически индифферентным, расположенным на пластинке крыла симметрично относительно переднего и заднего края, равномерно укрепляя всю его поверхность. Наибольшее приближение к такого рода строению мы наблюдаем на примере переднегрудных крыльев некоторых палеозойских насекомых (рис. 128); другой пример представляют среднегруд-

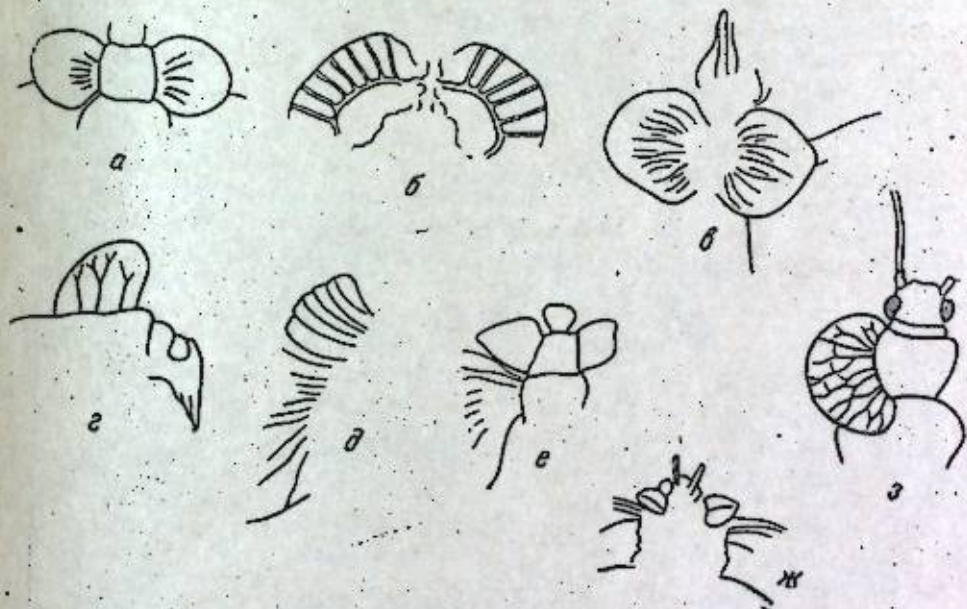


Рис. 128. Переднегрудные крылья ископаемых насекомых.

a — *Stenodictya lobata* Brong. (Palaeodictyoptera, Dictyonauridae); б — *Stilbocrocia heeri* Gold. (та же группа); в — *Lithomantis carbonaria* Wood. (Palaeodictyoptera, Lithomantidae); г — *Lycocercus goldenbergi* Brong. (Palaeodictyoptera, Lycocercidae); д — *Homioptera woodwardi* Brong. (Palaeodictyoptera, Homiopteridae); е — *Homoeophlebia gigantea* Agnus (та же группа); ж — *Homoeoneurina bonnierii* Brong. (Palaeodictyoptera, Spilapteridae); з — *Lemmalophora typa* Sell. (Protoptera, Lemmatophoridae). Рисунки а — ж — по Галддиршу, з — по Тильярду.

ные крылья многих тараканов, у которых, однако, можно наблюдать уже ряд определенных черт специализации, правда, главным образом покровного характера.

Изучение современных представителей Blattoidea показывает, что в этом отряде насекомых даже в современной фауне наблюдаются самые разнообразные стадии развития крыльев, от, по видимому, первично бескрылых форм, через различные стадии «малокрылых» насекомых, до вполне развитых, функционирующих крыльев (Lemche, 1942). Было бы, конечно, слишком поспешным считать решенным вопрос образования крыльев у Pterygota, основываясь лишь на этом, довольно поверхностном рассмотрении крыловых придатков (до сих пор отсутствуют подробные данные по онтогенезу и анатомии этих форм), но во всяком случае все это намечает пути, по которым могло действительно проходить формирование крыльев.

Дальнейшая судьба крыльев насекомых определена выработкой защитных приспособлений, которые впервые проявились в виде приобретения крыльями способности отводиться в покое назад, складываться на спинке тела. Это приспособление

осуществилось лишь у одной группы, именно у новокрылых, Neoptera; у другой части карбоновых насекомых крылья не приобрели способности складываться и были распростерты в стороны — такова группа древнекрылых, Palaeoptera. Выработка в группе новокрылых защитных приспособлений оказала, несомненно, тормозящее действие на улучшение летательных качеств крыльев. Вследствие этого именно среди новокрылых мы видим примеры наиболее примитивных, мало специализированных механически крыльев. Таковы типы крыльев — блаттоптеригия и невротер-

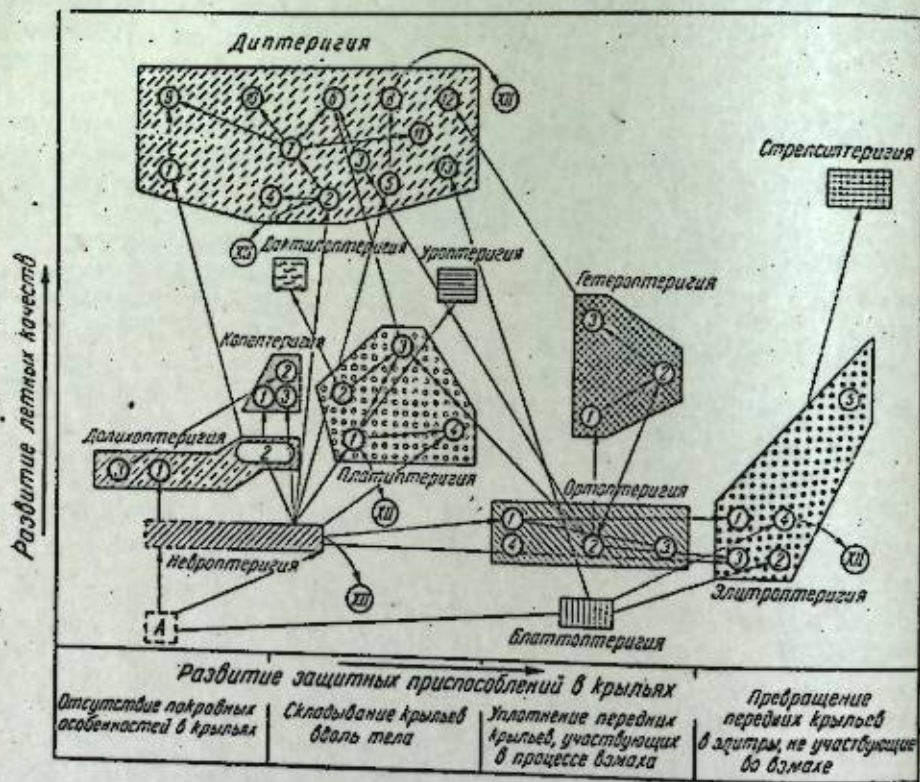


Рис. 129. Схема, показывающая пути эволюции и взаимоотношения типов летательных особенностей насекомых. Типы изображены в виде многоугольников, расположенных соответственно двум осям схемы. По горизонтальной оси отложено совершенствование покровных, защитных качеств, по вертикальной — совершенствование летательных качеств. Линии со стрелками показывают пути эволюции типов и их подтипов. Кружки с цифрами на фоне многоугольников показывают отдельные подтипы. Квадрат, изображенный прерывистой линией в левом нижнем углу и помеченный буквой А, означает исходное строение первичных крыльев — параноталий (ориг.). Птилоптеригия вследствие своего регрессивного характера не могла быть помещена на схеме при принятых координатах и всюду отмечается кривыми линиями, со стрелкой, указывающей на кружок с цифрой XII.

ригия; оба эти типа являются, как будет ясно из дальнейшего, исходными для громадного большинства других форм крыльев.

Древнекрылые насекомые, крылья которых не приобрели каких бы то ни было защитных приспособлений, очень рано выработали наиболее древние специализированные типы летательных приспособлений — длинокрылость и веслокрылость, типы, обусловленные исключительно потребностями аэродинамики. Причины отсутствия защитных приспособлений в крыльях древнекрылых, проще говоря, рост крыльев в стороны и отсутствие их складывания назад, не совсем ясны. Высказанное выше поло-

жение о главных факторах, обусловивших развитие типов летательных особенностей, может несколько осветить этот вопрос. Действительно, рост зачатков крыльев у личинок каменноугольных Palaeodictyoptera прямо в стороны, а не назад (о чем у нас имеются точные палеонтологические свидетельства), может указывать на определенную биологию и среду обитания; вероятно, эти насекомые жили в таких условиях, когда торчащие в стороны футляры крыльев не были вредны, а наоборот, выполняли определенную полезную роль. Такого рода образ жизни и среда вполне определены: это открытые пространства, каменистые берега водоемов, может быть, поверхность воды, редкая растительность. В этих условиях торчащие в стороны крыловые зачатки, «предкрылья», были полезны в качестве поддерживающих плоскостей при прыжках и падениях. Эти первичные крылатые насекомые не могли жить в воде, где торчащие крыловые зачатки могли быть лишь помехой для передвижения. Вероятно, в это же время происходило заселение пресных вод насекомыми, первично-наземными животными.

Остальные типы, возникшие почти исключительно из невротеригии и блаттоптеригии, в своем большинстве обладают как летательными, так и покровными приспособлениями. Выработка покровных качеств обусловила возникновение покровнокрылости и прямокрылости, а также и разнокрылости, причем для последнего типа характерно резкое преобладание аэродинамических специализаций.

Ряд типов характерен почти полным отсутствием покровных приспособлений, таковы: ширококрылость, хвостокрылость, пальцекрылость, веерокрылость, двукрылость и перокрылость. Для всех этих типов характерны различные формы улучшения аэродинамических качеств.

Следует в заключение сказать, что, повидимому, взаимодействие этих двух противоположных потребностей — выработка приспособлений для защиты и для полета — сыграло важную роль не только в развитии типов летательных аппаратов, но и в эволюции всех групп крылатых насекомых в целом, наряду с совершенствованием развития (выработкой превращения) и питания (дифференциацией органов приема пищи).

Взаимоотношения и пути эволюции типов летательных особенностей показаны на рис. 129.

6. ОПИСАНИЕ ТИПОВ ЛЕТАТЕЛЬНЫХ АППАРАТОВ И ПОЛЕТА НАСЕКОМЫХ

I. Невротеригия¹

Характеристика типа. А. Морфологические особенности. Обе пары крыльев гомономны, мало отличаясь друг от друга, так же как скелет средне- и заднегрудного отделов. Мышечный аппарат средне- и заднегруды одинакового строения и состоит из многочисленных мышц прямого и косвенного действия. Крылья незначительно удлиненные, овальной формы; тело удлиненное, не обладающее аэродинамическими приспособлениями. Крылья обладают умеренно выпрямленным передним и выпуклым задним краем, вершина крыльев часто тупая. Жилкование расположено более или менее равномерно по всей пластинке крыла; явления костализации выражены мало, гребенчатость ветвей RS и M обычно не имеет места. Тело лишено каких-либо специальных аэродинамических приспособлений. Абсолютная величина насекомых незначительна и колеблется от 5 до 12 мм. Крылья по длине примерно равны телу.

¹ От *neûron* — жилка и *ptéron* — крыло (греч.).

Б. **Функциональные особенности** этого типа специально почти не изучались. Обе пары крыльев действуют синхронно в полете, при этом почти не обнаруживая каких-либо приспособлений, фиксирующих обе пары. Точные данные о скорости полета, частоте взмахов крыльев, нагрузке, управляемости и длительности полета представителей этого типа мне не известны. По неточным наблюдениям, насекомые этого типа летают медленно и не отличаются особой управляемостью; известные представители типа неvroптеригии прибегают к полету лишь в определенных условиях и, обладая хорошо развитыми ногами, могут быстро бегать. Биологически все эти насекомые очень тесно связаны с субстратами, в которых проходит их развитие, — водоемами и растительным покровом, никогда не удаляясь активно от этих стаций.

Дифференциация и связи типа. Невроптеригия является по целому ряду особенностей наиболее примитивным типом, несомненно, бывшим источником для формирования большинства других, более специализированных. Вместе с тем, среди существующих ныне и существовавших в прошлом примеров неvroптеригии мы наблюдаем различные видоизменения этого типа, свидетельствующие о непрерывно идущем процессе образования различных ее дериватов. Наиболее многочисленны случаи приобретения представителями неvroптеригии черт длиннокрылости, которые заключаются в удлинении крыльев и тела и увеличении абсолютных размеров. Другого рода специализации неvroптеригии заключаются в сужении оснований крыльев, что является характерным для типа веслокрылости. Связи неvroптеригии с этими двумя типами наиболее четки; по существу, среди ныне живущих насекомых почти отсутствуют примеры первичной, чисто выраженной неvroптеригии, в которых мы не наблюдали бы черт других, более специализированных типов.

Как уже указывалось, неvroптеригия явилась источником формирования целого ряда других типов. Совершенствование неvroптеригии шло двумя способами — или первичная гомонимия обеих пар крыльев не нарушалась, или же передние крылья приобретали иные функции по сравнению с задними. При сохранении гомонимии обеих пар улучшение и изменение аэродинамических качеств крыльев шло путем изменения размеров их площади и прочности. Удлинение и увеличение размеров обусловили превращение неvroптеригии в долинхоптеригию — длиннокрылость (Neuroptera, Odonata). Расширение обеих крыльев, превращение их в характерные крупные треугольные пластинки, создало тип платиптеригии — ширококрылость (Lepidoptera и некоторые Neuroptera). Изменение прочности шло различно: удлиненные, приобретшие некоторые черты длиннокрылости, крылья, путем сильного укрепления основных их частей, сужения их, получили характерные черты типа веслокрылости (Zygoptera, Bittacidae). Уменьшение размеров насекомых, выработка пассивного полета обусловили отсутствие необходимости в повышенной прочности крыльев и потребность их облегчения; таким путем сформировался тип — перокрылость трипсов.

Другой путь выработки новых типов из неvroптеригии осуществлялся посредством нарушения гомонимии передних и задних крыльев. Увеличение мощности крылового аппарата, увеличение числа взмахов, обусловило чрезмерное развитие передней пары и превращение задних крыльев в придатки передних или даже их полную редукцию — таков был путь формирования дитеригии двукрылых. Наконец, имело место приобретение передними крыльями покровной функции, уплотнение и даже превращение в надкрылья, элитры; задние крылья при этом расширились — таковы пути образования различных случаев прямокрылости (Homoptera; сюда же следует отнести особый подтип ширококрылости, к которому принадлежат Limnophilidae, Noctuoidea) и особых форм покров-

нокрылости (Sphaeropsocidae из Psocoptera). Взаимоотношения неvroптеригии с другими типами изображены на схеме (рис. 130).

Представители типа. Наиболее типично выражена неvroптеригия у верхнепалеозойских Miomoptera, крылья которых показывают наименьшие черты специализации (рис. 53). Довольно ярко выражена неvroптеригия у пермских Psocoptera, Homoptera (Archaeoscytinidae) и особенно Mecoptera (Permochoristidae). Из современных насекомых к этому типу, несомненно, относятся примитивные Lepidoptera (Palaeosetidae, Prototheoridae, некоторые Hemiolidae), некоторые Trichoptera (Rhyacophilidae, Beraeidae, Arctopsychidae). Сюда же должны быть отнесены различные сетчатокрылые Neuroptera (Ithonidae, Hemerobiidae,

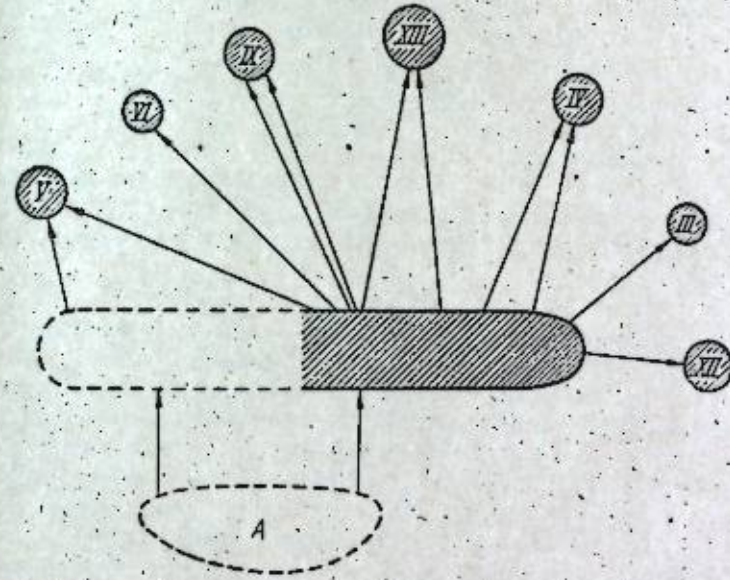


Рис. 130. Взаимоотношения неvroптеригии с другими типами.

Обозначения: А — гипотетическая исходная форма летательных особенностей (первичные параноталии); III — поперечнокрылость (элитроптеригия); IV — прямокрылость (ортоптеригия); V — длиннокрылость (долинхоптеригия); VI — веслокрылость (зооптеригия); IX — ширококрылость (платиптеригия); XII — перокрылость (гитилоптеригия); XIII — двукрылость (дитеригия); незаштрихованные части обозначают вымершие, неизвестные формы.

Sisyridae, Dilaridae), верблюдки — Raphidioptera, веслокрылки — Megaloptera; скорпионницы — Mecoptera (Panorpidae). Относительно этих последних отрядов необходимо сделать оговорку: строение крыльев их заметно отклоняется от первичного типа, характерного для неvroптеригии, именно вследствие более удлиненной формы или большего развития (вторичного) жилкования. Все эти формы, несомненно, пережили уже фазу простейшей неvroптеригии и стоят на пути выработки новых типов — длиннокрылости и других (см. рис. в соответствующих частях текста).

II. Блаттоптеригия¹

Характеристика типа А. Морфологические особенности. Имеет место резкая гетеронимия крыльев; заднегрудь заметно крупнее среднегруды. Мышечный аппарат недостаточно известен и состоит из многочисленных мускулов косвенного и прямого действия. Передние крылья

¹ От blatta — таракан (лат.) и pteron — крыло (греч.).

широкие, на конце закругленные, плотные, кожистые; задние крылья очень широкие, веерообразные, складывающиеся продольными складками, редко имеется поперечная складка. Тело резко уплощенное, приспособленное для движений в тесных пространствах. Жилкование передних крыльев весьма обильное, притом лишнее какой бы то ни было аэродинамической специализации: жилки располагаются на пластинке крыла равномерно, симметрично относительно продольной оси крыла. Задние крылья снабжены многочисленными прямыми продольными жилками; передний край крыла прямой; имеет место косталлизация крыла. Насекомые средней или крупной величины (от 10 до 50 мм); крылья равны по длине телу.

Б. Функциональные особенности. мало изучены. Обе пары крыльев действуют в полете, вероятно, не синхронно — задние совершают большее число взмахов, нежели передние. Точные данные о скорости полета, частоте взмахов, нагрузке, управляемости и длительности полета отсутствуют в литературе. По неточным наблюдениям, тараканы летают прямолинейно и медленно; лишь немногие виды охотно летают, другие прибегают к полету редко. Полет для представителей этого типа является второстепенной функцией; эти насекомые весьма тесно связаны с различными скрытыми станциями — почвой, растительным мусором и т. д., лишь изредка летая.

Дифференциация и связи типа. Блаттоптеригия является, несомненно, первичным типом, давшим начало различным формам крыльев, развившим резкую гетерономию, вследствие приобретения передней их парой покровной функции, превращения в надкрылья, элитры. Наличие описанных выше весьма примитивных жилкования и формы передних крыльев с убедительностью доказывает весьма раннее приобретение ими покровной функции, еще до того, как они смогли выработать какие-либо летательные специализации в жилковании. Блаттоптеригия относительно цельный и стойкий тип строения крыльев, мало изменившийся за все долгое время его существования, с карбона до современной эпохи. Среди представителей блаттоптеригии можно отметить два направления дифференциации. Первый путь заключается в усилении и улучшении покровных качеств передних крыльев и превращения их в прочные надкрылья; этот путь эволюции сопровождается увеличением размеров задних крыльев и усложнением способов их складывания (вследствие неизбежного уменьшения передних крыльев при улучшении покровного их качества). Этого рода изменения проявились, вероятно, очень давно и привели к выработке очень важного типа покровности. Второй путь эволюции блаттоптеригии заключался в той или иной степени потери передними крыльями покровной функции, в развитии и усилении их роли в полетных движениях. Этот путь мало выражен и обычно заключается лишь в удлинении и сужении крыльев. Лишь у одной группы современных тараканов имеют место далеко зашедшие изменения крыльев, превратившие их по существу в представителей типа двукрылости (см. стр. 52 и 152, рис. 19, 20 и 21).

Представители типа. Этот тип выражен исключительно в отряде тараканов, Blattoidea, начиная с каменноугольных групп *Mylacridae* и *Archimylacridae*, вплоть до современных *Blaberidae* и других. У этих названных семейств блаттоптеригия наиболее типична, не обладая какими-либо чертами специализации. Нарушение этого типа можно усмотреть у ряда групп, выработавших удлиненные, более аэродинамичные крылья; таковы ископаемые *Spiloblattinidae*, *Mesoblattinidae* и особенно *Rhipidoblattinidae*, а также некоторые современные семейства (см. стр. 51). Другого рода дифференциация блаттоптеригии, в сторону противоположную, в направлении выработки покровности иллюстрируется современным *Euthyrhaphidae*.

III. Покровность — элитроптеригия¹

Характеристика типа. **А. Морфологические особенности.** Имеет место резкая гетерономия обеих пар крыльев; среднегрудный отдел значительно меньше и слабее развит по сравнению с мощной заднегрудью. Мышечный аппарат также резко отличен в этих отделах груди; заднегрудные мышцы в большем числе пар и сильнее развиты. Передние крылья резко уплотнены и превращены в прочные, более или менее твердые покрывки — элитры; их жилкование рудиментарно или претерпевает далеко идущие видоизменения и, когда различимо, не обладает аэродинамической специализацией. Задние крылья перепончатые и являются единственными органами полета, создающими тягу. Они велики и, как правило, складываются в покое посредством продольных и поперечных складок под передние крылья — элитры. Жилкование задних крыльев аэродинамически специализовано, обладая резко выраженной косталлизацией; реже имеет веерообразную форму с рядом прямых продольных жилок. Величина тела весьма различна — от мелких, в 2—5 мм, насекомых до гигантов в 50 мм и более.

Б. Функциональные особенности. Обе пары крыльев в полете действуют весьма различно; у представителей этого типа передние крылья — элитры не совершают взмахов, лишь подымаясь и неподвижно торча в стороны во время полета. У некоторых форм надкрылья в полете не совершают и этих движений, будучи все время неподвижными; задние крылья выдвигаются и расправляются из-под элитр благодаря наличию особой выемки на их переднем крае. Частота взмахов крыльями весьма недостаточно изучена и, по видимому, довольно высока; так, для жуков-божьих коровок, *Coccinellidae*, указано 69 взмахов и для жуков-мякотелок, *Cantharididae*, 91 взмах в секунду. Абсолютная скорость представителей покровности почти не исследована; известны данные для майского жука — 2.2—3 м/сек. и навозника — 7 м/сек.; листогрыза, *Agelastica alni*, — 0.9 м/сек. Управляемость весьма различна у разных представителей типа и обычно мала; лишь у некоторых, наиболее прогрессивных, представителей покровности — жуков — полет обладает большой управляемостью. Нагрузка на единицу поверхности крыльев довольно велика; таковы данные для майского жука — 0.0820 г/см² и навозника — 0.1525 г/см². Биологическое значение полета в типе покровности весьма различно; для громадного большинства представителей полет является важной локомоторной функцией и обычно связан с поисками пищи и расселением; при этом полет не занимает во время активной жизнедеятельности много времени, будучи лишь кратковременным эпизодом. Только у многих представителей типа полет играет важнейшую роль в их жизни, являясь главным способом передвижения.

Дифференциация, связи и представители типа. Покровность является широко распространенным и дифференцированным типом. Источники формирования покровности довольно разнообразны. Основным типом, из которого получила начало покровность, несомненно, была блаттоптеригия, другим важным источником явились прямокрылость и невроптеригия; также, несомненно, своеобразные формы покровности возникли на основе регрессивного развития разнокрылости. Во всех этих случаях укреплению и укорочению передних крыльев — надкрыльев обусловили проявление признаков покровности. Вместе с тем, различные источники формирования этого типа, наряду с дальнейшей дифференциацией, вызвали большое его разнообразие.

¹ От *ἐλιτρον* — покров и *πτερόν* — крыло (греч.).

1. Наиболее примитивным дериватом прямокрылости, у которых передние крылья резко укоротились, а задние крылья еще не приобрели резко выраженной костализации, сохранив веерообразную форму и весьма обильное жилкование. Такого рода строение можно выделить в качестве особого подтипа, элитроптеригии прямокрылых (или ортоптеригии), к которому относятся крылатые палочки — Phasmatodea, некоторые прыгающие прямокрылые, например, Tetrigidae и Tridactylidae (рис. 23 и 27).

2. Вторым, также мало специализированным примером покровнокрылости являются дериваты блаттоптеригии, у которых передние крылья уже приобрели форму истинных, твердых элитр, сохранив, правда, редуцированное, жилкование, в то время как задние выработали способность складываться по поперечному шву, сохраняя еще довольно богатое жилкование. Этот подтип, древнюю элитроптеригию (протэлитроптеригию), иллюстрируют тараканы Diplopteridae, ископаемые пермские Protelytroptera (рис. 21 и 25).

3. Особые формы покровнокрылости имеет у групп — дериватов невро- и ортоптеригии, а также гетероптеригии, у которых передние крылья сильно уплотнились, а задние приобрели расширенную форму, снабженную продольными жилками, расположенными радиально, правда в значительно меньшем количестве, чем у настоящих прямокрылых. К этому подтипу (гемизэлитроптеригии) принадлежат некоторые цикады (Cercopidae и ископаемые Scytinopteridae, Prosbolopsidae), вероятно, некоторые сеноеды (вымершие Sphaeropsocidae), некоторые клопы (Helotrephidae, Pleidae). Значение этого подтипа в известной мере провизорно; дело в том, что для исходных форм гемизэлитроптеригии характерна активная роль в полете передних крыльев; очень возможно, что уплотнение и превращение передних крыльев для большинства этих насекомых означает лишь процесс развития аптерии, редукцию летной функции, а вовсе не выработку какого-либо особого типа полета и крыльев; напомним, что для покровнокрылости характерна потеря передними крыльями полетных движений (рис. 35, 36а, 48).

4. Наиболее прогрессивным является вероятный дериват блаттоптеригии, главный подтип покровнокрылости, выраженный у жесткокрылых, эвэлитроптеригия, для которого характерно крайнее уплотнение передних крыльев, жилкование которых резко видоизменено. Задние крылья приобретают хорошо выраженные черты аэродинамической специализации — суживаются, резко костализуются, часто напоминая по своему строению случаи крайней костализации при двукрылости; это подобие иногда достигает крайнего сходства (рис. 66). Среди разнообразных примеров эвэлитроптеригии можно отметить намечающиеся дальнейшие пути дифференциации этого типа, заключающиеся в потере передними крыльями необходимости подниматься и освобождать, таким образом, скрытые под ними задние крылья (некоторые Scarabaeidae — Cetoniini и Scarabaeini — род *Gymnopleurus*) или в редукции размеров передних крыльев — элитр (Staphylinidae), или же, наконец, в потере необходимости складывания задних крыльев (целый ряд семейств жуков, некоторые Meloidae, Rhipiphoridae, Lumexyidae, Petriidae и др.). Все эти видоизменения эвэлитроптеригии, несомненно, указывают на выработку черт наиболее совершенного типа — диптеригии, как в функциональном отношении (полет посредством одной пары крыльев), так и в отношении морфологического сходства (строение костализованных задних крыльев).

Кроме этих, несомненно, прогрессивных в полетном отношении изменений эвэлитроптеригии, имела место выработка пассивной формы специализации летных крыльев мельчайших жесткокрылых, приведшая их к типу перокрылости.

5. Другого рода крайняя форма покровнокрылости иллюстрируется отрядом Dermaptera — уховертками, «сверхпокровнокрылость», метэлитроптеригия. Для этого подтипа характерно сокращение элитр до размеров небольших, почти квадратных пластинок — покрывок, закрывающих многократно сложенные по продольным и многим поперечным складкам, в виде небольшого, плотного пакета, очень широкие, веерообразные задние крылья. Происхождение метэлитроптеригии уховерток неясно; вероятно, она является дальнейшей ступенью протэлитроптеригии пермских Protelytroptera (рис. 24).

Взаимоотношения и связи элитроптеригии изображены на схеме (рис. 131).

IV. Прямокрылость — ортоптеригия¹

Характеристика типа. А. Морфологические особенности. Имеет место ясно выраженная гетерономия обеих пар крыльев; среднегрудный отдел мало отличается от заднегрудного. Мышечный аппарат средне-

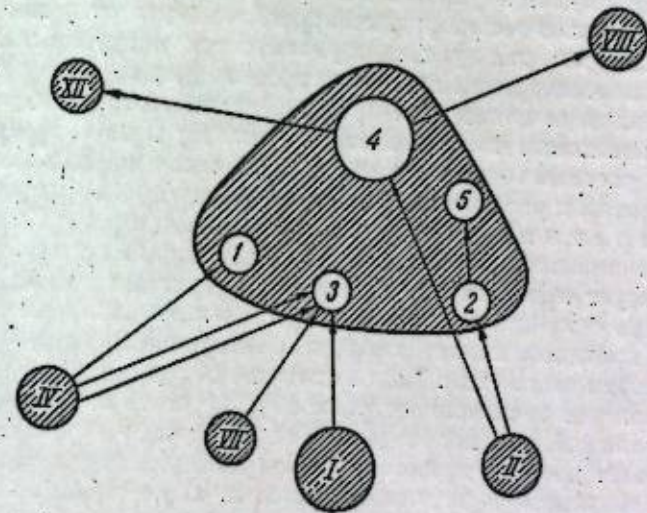


Рис. 131. Взаимоотношения с другими типами и структура покровнокрылости (элитроптеригии).

Обозначения см. на рис. 130, кроме: I — невроптеригия; II — блаттоптеригия; VII — разнокрылость (гетероптеригия); VIII — веерокрылость (стрепсиптеригия); арабские цифры обозначают соответственные подтипы (см. текст).

и заднегрудки обнаруживает некоторые различия, заключающиеся в меньшем количестве пар мышц в заднегрудки и вместе с тем в значительно большем развитии остальных мускулов. Передние крылья удлиненные, часто с более или менее прямыми передними и задними краями, иногда почти параллельно-крайние; передние крылья уплотненные, кожистые; их жилкование весьма разнообразно и несет черты определенной, но незначительной аэродинамической специализации, обладая в вершинной задней части жилками, выпадающими в край крыла под прямым углом; костализация обычно выражена незначительно. Задние крылья перепончатые, очень широкие и снабженные прямыми жилками, расположенными радиально; передний край прямой; все заднее крыло приближается по форме к квадранту круга. Заднее крыло складывается на спинке тела по-

¹ От греческих слов: *ὀρθός* — прямой и *πτερόν* — крыло.

но и поперечных жилок; иногда поперечные жилки отсутствуют и вместо них имеется архедиктий (см. стр. 109). Тело удлиненное, с расширенной головой и грудью и суженным, длинным брюшком. Размеры насекомых средние или крупные; крылья обычно длиннее брюшка, равны примерно телу. Тело, как правило, резко удлиненное.

Б. Функциональные особенности. Обе пары крыльев участвуют в полетных движениях в качестве органов поддержания тела и тяги; имеют место как синхронное движение при взмахе, так и полная автономность у обеих пар. Особенности полета известны лишь для некоторых, наиболее специализированных представителей типа — стрекоз. Другие, более примитивные

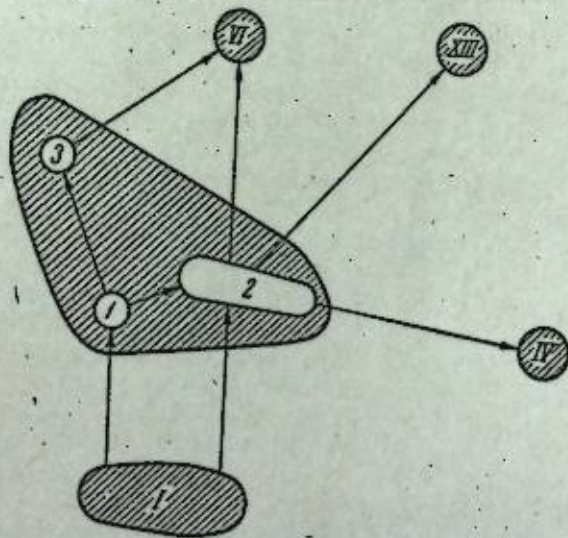


Рис. 133. Взаимоотношения с другими типами и структура длиннокрылости (долхоптергия).
Обозначения см. на рис. 130 и 131 и в тексте.

формы типа почти не изучены. Скорость полета достигает, по Дэмоллю, довольно высоких цифр — до 10 м/сек. у стрекозы *Libellula*, — нормально гораздо ниже, около 4 м/сек. Частота взмахов изучалась еще Мареем и Аксенфельдом и равна 22 ударам в секунду у коромысла, *Aeschna*, и 28 у *Libellula*. Управляемость в полете высока, но подробно не изучена. Нагрузка на единицу поверхности крыла колеблется в широких пределах — от 0.0090 г/см² у самца лютки *Agria virgo* L. до 0.0450 г/см² у представителей этого типа весьма велика; эти насекомые проводят в полете большую часть времени своей активной жизнедеятельности. Наиболее это характерно для стрекоз, активных хищников, ловящих пищу и спаривающихся на лету, совершающих длительные и далекие перелеты.

Дифференциация, связи и представители типа. Длиннокрылость, или долхоптергия, является одним из наиболее ранних типов специализации крыльев и возникла впервые еще в верхнем карбоне. Наиболее древние известные карбоновые насекомые обладали уже вполне выраженными чертами долхоптергии; таким образом, о путях формирования этого типа мы можем судить лишь на основании сравнительно морфологических сопоставлений. Кроме того, в решении этого вопроса очень помогает наблюдаемый генезис других представителей типа, сетчатокрылых *Megameleontidae*, явственно возникших на основе невроптеригии их ближайших предшественников. Это дает право пред-

полагать, что и длиннокрылость древнейших *Palaeodictyoptera* также формировалась из невроптеригии их предков, нам не известных. Единный источник формирования длиннокрылости обусловил сравнительную однородность этого типа; длиннокрылость являлась простейшим путем улучшения аэродинамических качеств крыльев, осуществившимся посредством увеличения их поверхности и удлинения без выработки каких-либо побочных приспособлений. Известные примеры длиннокрылости возможно распределить на три группы (рис. 133).

1. Древнейшие случаи длиннокрылости, наблюдающиеся у карбоновых насекомых, характерны слабым развитием системы поперечных жилок, еще не оформившихся окончательно из первичной сети (архедиктия) при наличии уже вполне сформировавшихся продольных жилок на удлиненных, костализованных крыльях, и образуют подтип архидолихоптеригии, или древней длиннокрылости. Тело представителей этого подтипа удлиненное, но не обладает резким утончением. Примеры архидолихоптеригии можно видеть в некоторых примитивных семействах отряда *Palaeodictyoptera* (например, *Dictyonuridae*). Этот подтип является непосредственным источником для следующего, настоящей долихоптеригии или эвдолихоптеригии (рис. 113).

2. Громадное большинство представителей долихоптеригии характерно вполне сформировавшимся поперечным жилкованием, уже утратившим черты первичной сети (архедиктия), и длинным, тонким брюшком. Это настоящая длиннокрылость, или эвдолихоптеригия. Сюда принадлежат многочисленные семейства тех же древних *Palaeodictyoptera* (например, *Homoiopteridae*, *Spilapteridae* и др.), палеозойские поденки *Triplosobidae*; древнейшие стрекозы *Protodonata*, *Meganisoptera*. Вероятно, представителями подтипа являются и некоторые современные стрекозы-лютки, *Agriionidae*. Сюда же следует отнести и представителей совсем иной группы крылатых насекомых сетчатокрылых — *Megameleontidae*, *Myiodactylidae*. Представители некоторых вымерших прямокрылых — *Caloneuroidea*, имевшие гомономные крылья, несомненно, тоже должны быть сочтены за членов этого подтипа. Повидимому, к этому подтипу относятся и термиты — *Isoptera*. Эвдолихоптеригия некоторых вымерших прямокрылых, вероятно, была источником для простейших форм прямокрылости путем приобретения покровных качеств — уплотнения передней пары крыльев. Другим производным этого подтипа была веслокрылость, возникшая вследствие сужения и укрепления основания крыла.

3. Наконец, последний, наиболее специализированный подтип длиннокрылости возник путем выработки крыльями различных механических приспособлений, увеличивающих их эластичность при сохранении высокой прочности и заключающихся в образовании особых надломов и утолщений-узелков (*nodii*) и в резком утончении дистальной части тела — брюшка. Это совершенствование крыльев шло параллельно с перестройкой мышечного аппарата путем развития плевральной мускулатуры за счет редукции других групп мышц. Достигнутое разительное своеобразие стрекоз, может быть, заслуживает выделения этого подтипа в особый самостоятельный тип. Совершенная длиннокрылость, или метадолихоптеригия, выражена у представителей отряда стрекоз *Odonata*, именно у подотрядов *Pergmanisoptera* (вымерший), *Protanisoptera* (вымерший), *Anisozygoptera* и особенно у *Anisoptera*. Метадолихоптеригия, несомненно, является наиболее механически совершенным выражением длиннокрылости, что доказывается ее современным распространением, историей и высокими летными качествами (скорость). Этот подтип, так же как и эвдолихоптеригия, обнаруживает связь с другим типом, именно веслокрылостью, явившись, вероятно, одним из источников его формирования.

VI. Веслокрылость — коцептеригия¹

Характеристика типа. А. Морфологические особенности. Сохраняется очень резко выраженная гомономия обеих пар крыльев и средне- и заднегрудного отделов тела вместе с мышечным аппаратом. Крылья удлиненные, на конце более или менее закругленные; основание обеих пар резко сужено в виде более или менее обособленной рукоятки, базалии. Жилкование обнаруживает у громадного большинства представителей типа малую костализацию и более или менее равномерное укрепление переднего и заднего краев крыла; абсолютное число жилок невелико и имеет место сокращение их количества. Тело удлиненное, с вытянутым, более или менее цилиндрическим, иногда гибким брюшком и крупной головой с большими глазами. Размеры насекомого средние или крупные, не менее 20 мм; крылья примерно равны телу, иногда короче.

Б. Функциональные особенности. Обе пары крыльев участвуют в полетных движениях в качестве органов поддержания тела и тяги; изучены представители типа, у которых имеет место резко выраженная асинхронность взмахов крыльев в полете (стрекозы-лютки); особенности полета других членов этого типа (скорпионниц-биттацид) еще не освещены. Скорость полета известна также лишь для стрекоз-люток и колеблется в широких пределах, достигая до 14 м/сек., нормально же гораздо меньше, 1—2 м/сек. (*Coenagrion* sp., по Дэмоллю). Управляемость в полете высока, специально изучалась Бюллем; она осуществляется широким изменением углов наклона плоскости взмахов и пластинки крыльев. Нагрузка на единицу поверхности крыла довольно мала и известна лишь для стрекоз-лютки. *Coenagrion puella*, достигая 0.0120 р/см² (по Ленденфельду). Биологическое значение полета весьма велико, по крайней мере у стрекоз-люток. Эти насекомые — активные хищники, для которых полет имеет значение в добыче пищи. Относительно других представителей типа скорпионниц-биттацид известны наблюдения, что они подстерегают добычу пассивно.

Дифференциация, связи и представители типа. Этот тип, характерный образованием резко обособленных суженных основных частей гомономных крыльев, в настоящее время не обладает широким распространением и довольно однообразен. Очевидно два основных источника его формирования: с одной стороны, длинокрылость, с другой — некоторые формы невроптеригии. Формы, возникшие из длинокрылости, наиболее разнообразны и характерны относительно богатым жилкованием, притом претерпевшим далеко идущие механические специализации. Различные случаи веслокрылости могут быть распределены среди трех подтипов.

1. Первый, наиболее своеобразный подтип, не представленный среди современной фауны, характерен умеренно развитым сужением основных частей крыльев и редукцией жилкования, приобретшего резко выраженный костализованный характер. Брюшко несло длинные, иптевидные церки, имевшие определенное значение в полете. Этот подтип, древняя веслокрылость, или прокоцептеригия, по существу очень своеобразен и, возможно, даже должен быть выделен в виде отдельного, самостоятельного типа. К нему относятся исключительно вымершие палеозойские древнекрылые насекомые — *Megascoptera*, *Protohymenoptera*, *Sypharopteroidea*. Соединение таких особенностей, как полная гомономия обеих пар крыльев и крайние степени костализации их жилкования, является совсем необычным явлением среди современных крылатых

¹ От греческих слов: *κόπη* — весло и *πίτερος* — крыло.

насекомых, наблюдаясь разве лишь у одних *Isoptera*, своеобразных представителей длинокрылости (рис. 117, 118, 119 и 124).

2. Другой, наиболее широко распространенный подтип, также дериват длинокрылости, характерен хорошо развитыми узкими базалиями крыльев, жилкование которых не несет черт костализации, обладая вместе с тем далеко зашедшей своеобразной механической специализацией; тело очень удлинено, но лишено длинных церков. Этот подтип настоящей веслокрылости, или эвокоцептеригии, включает почти всю группу стрекоз-люток, *Zygoptera* (кроме *Agriionoidea*) и их пермских предшественников, *Protozygoptera*. Необходимо относительно этого подтипа сделать аналогичные замечания, как и о метадолихоптеригии стрекоз *Anisoptera* и близких. Очень вероятно, что своеобразно мышечного аппарата стрекоз всех подотрядов оправдывает выделение их в особый самостоятельный тип: явления длинокрылости и веслокрылости в этом случае будут уже второстепенными (рис. 1, а, 12, 107).

3. Наконец, к последнему подтипу следует отнести дериватов невроптеригии — скорпионниц, *Bittacidae*, у которых образовались резко суженные на основании крылья, что является самым характерным признаком коцептеригии. Жилкование крыльев не обладает чертами костализации, хотя и довольно редуцировано. Ноги длинные, тело тонкое. Этот подтип может быть назван примитивной веслокрылостью, или неврокоцептеригией (рис. 83).

VII. Разнокрылость — гетероптеригия¹

Характеристика типа. А. Морфологические особенности. Имеет место резкая гетерономия обеих пар крыльев; среднегрудной отдел развит сильнее заднегрудного; мускулатура также гетерономна. Передние крылья весьма своеобразного строения и подразделяются на резко обособленные участки различной плотности — крепкие кожистые, расположенные в проксимальной половине, и тонкие перепончатые, занимающие дистальную часть; жилкование передних крыльев играет сугубо подчиненную роль в качестве опорного элемента; оно довольно изменчиво и лучше всего развито в дистальной, перепончатой части; передние крылья носят название полунадкрыльев, гемизэлитр. Задние крылья перепончатые, довольно широкие, но более короткие, чем передние, снабжены крепким, довольно редуцированным жилкованием; передний край прямой, соединенный с задним краем передних посредством специальных приспособлений, зацепок. Обе пары крыльев своеобразно специализованы в механическом отношении. Тело обычно укороченное, не обладающее гибкими частями. Размеры насекомых мелкие или средние; крылья короче, реже равны телу.

Б. Функциональные особенности. Обе пары крыльев участвуют в полетных движениях в качестве органов поддержания тела и тяги; взмахи обеих пар строго синхронны — задняя пара соединена с передней посредством особых приспособлений и в полетных движениях следует за ней, являясь функционально ее придатком. Скорость полета не изучена; известно лишь число взмахов, достигающее у клопа — *Derocoris schach* (L.) 100—109 ударов в секунду (по Фоссу). Управляемость, вес, нагрузка и другие особенности полета специально не изучались. Биологические особенности представителей типа относительно хорошо известны; значение полета в биологии довольно велико. Может быть проведена известная параллель между жуками и клопами: как большинство первых — представители типа покровнокрылости — пользуется крыльями лишь в из-

¹ От греческих слов: *ἕτερος* — разный и *πίτερος* — крыло.

вестные периоды жизнедеятельности, ведя часто скрытый образ жизни, так и клопы, представители разнокрылости, прибегают к полету лишь эпизодически. Следует, однако, сказать, что разнокрылость является типом значительно более совершенным в аэродинамическом отношении, нежели покровнокрылость.

Дифференциация, связи и представители типа. Разнокрылость является производным особым форм прямокрылости, выраженных у равнокрылых (цикад), у которых возникло подразделение передних крыльев на два отдела посредством поперечного шва. Некоторые представители разнокрылости вторично упрощают строение гемизитр, у которых редуцируются

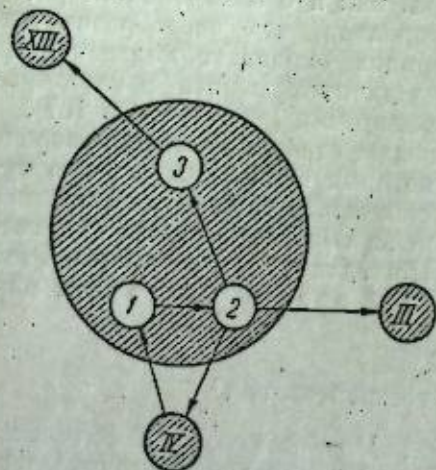


Рис. 134. Взаимоотношения с другими типами и структура разнокрылости (гетероптеригии).

Обозначения см. на рис. 130, 131 и в тексте.

элитр, у которых редуцируются апикальные перепончатые участки; эти формы соединяют разнокрылость с покровнокрылостью или даже снова с исходным типом, прямокрылостью. Наиболее прогрессивные в летном отношении формы разнокрылости характеризуются улучшением механических качеств гемизитр, которые сужаются и приобретают характер костализованных крыльев; эти формы составляют ясный переход к двукрылости. Различные случаи дифференциации разнокрылости естественно распределяются между тремя подтипами; их взаимоотношения изображены на схеме, рис. 134.

1. Наиболее простые случаи, тесно связанные с исходной для этого типа гомортотеригией цикад, заключаются в появлении резкой «деля-

щей» линии, подразделяющей надкрылье на две части. Этот подтип, прогетероптеригию, мы находим еще у некоторых мезозойских цикад (*Cicadoprobole*, В.-М.). Среди современной фауны прекрасные примеры можно видеть у некоторых Cicadidae (например, *Tettigarcta*).

2. Громадное большинство клопов, Heteroptera, обладающее почти треугольными, широкими надкрыльями, подразделенными на плотные кожистые участки, занимающие большую часть крыла, и более тонкую, почти перепончатую вершину, являются представителями настоящей разнокрылости, или эвгетероптеригии (рис. 54).

3. Одна группа клопов, представители сем. Mesoveliidae, Hebridae и некоторые Reduviidae (подсемейства Tribelosephalinae, Holoptilinae, Stenopodinae), имеет надкрылья, у которых плотные кожистые участки резко уменьшаются в величине и сужаются, обуславливая хорошо выраженную костализацию всего крыла. Эти формы гетероптеригии имеют, несомненно, наиболее совершенный в аэродинамическом отношении характер и должны быть выделены в подтип костализованной разнокрылости, или дигетероптеригии (рис. 55).

VIII. Веерокрылость — стрепсиптеригия¹

Характеристика типа. А. Морфологические особенности. Имеет место крайняя степень гетерономии крыльев: передняя пара пол-

¹ От греческих слов: στρέφω — складываюсь и πτερόξ — крыло.

ностью редуцировалась и превратилась в небольшие придатки, вовсе лишённые значения органов полета. Весьма велики различия в строении среднего и заднего отделов груди; скелет и мускулатура заднегруди резко увеличены, значительно превосходя очень сокращенную среднегрудь. Задние крылья очень велики и широки и снабжены редкими продольными жилками; поперечных жилок у громадного большинства представителей почти нет. Форма тела обычно довольно специализованная механически, с большой головой, сильно увеличенной грудью и утончающимся к концу брюшком. Тело обычно мало, редко средней величины; крылья длиннее тела.

Б. Функциональные особенности. Органом полета является одна, задняя пара крыльев; рудименты передних в полетных движениях не участвуют. Эти редкие насекомые еще не исследовались в отношении особенностей их полета. Мне известно лишь устное свидетельство покойного Д. А. Оглоблина, наблюдавшего поведение самцов веерокрылых в садках, в которых он выподил их из куколок, вернее, из стилопизованных насекомых. По его словам, эти насекомые обладают необычайно быстрым полетом, затрудняющим наблюдение над ними: «летающее веерокрылое невозможно заметить в полете, оно, как пуля, мечется в садке».

Биологические особенности веерокрылых хорошо известны; эти паразитные насекомые являются примером крайнего полового диморфизма — самки, как правило, лишены ног, крыльев, головы и находятся в теле хозяина; самцы не принимают пищи и обладают хорошо развитыми крыльями. Быстрый полет имеет для самцов, вероятно, весьма важное значение, обеспечивая возможность копуляции с самками, находящимися в теле обычно хорошо летающих насекомых (например ос), преследование которых нелегко.

Дифференциация, связи и представители типа. Веерокрылость является очевидным дериватом покровнокрылости, именно ее основного подтипа. Источником образования веерокрылости, вероятно, были такие формы жуков, которые потеряли способность складывать задние крылья наряду с редуцией передней пары надкрыльев, постепенно уменьшающихся в величине (например, Rhipiphoridae). Этот тип, иллюстрируемый единственным отрядом веерокрылых, весьма однороден и его дифференциация проявляется лишь в образовании у некоторых Strepsiptera более узких крыльев (Elenchidae). Развитие одной пары крыльев у дериватов покровнокрылости, каким является веерокрылость, показывает появление черт типа двукрылости, именно таких подтипов последнего, как стрепсидиптеригия некоторых поденок (Brachycercidae и др.) и двукрылых (Simuliidae) (рис. 68 и 69).

IX. Ширококрылость — платиптеригия¹

Характеристика типа. А. Морфологические особенности. Обе пары крыльев развиты почти одинаково — гомономия хорошо выражена; скелет груди и мышечный аппарат обнаруживают меньшую степень гомономии; среднегрудь заметно крупнее заднегруди. Крылья обеих пар очень широкие; передние более или менее треугольные, с хорошо выраженным терминальным краем, отделенным от заднего; задние, как правило, короче передних, с прямым передним краем; общая форма заднего крыла приближается к квадрату круга. Жилкование распределяется по крылу радиально, равномерно, укрепляя всю его пластинку, обнаруживая лишь

¹ От греческих слов: πλάτος — ширина и πτερόξ — крыло.

о чем свидетельствует наличие специального скрепляющего аппарата (frenulum). Скорость полета и частота взмахов точно не известны, но, несомненно, невелики. Управляемость и длительность полета не исследовались; также отсутствуют данные о числе взмахов, величине нагрузки и других показателях особенностей полета.

Своеобразные насекомые, обладающие столь необычным строением крыльев, заставляющим выделить их в качестве особого типа, несомненно, осуществляют полет особого рода. Главные черты пальцекрылости позволяют ее сравнивать, с одной стороны, с ширококрылостью и, с другой, с перокрылостью; во всех этих типах основным направлением эволюции является максимальное уменьшение нагрузки на единицу поверхности крыльев. Это осуществляется разными путями; по видимому, одной из главных причин этих различий были абсолютные размеры насекомых, иначе говоря, их вес, очень малый у представителей перокрылости, большой в типе ширококрылости и средний в пальцекрылости (рис. 87).

Дифференциация, связи и представители типа. Дактилоптеригия, выраженная лишь у весьма немногих чешуекрылых, молей из семейств *Ogneodidae* и *Pterophoridae*, несомненно, является производным некоторых форм ширококрылости, именно таких, которые достигли увеличения поверхности и большей легкости путем развития вырезов и появления отверстий в мембране. Малое распространение пальцекрылости не позволяет говорить о дифференциации этого типа; у обоих семейств все различия сводятся к присутствию большего или меньшего числа лопастей; наибольшей расщепленности крыло достигает в группе *Ogneodidae*, меньшей — у *Pterophoridae*. Поэтому общая «площадь», вернее, очертания крыльев, наиболее велика у форм с сильно расщепленными крыльями, каковы *Ogneodidae*, что дает основания считать эту группу наиболее специализованным представителем пальцекрылости.

XI. Хвостокрылость — уроптеригия¹

Характеристика типа. А. Морфологические особенности. Обе пары крыльев резко отличны друг от друга по форме; строение скелета груди обнаруживает большее развитие среднегрудного отдела. Мышечный аппарат мало известен. Передние крылья широкие, овальные или треугольные; задние узкие, весьма удлиненные, иногда в виде узких, почти прямых или закругленных винтообразно лопастей, значительно превосходящих по длине тело. Жилкование передних крыльев обнаруживает умеренно выраженную специализацию, заключающуюся в выпрямлении переднего края и костализации. Жилкование задних крыльев весьма своеобразно и состоит из жилок, располагающихся или центрально, или равномерно по всей пластинке и не обладающих костализованным характером. Насекомые обычно крупных, реже средних размеров; тело значительно короче крыльев, не имеющее каких-либо резко выраженных аэродинамических специализаций.

Б. Функциональные особенности. Полет специально не изучался; поэтому мне не известен способ движения крыльев в полете. Мне лично не приходилось наблюдать живых насекомых этого типа; строение крыльев наиболее ярко выраженных представителей — немоптерид и некоторых сатурниид — заставляет предполагать существенно различный характер взмахов обеих пар крыльев; число взмахов передних крыльев должно быть значительно больше, чем задних. Длинные лентовидные крылья *Nemopteridae* не могут, вероятно, вообще совершать взмахи с нормальной

¹ От греческих слов: *οὐρά* — хвост и *πτερόν* — крыло.

для крыла амплитудой, и их движения должны быть совсем особыми. Основные физические показатели полета — скорость, частота взмахов, управляемость, длительность полета — не известны. Размеры нагрузки на единицу поверхности крыла в полете невелики и, вероятно, немногим больше того, что имеет место при платиптеригии. Биологическое значение полета не изучено, остается лишь предполагать важность этой функции для двух наиболее хорошо известных групп — бабочек сатурниид и сетчатокрылых немоптерид, проводящих в полете большую часть своей жизни, для которых эта функция играет важную роль в процессах размножения.

Дифференциация, связи и представители типа. Очевидный, хорошо известный, но, вероятно, не единственный источник этого типа — ширококрылость чешуекрылых. У представителей основного подтипа платиптеригии намечаются изменения; характерные для уроптеригии и заключающиеся в образовании узких выростов — «хвостов» — на краю заднего крыла. Такого рода выросты, несомненно, имеющие определенное аэродинамическое значение в качестве пропеллирующих придатков, создающих тягу, у некоторых форм присутствуют в числе до 3—4, увеличиваются в размерах и в дальнейшем превышают по размерам остальную часть крыла. Несмотря на относительно малую распространенность этого типа, все известные представители его распределяются в три подтипа, характеризующиеся различной степенью развития черт этого типа, большей или меньшей специализацией.

1. Первичная хвостокрылость, или протуро-птеригия, является подтипом, заключающим непосредственно связанные с исходным типом формы, имеющие еще широкие передние и задние крылья: последние несут в различной степени развитые отростки — «хвосты», по своим размерам меньшие, чем остальная часть заднего крыла. Сюда относятся некоторые роды чешуекрылых семейств *Plebejidae*, *Papilionidae* (*Papilio* s. lato, *Thais*), *Uraniidae*.

2. Настоящая хвостокрылость, или эуро-птеригия, включает некоторые формы чешуекрылых и сетчатокрылых. Таковы некоторые *Saturniidae* и *Papilionidae* (*Leptocircus*), *Nemopteridae* (*Halter*), характерные превращением отростков задних крыльев в длинные и узкие придатки, по существу занимающие все крыло; неизменная широкая часть крыла почти полностью отсутствует, являясь лишь основанием больших «хвостов» (рис. 76).

3. Наконец, у некоторых *Nemopteridae* (*Croce*) особые изменения обнаруживают и передние крылья, которые получают более узкую форму, в то время как измененные задние достигают весьма большой длины. Этот подтип, который можно назвать «верххвостокрылостью», или метуро-птеригией, и наиболее специализован. Чешуекрылые *Himantopterinae*, несомненно, также принадлежат к этому типу. Эти насекомые мне почти не известны, я знаю лишь краткое их описание. Это не позволяет мне более точно определить их взаимоотношения и принадлежность к тому или иному подтипу (рис. 77).

Хвостокрылость является своеобразным путем специализации ширококрылости, при котором задние крылья приобретают иную функцию, изменяя свою форму и не участвуя в одновременных взмахах с передними. Дальнейшая дифференциация этого типа еще более изменяет функцию задней пары, которая, превращаясь в своеобразные органы, полностью лишаясь назначения поддерживать тело в полете, выполняет лишь функцию тяги (а в дальнейшем лишается и ее). Естественно предположить дальнейший путь эволюции этого типа, заключающийся в полной редукции задних крыльев в качестве органов полета, т. е. приобретение черт двукрылости.

ХII. Перокрылость — птилоптеригия¹

Характеристика типа. А. Морфологические особенности. Наблюдаются самые различные взаимоотношения обеих пар крыльев; скелет и мускулатура грудного отдела мало изучены, но, несомненно, также различны в связи с тем или иным развитием крыловых органов. В строении крыльев весьма характерно очень сильное развитие щетинок или волосков; мембрана крыла и жилкование резко сокращены, крыло превращается лишь в более или менее незначительную пластинку, служащую опорой для волосков. Волоски располагаются по краям крыла, особенно по заднему; все крыло может быть сравнимо с птичьим пером. Абсолютные размеры насекомых очень малы, обычно в пределах 1—3 мм, иногда не превышая даже долей миллиметра. Относительная величина крыльев небольшая, равна примерно телу или меньше. Форма тела не обнаруживает каких-либо аэродинамических приспособлений.

Б. Функциональные особенности. Полет этих мельчайших насекомых еще не изучался, и можно судить об его качествах лишь косвенно, на основании морфологии летательных органов. Взмахи обеих пар крыльев, в случае их гомономного строения, вероятно, могут быть асинхронны — за это говорит отсутствие сцепляющего аппарата у некоторых представителей, например у трипсов. Другие формы этого типа, обладающие двумя парами крыльев, имеют различные щетины и зацепки, сохранившиеся от исходных, предковых типов; таковы чешуекрылые — моли, перепончатокрылые — Chalcidoidea, ручейники — Hydroptilidae; синхронность взмахов у них весьма вероятна. Скорость полета, частота взмахов, управляемость в полете и размеры нагрузки точно не известны. Основная особенность этого типа, заключающаяся в развитии волосков или щетинок, увеличивающих общую «поверхность» крыльев, определяет характер полета. Мелкие или мельчайшие размеры представителей перокрылости обуславливают малый абсолютный их вес; вязкость воздуха оказывается вполне достаточной опорой для крыльев этого типа, снабженных волосками. Вместе с тем, умеренное развитие скелета и мышечного аппарата с несомненностью указывает на малую частоту взмахов и незначительную нагрузку на крыло. Все это позволяет предполагать мало активный полет, основной задачей которого является поддержание тела. Описанное строение крыльев заставляет предполагать наличие совсем особого режима взмаха крыла, что, однако, еще не исследовано, являясь задачей будущего. Биологическое значение полета велико, позволяя осуществлять расселение или будучи связано с половой функцией.

Дифференциация, связи и представители типа. Значение птилоптеригии при рассмотрении эволюции летательной функции очень велико. Этот тип, возникший у самых разнообразных насекомых в связи с приобретением мелких и мельчайших размеров, при сохранении необходимости в полете, весьма ярко иллюстрирует реакцию организма на жесткие аэродинамические требования, предъявляемые средой к летательным аппаратам определенных размеров. Происхождение перокрылости из различных других типов, не говоря уже о различиях филогенетических путей, обуславливает широкую дифференциацию этого типа.

1. Черты перокрылости менее всего выражены у мелких чешуекрылых, молей — Tineoidea и некоторых других, ручейников — Hydroptilidae, сеноедов — Lepidopsocidae. У этих насекомых передние крылья имеют узко эллиптическую форму с резко заостренной вершиной, задние — еще более узкие. Длинные волоски располагаются лишь по заднему краю крыльев. Жилкование передних крыльев довольно богато, состоя из многих ветвя-

щихся жилок, не обнаруживающих косталлизации. Очевидным источником для этого подтипа — первичной перокрылости, или протоптилоптеригии, — является невроптеригия и, может быть, платиптеригия (рис. 46, а, 84, в, 86).

2. Наиболее яркое выражение перокрылости мы обнаруживаем у трипсов (Thysanoptera). Этот подтип — настоящая перокрылость, или эвптилоптеригия, — характерен почти гомономными крыльями, состоящими из узких, вытянутых пластинок, укрепленных немногими простыми жилками; на краях этих пластинок располагаются гребни длинных щетинок, более длинных по заднему краю. Источником этого типа, вероятно, также является невроптеригия, но в более ранних, простейших своих формах (рис. 50, 51).

3. Другие, не менее яркие формы перокрылости мы находим у мелких паразитических перепончатокрылых из сем. Mymaridae и некоторых других Chalcidoidea. Обычно крылья сохраняют гетерономное строение, свойственное их исходным формам, принадлежавшим к типу двукрылости; передние — более длинные, с зачаточным, но костализованным жилкованием; задние — более узкие и короткие, иногда совсем редуцированные. Волоски располагаются в виде очень длинных гребней на верхних половинах крыльев. Этот подтип перокрылости перепончатокрылых, или диптилоптеригия, несомненно, является производным диптеригии предковых форм, утерявших в связи с уменьшением размеров активный полет, свойственный последнему типу (рис. 96).

4. Характернейшие крылья, свойственные типу перокрылости, приобрели члены совсем иного типа, именно мельчайшие жесткокрылые, Ptiliidae. Эти насекомые, естественно, составляют особый подтип, пюкровную перокрылость, или элитроптеригию, для которого свойственно присутствие лишь одной задней пары крыльев обычного для этого типа строения; передние крылья имеют строение крепких, нормальных для жесткокрылых надкрыльев. Задние перистые крылья подгибаются под надкрылья. К этому подтипу принадлежат самые мелкие из известных до сих пор жесткокрылых, длина тела которых иногда не превышает $\frac{1}{4}$ мм (рис. 67).

5. Наконец, к этому же типу следует отнести представителей некоторых перепончатокрылых, мельчайших Trichogrammatidae, двукрылых галлиц — Itonididae, равнокрылых — самцов кокцид (Coccoidea) и Aleurodoidea. Эти насекомые обладают существенно иным строением летательных приспособлений, чем все остальные представители перокрылости; их объединяет с этим типом следующее: размеры тела мелкие, реже средние (некоторые Coccoidea), крылья почти лишенные жилкования. Отличие заключается в присутствии довольно широких крыловых пластинок (иногда даже двух пар), несущих умеренно развитые волоски или даже почти вовсе лишенных их. Такой тип летательных приспособлений достаточно своеобразен; возможно выделение его в качестве самостоятельного типа. Ввиду предварительного характера описания этой формы летательных приспособлений я считаю целесообразным считать ее провизорно лишь подтипом перокрылости, именно ложной перокрылостью, или псевдоптилоптеригией. Источником и этого подтипа, несомненно, были формы диптеригии и невроптеригии (Aleurodoidea).

Этот краткий очерк перокрылости показывает особое положение этого типа среди других форм летательных приспособлений насекомых. Перокрылость характерна наличием многих источников и вместе с тем не наблюдаем ни одного случая превращения представителей этого типа в какой-либо другой. Единственный путь дальнейшей эволюции заключается в редукции крыловых органов, появлении аптерии (рис. 136). Перокрылость можно кратко охарактеризовать как выработку особой формы ле-

¹ От греческих слов: πτερον — перо и πτεροξ — крыло.

тательного аппарата мелких и мельчайших насекомых, притом как такой эволюционный путь изменений, который по отношению к своим исходным формам является регрессивным.

ХIII. Двукрылость — дитеригия¹

Характеристика типа. А. Морфологические особенности. Передние крылья развиты значительно сильнее задних; последние короткие, иногда даже вовсе отсутствующие. Как правило, имеет место образование различного рода скрепляющих приспособлений, соединяющих заднее крыло с передним при взмахе. Среднегрудь всегда развита значительно

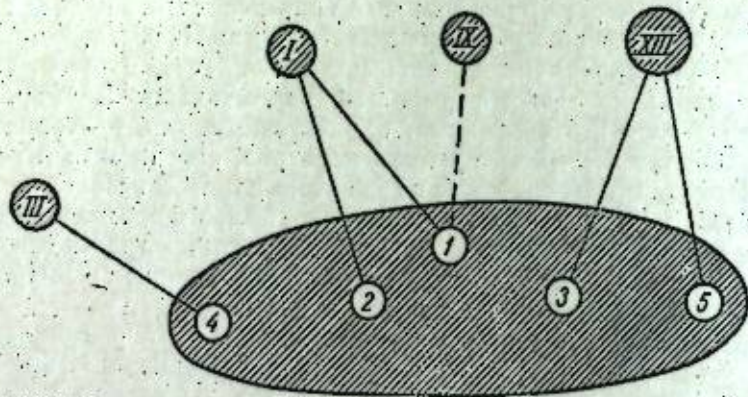


Рис. 136. Взаимоотношения с другими типами и структура перокрылости (птеролатеригия).

Обозначения см. на рис. 130 и в тексте.

сильнее заднегрудь. Мышечный аппарат заднегрудного отдела резко сокращен по сравнению со среднегрудным. Общее число мускулов груди сокращенное, причем резко обособляются у наиболее специализированных форм рулевые мышцы — различные плевральные мускулы (pm), в числе 3—4 пар. Основные среднегрудные мышцы косвенного действия достигают очень мощного развития, хотя и состоят лишь из немногих, но сильных мускулов. Крылья в громадном большинстве случаев обладают хорошо выраженной костализацией, часто достигающей крайних пределов; известные случаи отсутствия укрепления переднего края крыла имеют, несомненно, вторичный характер. Задние крылья обладают радиальным жилкованием, часто очень сокращенным, почти отсутствующим; их прямой передний край вплотную прилегает к заднему краю переднего крыла и образует различные зацепки, крючки, складки или выросты; механически задние крылья составляют одно целое с передними, выполняя роль их задних участков. Форма тела весьма разнообразна и у некоторых наиболее специализированных форм показывает далеко зашедшие механические — аэродинамические специализации; тело в этих случаях имеет форму удлиненно-веретеновидную, капле- или шаровидную. Абсолютная величина насекомого весьма разнообразна. Относительные размеры крыльев у представителей разных подтипов различны; у мало специализированных форм крылья относительно тела очень велики, у более специализированных часто достигают самых малых относительных размеров среди летающих насекомых.

¹ От греческих слов: δι — дважды и πτερόν — крыло.

Б. Функциональные особенности. Представители дитеригии характерны наибольшим развитием пары среднегрудных крыльев, являющихся главным, а иногда и единственным летательным органом. Эта особенность определяет все остальные черты строения; в случае развития задних крыльев они в процессе взмаха выполняют роль часто очень небольших придатков полета лучше всего изучена именно на представителях этого типа; несомненно, что в пределах типа дитеригии наблюдаются наибольшие скорости насекомых. Таковы скорости до 14—15 м/сек., указываемые для слепня (*Tabanus bovinus* L.) и бражников Демолем (Demoll, 1918). Полет других представителей типа более медленный — шмели и домашняя пчела достигают 3—5 м/сек., различные мухи (*Eristalis tenax* L., *Calliphora* sp. и *Musca domestica* L.) от 2 до 2.7 м/сек.¹ Частота взмахов колеблется в среднем от 110 до 200 — жалящие перепончатокрылые и мухи. Обычно частота взмахов достигает этих цифр, и лишь комары-долгоножки *Tipulidae* машут крыльями более редко, от 44 до 73 раз в секунду. Наиболее часты взмахи у кровососущих комаров, *Culicidae*, до 248—307 в секунду. Управляемость в полете весьма совершенна; представители этого типа наиболее изучены, наряду со стрекозами (см. стр. 46). Нагрузка на единицу поверхности крыльев достигает высоких цифр, колеблясь до 0.039 до 0.103 г/см² у комара *Culex*, мух *Musca*, *Volucella*, бражников *Sphinx*, *Smerinthus*, *Hyloicus* и достигая больших размеров у перепончатокрылых *Bombus*, *Apis*, *Vespa* и мухи-ктыря *Laphria* — 0.190—0.260 г/см². Длительность полета специально не изучалась, но, несомненно, весьма значительна; биологическое значение полета для всех представителей типа очень велико. Крылатые насекомые этого типа большую часть своей активной жизни проводят в полете. Несомненно для некоторых бражников также и весьма большая дальность полета — существуют наблюдения о залете олендрового бражника (*Daphnis nerii* L.) за 1200 км от места его вылупления из куколки. Добыча пищи и размножение всецело определяются совершенным полетом у наиболее дифференцированных летунов — перепончатокрылых и двукрылых. Необходимо отметить, что особенности полета — частота взмахов, скорость, управляемость, нагрузка — изучены далеко не для всех главных групп этого типа. Так, совсем не исследован полет певчих цикад, несомненно, совершенных летунов, сравнимых с бражниками, различных двукрылых представителей подтипа метадитеригии, тлей, клопов *Plataspidae* и ряда других групп. Знание особенностей полета этих форм должно очень изменить существующие данные, значительно повысить крайние показатели качеств полета.

Дифференциация, связи и представители типа. Двукрылость занимает совсем особое положение среди других типов;

¹ Имеется указание Таунсенда (Townsend, 1927) о значительно большей скорости полета одного вида оленьих оводов из рода *Cerphenomyia* (*C. pratti* Hunter). Это насекомое наблюдалось в естественных стациях, в горах Западных Сьерра Мадре близ Чигуагуа в Мексике и в Скалистых горах в штате Нью Мексико (США) на высоте 2000—3700 м. Полет регистрировался Таунсендом посредством фотоаппарата и достигал для самок скорости в 614 миль в час и для самцов 818 миль в час, что дает совсем ошеломляющие цифры: 274.48 и 365.68 м/сек.; автор объясняет столь сверхбыстрый полет отчасти условиями разреженного воздуха относительно больших высот, где это насекомое обитает. Вышеприведенные цифры получены, якобы, путем повторных наблюдений посредством фотоаппарата и, по словам автора, «практически правильны и настолько точны, насколько это позволяют измерения» («The data are practically accurate and as close as ever will be possible to measure» — по Townsend из Andrews, 1937). Несмотря на столь большую категоричность утверждений Таунсенда, есть все основания сомневаться в правильности наблюдений и проведенных им расчетов скорости. Как показали вычисления Лэнгмюра (Langmuir, 1938), скорость такого порядка не может иметь места при полете насекомого; в этом убеждают не только механические расчеты (= недостаточная прочность тела мухи), но и энергетика (= непомерный расход энергии при известных размерах мухи).

Эта особенность заключается, с одной стороны, в крайней «полифлини» двукрылости, возникшей из самых разнообразных исходных источников, и, с другой, в самом характере этого типа, определяющем выработку таких форм полета, которые обладают наиболее высокими показателями скорости, управляемости и т. д. Это позволяет считать двукрылость за самый совершенный тип строения летательных органов насекомого, определяющий «лучшие» качества полета. Разнообразные источники и особенно широчайшее развитие двукрылости обуславливают большую дифференциацию этого типа, который подразделяется на целый ряд подтипов (рис. 137).

1. Древняя двукрылость, или архидиптеригия, возникла раньше всего; исходным источником для нее были формы длинно-

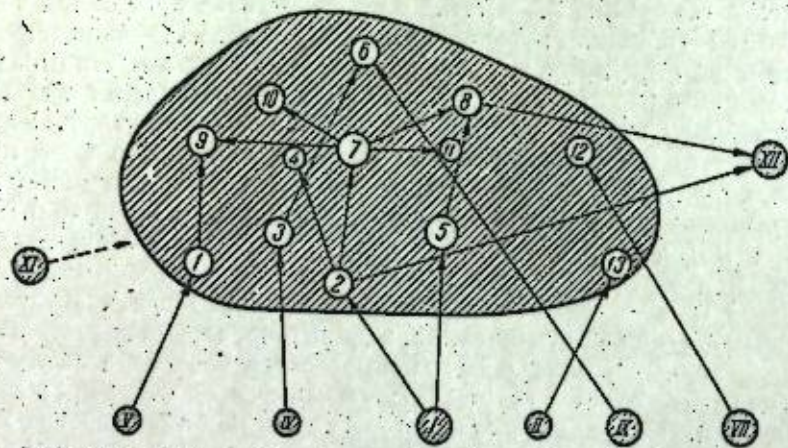


Рис. 137. Взаимоотношения с другими типами и структура двукрылости (диптеригии).
Обозначения см. на рис. 130, 131 и в тексте.

крылости некоторых древнекрылых насекомых. Для подтипа характерны малые степени редукции жилкования, умеренное развитие костализации; крылья, как правило, сохраняют богатое, мало специализованное жилкование. Процессы специализации жилкования, если и имеют место, то заключаются в выпадении некоторых продольных жилок или их отрезков; сдвигов жилок или их утолщения не наблюдается. Задние крылья разнообразных размеров, в значительной мере сокращенные; иногда процессы редукции заходят очень далеко и задние крылья исчезают целиком. Тело несет на конце брюшка длинные нити (церки и иногда парацерки), которые имеют определенное, правда, еще точно не изученное, аэродинамическое значение. Эти придатки брюшка являются наследием предковых форм представителей длинокрылости. Так же как последние, архидиптеригия сохраняет древнюю черту, именно — отсутствие приспособлений для складывания крыльев на спинке тела: крылья всегда распростерты в стороны или подняты вверх. Полет не отличается высокими показателями; строение грудного отдела слабое — плевральные склериты мало связаны друг с другом, не образуя прочного грудного скелета, необходимого для функционирования мощных грудных мышц. Размеры крыльев относительно тела велики, нагрузка мала. К этому подтипу принадлежат современные и мезозойские поденки, Ephemeroptera, из которых в некоторых группах, как, например, Heptageniidae, Ephemeridae, Baetiscidae и многих других, мы наблюдаем наиболее примитивное выражение типа. Другие семейства отряда показывают далеко идущие процессы редукции задних крыльев — таковы Lentophlebiidae, Baetididae. Иной путь эволюции осуществился в семействах Palingeniidae, Behningiidae, Oligoneuriidae; в этих группах задние крылья испытывают незначительную редукцию, но зато имеют

место выпадения многих продольных и почти всех поперечных жилок и, как следствие этого процесса, значительное облегчение всей системы жилкования крыльев. На основе этого подтипа возник другой, всеорылая двукрылость, или стрепсидиптеригия. Древняя двукрылость является наиболее ранним геологически проявлением диптеригии; об этом свидетельствуют пермские Archodonata, имевшие черты строения, схожие с современными, наиболее молодыми группами поденок; они обладали полностью редуцированными задними крыльями (рис. 124—127).

2. Примитивная двукрылость, или невродиптеригия, возникла на основе различных форм невротеригии, одного из самых древних типов летательных приспособлений. Для этого подтипа характерна, как правило, далеко зашедшая редукция жилкования, которая заключается на переднем крыле в сокращении и исчезновении многих ветвей главных стволов жилок, большинства поперечных, и известной степени костализации — укрепления жилок переднего края, его выпрямления. Задние крылья испытывают эти изменения в еще большей мере; в некоторых случаях они обладают весьма обедненным жилкованием. Размеры задних крыльев сравнительно изменчивы; изредка они даже почти полностью редуцируются. Размеры крыльев относительно тела велики; скелет грудного отдела мало укрепленный; полет не отличается, повидимому, высокими показателями. Крылья всегда в покое складываются назад на спинке тела. К этому подтипу принадлежат разнообразные насекомые: сетчатокрылые Coniopterygidae, вымершие мезозойские Paratrichoptera, равнокрылые Psylloidea, сеноеды Myopsocidae и Psocidae. К этому же подтипу двукрылости следует, повидимому, отнести некоторых своеобразных сетчатокрылых из семейства Hemerobiidae (Psectra) и ручейников из трибы Bajcalinini (Thamastes). Ряд особенностей этих насекомых (незначительность механической специализации передних крыльев, их укорочение) заставляет с осторожностью оценивать эти, вероятно, регрессивные, изменения (рис. 42, 78, 79, 80).

3. Двукрылость мелких цикад, или гомодиптеригия, является производным прямокрылости равнокрылых и характерна, с одной стороны, сохранением черт, присущих названному типу, а с другой, наличием своеобразных особенностей. Жилкование передних крыльев необычайно крепкое; жилки немногочисленные и толстые, образующие характерную замкнутую сеть, оставляющую по краю свободную мембрану; костализация резко выражена. Задние крылья относительно крупные, с редким, но крепким жилкованием. Скелет груди прочный; мускулатура и сам полет почти не изучены. Размер крыльев относительно тела изменчив, обычно велик, реже крылья длинные (Derbidae). К этому подтипу принадлежат некоторые цикадовые — Machaerotidae и многие Membracidae. Возможно, что сюда же следует отнести и своеобразную группу цикад — Derbidae (род Zoraida и близкие), отличающуюся довольно длинными, костализованными передними крыльями (рис. 39, 41).

4. Двукрылость тлей, или афидодиптеригия. Характерные насекомые умеренного пояса Земли — тли, Aphidoidea, обладают весьма специализованными крыльями; все строение тела как летательного аппарата заставляет выделить их в особую группу. Происхождение афидодиптеригии очевидно — ее источники находятся в примитивной двукрылости предков тлей; некоторое представление об этих формах можно получить из рассмотрения группы Psylloidea и, пожалуй, Psocoptera. Для двукрылости тлей характерна высокая степень костализации переднего крыла, которое обладает резко утолщенными жилками на переднем крае; последний — прямой или незначительно выпуклый. Также характерны — присутствие хорошо развитой, крупной птеростигмы, резко редуцированного жилкования остальной части крыла и, наконец,

удлиненная, треугольная форма крыла. Задние крылья небольшие, тесно связанные с передними, довольно постоянных размеров, редко редуцирующиеся до особо мелких размеров. Размеры крыльев относительно тела велики, в покое они складываются назад. Грудной отдел умеренно склеротизованный. Насекомые мелких размеров; полет активный, но мало изученный. К этому подтипу, не обнаруживающему особого сходства с каким-либо другим, принадлежат лишь один тип (рис. 43 и 44).

5. Двукрылость перепончатокрылых, или гименодиптеригия. Этот подтип весьма своеобразен и с трудом может быть обобщен в своих исходных формах с каким-либо иным, более примитивным. По видимому, все же следует предполагать формирование гименодиптеригии на материале каких-то форм невротиеригии, у которых возникли черты двукрылости при очень раннем образовании сильно склеротизованного грудного скелета, наряду с развитием мощной мускулатуры. Для гименодиптеригии характерна резкая костализация переднего крыла, заключающаяся в укреплении переднего края, частом развитии птеростигмы, превращении посткостального жилкования в крепкую сеть, состоящую из системы немногих прочных жилок, оставляющих мало укрепленным задний край. Заднее крыло относительно крупное (около $\frac{2}{5}$ — $\frac{1}{3}$ длины переднего), весьма постоянных размеров, тесно скрепленное с передним, составляющее с ним в полете одно механическое целое. Особенно характерно прочное строение грудного скелета, который образует весьма плотную коробку, несомненно обладающую большим «запасом прочности». Мышечный аппарат весьма сильно развит, вполне соответствуя скелету. Крылья относительно тела небольшой величины, часто очень короткие; в покое, как правило, складываются на спинке тела. Полет представителей этого подтипа, пожалуй, наиболее изучен и может быть охарактеризован как высоко управляемый и обладающий большим запасом мощности; биологическое значение полета для наиболее специализованных форм весьма велико и связано с добычей пищи для личинок (необходимость переноса тяжестей и большая длительность полета). Этот подтип включает в себе исключительно представителей отряда перепончатокрылых, Hymenoptera; различные, весьма многочисленные группы этого отряда иллюстрируют разнообразие видоизменений подтипа, изучение которых составляет вполне самостоятельную и обширную тему. Основные черты специализации заключаются в большем или меньшем развитии костализации и редукции посткостального жилкования, уменьшении размеров задних крыльев. Наиболее примитивными в этом ряду являются пилильщики — Tenthredinoidea, сем. Lydidae; другой конец ряда составляют, естественно, жалящие перепончатокрылые, Aculeata, например Vespidae. Другого рода видоизменение выражено в группах Ichneumonoidea и Braconidea и характеризуется крупными размерами крыльев, жилкование которых сравнительно слабое, хотя и достаточно сильно редуцировано. Вместе с тем, для этого видоизменения характерно сильное «облегчение» тела, обладающего небольшой головой, грудью, тонким брюшком и длинными придатками тела — антеннами, ногами, и часто длинным яйцекладом (некоторые Pimplinae и Braconidae), который сравним с церками других насекомых в отношении аэродинамического эффекта в полете. Оба первых видоизменения подтипа, наоборот, характерны коротким плотным телом; длинные придатки отсутствуют. Этот подтип непосредственно связывается с другим; с метадиптеригией; крайние формы с наиболее костализованными крыльями, как, например, некоторые Proctotrupoidea и Braconoidea, составляют переход к последнему (рис. 92—95).

6. Двукрылость крупных насекомых, или мегадиптеригия. К этому подтипу принадлежат различные насекомые, относящиеся к двум, весьма филогенетически далеким отрядам: чешуекры-

лым и равнокрылым. Эти, казалось бы, весьма несхожие насекомые объединены рядом особенностей. Таковы крупные или средние размеры тела и резко удлиненные крылья, обладающие умеренной костализацией жилкования наряду с редукцией большей части поперечных жилок. Задние крылья сравнительно крупные, обычно равны около $\frac{2}{5}$ длины передних, реже более короткие; жилкование довольно богатое. В покое насекомые складывают крылья назад. Грудной отдел, как правило, весьма массивен и прочно построен, обладая сильным мышечным аппаратом. Форма тела характерна: спереди оно более или менее утолщенное, мало заостренное, сзади резко утончающееся, острое; ноги короткие. Все это — определенные черты аэродинамической специализации тела. Размеры площади крыльев относительно веса тела небольшие. Полет изучен лишь у одной группы; именно у бражников, Sphingidae, которые характеризуются наиболее высокими показателями дальности (многие сотни километров) среди всех насекомых. Мегадиптеригия возникла из форм ширококрылости некоторых чешуекрылых (именно подтипа диплатидиптеригии), с одной стороны, и на основе гомодиптеригии цикадовых, с другой. Известные формы мегадиптеригии показывают разнообразие подтипа. Наряду с типичными представителями, характерными крупными размерами, массивным, аэродинамическим специализованным телом, хорошо развитыми задними крыльями, как например, чешуекрылые Sphingidae, равнокрылые Cicadidae и ископаемые Palaeontinidae, существуют более мелкие чешуекрылые — Cuculiidae, Psychidae (*Oiketicus*) и др., характерные более удлиненным телом. Другое видоизменение подтипа иллюстрируется чешуекрылыми — некоторыми Zygaenidae и Syntomididae (*Trichura*, рис. 91); у этих насекомых задние крылья обнаруживают значительно большие степени редукции, наряду со сравнительно незначительным удлинением передних и малым развитием грудного отдела. Возможно даже, что последний пример следует выделить в особую группу, что целесообразно сделать после более точного исследования. Биологическое значение полета весьма разнообразно; с одной стороны, для ряда групп чешуекрылых, например, Sphingidae, полет обеспечивает питание и расселение (насекомые питаются соком цветов на лету и далеко летают), другие группы тех же бабочек, вероятно, афаги (Psychidae, *Oiketicus*), и полет для них имеет чисто половое значение. Значение полета для певчих цикад мне не известно (защитное и расселительное?).

7. Настоящая двукрылость, или эвдиптеригия. К этому подтипу относятся большинство двукрылых и некоторые другие насекомые — наиболее морфологически специализованные формы двукрылости. Самым характерным является полная редукция задней пары крыльев при мощном развитии среднегрудного отдела тела — его скелета и мускулатуры, наряду с различными механическими, часто далеко зашедшими приспособлениями жилкования крыльев, формы тела и других особенностей. Полная концентрация летательной функции на передней паре крыльев, придатков среднегрудного отдела, повлекла редукцию других отделов груди, превратившихся в незначительные придатки среднегрудного скелета, несущие лишь соответственные пары ног с их мускулатурой. В строении всего тела, в первую очередь в его форме, наблюдаются различные специализации, из которых наиболее ярко выражено укорочение тела, непосредственно связанное с увеличением грудного отдела. Но наиболее характерные черты этого подтипа заключаются в особенностях строения крыльев, которые приобретают особую форму. Передний край крыла прямой, вершина заметно обособляется, термен очень велик и далеко заходит на задний край. Задний край крыла в основной половине образует различные перепончатые придатки — лопасти и пластинки, часто достигающие довольно больших размеров.

Особой сложности достигает обычно устройство базальной части крыла, его базали, в которой образуются механические приспособления, служащие для ее укрепления, — всякого рода складки, разрастания (утолщения) жилок, зацепки и щетинки. Положение крыльев в покое довольно различно, и наряду с обычным складыванием их на спинке тела очень часто имеет место лишь отведение назад и несколько в стороны. Известны, кроме того, и случаи утери способности складывания крыльев; таковы, например, жуужкала (*Bombuliidae*), среди которых имеются формы, держащие крылья в покое распростертыми в стороны. Подтип возник почти исключительно на основе невридиптеригии предков двукрылых; таковы, вероятно, были особые нижнемезозойские или пермские группы отряда *Paratriphoridae*, которые в своей эволюции очень быстро прошли стадию невридиптеригии, потеряв заднюю пару крыльев, одновременно усилив моторный аппарат — скелет груди и мышцы. Расцвет отряда двукрылых, долгая его история обусловили дальнейшую дифференциацию эвдиптеригии, давшей начало ряду вторичных группировок и даже подтипов. Подробный анализ всех превращений эвдиптеригии выходит за пределы настоящего обзора, являясь самостоятельной, достаточно обширной задачей. Уместно лишь отметить главные формы этого подтипа, указав важнейшие черты и пути дифференциации летательных приспособлений в них. Наиболее примитивными формами являются те двукрылые, у которых процесс костализации — сдвига и редукции жилок — зашел недалеко, но зато имеют место различные приспособления, укрепляющие основание крыла, его базаль. К этим формам относится большинство представителей *Rhagioidea* в широком смысле (четыре *Asilidae*, мухи *Rhagionidae* собственно), журчалки *Syrphidae*, кровососущие комары *Culicidae* и некоторые другие двукрылые. Большая часть представителей подтипа иллюстрирует различные случаи костализации крыльев, наряду с простым, мало укрепленным основанием крыла. Таково большинство представителей громадной группы мускоидных мух, *Schizophora*, группы длинноусых *Oligoneura*. Наконец, особую форму эвдиптеригии составляют, вероятно, цикады *Derbidae* (именно род *Muiria*; рис. 38), характерные удлинненными костализованными крыльями со своеобразно построенным основанием.

Перечисленные три группы, как мы видели, достаточно своеобразны и, несомненно, при ближайшем дальнейшем анализе обнаружат существование более дробной дифференциации. Для нас сейчас важно отметить лишь то, что этот подтип двукрылости явился в свою очередь источником для других подтипов, по существу лишь более дифференцированных и обособившихся его подгрупп. Таков подтип платидиптеригии, возникший на основе мало костализованных, снабженных усложненной базалью форм эвдиптеригии. С другой стороны, костализованные представители эвдиптеригии явились одними из исходных форм для описываемых ниже двух подтипов — костализованной и веерокрылой двукрылости.

8. Костализованная двукрылость, или метадиптеригия, характерна крайней степенью специализации жилкования, состоящего из немногих, очень крепких жилок на переднем крае крыла. Остальное жилкование слабое, редуцированное, иногда даже вовсе отсутствует. Задние крылья лишены жилкования, реже с жилкой, несущей скрепляющий аппарат. Иногда задние крылья отсутствуют. Этот подтип является производным двух источников: эвдиптеригии и гименодиптеригии; представители этих подтипов самостоятельно приобретают схожие черты, развивая и усиливая костализацию крыла. Развитие столь костализованных крыльев, свидетельствующих о большой частоте взмахов, сопровождается увеличением размеров грудного отдела тела — вместительности мощных мышц. К этому подтипу принадлежат различные двукрылые: комары *Tendipe-*

didae (особенно группа *Corynoneurinae*), *Heleidae*, мухи *Phoridae*, *Stratiomyidae* и некоторые *Sarcophagidae* (например р. *Nyctella*) и перепончатокрылые — различные *Chalcidoidea*. В этом подтипе, как и в предыдущем, также намечаются вторичные подразделения, характеризующиеся особенностями строения базали, формы крыла и тела. Этот подтип является крайней фазой превращения двукрылости, и, по существу, дальнейшая его эволюция заключается лишь в регрессивных процессах, именно в образовании особых форм перокрылости (см. стр. 143).

9. Веерная двукрылость, или стрессидиптеригия, характерна расширением крыловой пластинки, превращением крыла в широкую, веерообразную лопасть.

Этот подтип происходит из двух мало схожих между собой источников — архидиптеригии поденок и эвдиптеригии некоторых длинноусых двукрылых. Разное происхождение обуславливает довольно сильные отличия двух составляющих его групп — поденок *Brachycercidae* и мошек *Simuliidae*. Широкие крылья *Brachycercidae* мало костализованы и обладают радиальным жилкованием. *Simuliidae*, наоборот, имеют резко костализованные крылья. Тело представителей стрессидиптеригии укороченное, с сильно увеличенным грудным отделом. Поденки, кроме того, несут на конце тела длинные церки, присутствие которых, несомненно, обуславливает особые аэродинамические условия в полете. Этот подтип характеризует также, как и предыдущий, своеобразное крайнее видовозменение эвдиптеригии, именно в направлении увеличения поверхности крыла, его задней части (рис. 101, 125, в).

10. Веслообразная двукрылость, или копедиптеригия, включает лишь представителей характерных комаров длинноножек, *Tipulidae* и, отчасти *Limoniidae*. Эти насекомые выработали резко удлинненные, умеренно костализованные крылья с относительно мало редуцированным жилкованием, и что особенно характерно, с резко суженным основанием, базалью, которая приобрела своеобразное жилкование. Базаль у этих двукрылых образована крепкими, сильно сближенными жилками, которые, надвигаясь друг на друга, образуют узкую рукоятку крыла; сечение базали показывает своеобразную трубчатую структуру этого органа, состоящего из вогнутых и выпуклых жилок. Такое строение базали обуславливает большую ее прочность и эластичность. Жилкование пластинки характерно, кроме того, сдвигом в дистальную часть крыла поперечных жилок и развилков большинства продольных, что определяет своеобразие всего жилкования и аэродинамики крыла. Тело не несет черт приспособления к быстрому полету — не имеет обтекаемой формы; придатки тела — ноги и антенны — велики и тонки, брюшко длинное, тяжелое у самок и вздутое на конце у самцов. Копедиптеригия является очень древней формой двукрылости, впервые появившейся еще в юрское время. У этого подтипа наблюдается определенное сходство с веслокрылостью стрекоз и скорпионниц биттацид. Такого рода аналогичная специализация, возникшая совершенно самостоятельно на совсем разной основе (в одном случае длинокрылости и невридиптеригии, а в другом — двукрылости), несомненно, была следствием схожей среды и характеризовала выработку определенного рода полета. Сейчас еще невозможно точно охарактеризовать особенности «веслокрылого» полета; вероятно, для такого полета весьма полезно достижение наибольшей длины крыла при возможно меньшем сопротивлении в его основных частях (рис. 98).

11. Некостализованная двукрылость, или платидиптеригия. Этот подтип характеризуется развитием весьма широких крыльев, при этом почти вовсе лишенных черт костализации; как передний, так и задний край крыла почти одинаково укреплен. Жилкование

обильное, равномерно распространенное по всей пластинке крыла; базальная широкая, несущая многочисленные прерывы и различные вздутия жилок. Крылья, как и все тело, покрыты длинными волосками и чешуйками. Наиболее ярко этот подтип выражен у представителей своеобразного семейства двукрылых — бабочниц, *Psychodidae*. Сюда же, вероятно, следует отнести с известными оговорками и мух из сем. *Musidoridae*, у которых также почти полностью отсутствует костализация жилкования; крыло *Musidora* более узкое и почти голое, без волосков или чешуек, что резко его отличает от *Psychodidae*. Особенности полета вовсе не изучены; происхождение подтипа более или менее ясно: он, вероятно, является дериватом таких форм эвдиптеригии, которые мы наблюдали у *Culcidae* и близких (рис. 106).

12. Складчато-покровная двукрылость, или гетеродиптеригия. Этот подтип включает лишь единственную группу, семейство своеобразнейших клопов *Plataspidae*, которые обладают крупными, складывающимися поперек передними крыльями, снабженными сильно укрепленным передним краем и гребенчатым жилкованием дистальной, складывающейся части. Задние крылья меньше половины передних, с довольно простым радиальным жилкованием. Тело не несет аэродинамических приспособлений. Этот подтип является непосредственным производным некоторых форм разнокрылости и, вероятно, иллюстрирует высшую фазу развития летательных приспособлений в отряде *Heteroptera*. Способность поперечного складывания передних крыльев стоит во всем классе совсем особняком. Полет этих своеобразных насекомых совсем не изучен (рис. 56).

13. Двукрылость тараканов, или блаттодиптеригия. Сюда относятся мало известные насекомые, тараканы *Hupercompsa*, у которых развились очевидные признаки двукрылости. Передние крылья длиннее задних и обладают резко выраженными чертами костализации. Задние крылья довольно широкие, заметно костализованные, с широкой аноягальной лопастью и радиальным жилкованием. Полет не изучен; происхождение подтипа очевидно — он является прогрессивным дериватом блаттоптеригии, одного из наиболее первичных типов летательных приспособлений насекомых (рис. 20, а).

Возможно, что в качестве особого подтипа двукрылости следует поместить летательный аппарат своеобразных, еще очень слабо известных тропических *Zogareta*. Общий облик этих насекомых отчасти напоминает перепончатокрылых, отчасти сеноедов. Недостаточная изученность зоратер не позволяет вынести определенное решение об их полете (рис. 49).

Как мы видим, двукрылость подвергалась наиболее разнообразной дифференциации по сравнению с любым другим типом (рис. 137). Разнообразие источников, сама природа двукрылости, по видимому, наиболее прогрессивного и совершенного типа летательных приспособлений насекомых, являются естественным и очевидным объяснением этого факта.

6. ИСТОРИЯ ТИПОВ ЛЕТАТЕЛЬНЫХ АППАРАТОВ НАСЕКОМЫХ В ГЕОЛОГИЧЕСКИЕ ВРЕМЕНА

Существующие палеонтологические данные позволяют в настоящее время охарактеризовать состав фауны насекомых Земли, начиная с вестфальской эпохи карбона, и осветить филогенезы многих отрядов насекомых. Я сделал попытку на основе этих данных выяснить судьбу типов летательных аппаратов за все время известной геологической истории крылатых насекомых (рис. 138).

Наиболее древняя известная нам фауна насекомых вестфальского века и немногие более древние находки иллюстрируют уже разнообразно дифференцированные типы летательных аппаратов. Таковы длинно-

крылость различных *Palaeodictyoptera*; представленная в основе древнейшим, наиболее примитивным подтипом — архидолихоптеригией, причем представителей эвдолихоптеригии также было уже немало; широко распространенная блаттоптеригия тараканов, не обнаруживающая почти совсем аэродинамических приспособлений; далее прямокрылость *Protorthoptera* и *Protoblattoidea*, лишь отчасти соответствующая современному подтипу эвртоптеригии и, вероятно, являющаяся более древней

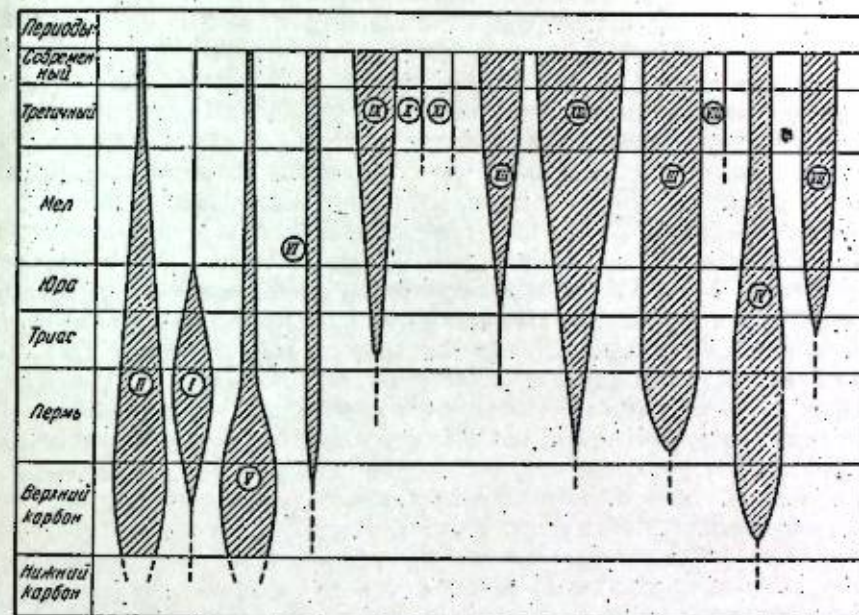


Рис. 138. Распространение в геологическое время типов летательных приспособлений. Типы обозначены заштрихованными полосами, отмеченными римскими цифрами (см. рис. 130, 131 и 135). Ширина полос примерно показывает распространенность типа в соответственный период.

формой этого типа; невроптеригия некоторых прямокрылых (*Mixotermitidae*), скорпионниц (*Metropatridae*) и других, еще недостаточно известных насекомых; наконец, последний, очень мало распространенный в то время тип — веслокрылость некоторых древнекрылых (например, *Brodia*).

Из перечисленных пяти типов, представленных в вестфальское время наибольшим распространением, вероятно, обладали длиннокрылость и блаттоптеригия. Невроптеригия и прямокрылость менее известны; относительно редкости находок первого из этих типов справедливо предположение, что причины этого зависят от трудности захоронения мелких крыльев и от неполноты наших палеонтологических знаний. Представителей веслокрылости мы знаем совсем немного.

Более поздняя, стефанская фауна карбона показывает сравнительно незначительные изменения в составе и распространении указанных типов. Значительно возрастает удельный вес прямокрылости и веслокрылости, что определяется развитием разнообразных групп прямокрылых и специализированных древнекрылых (*Megaseoptera*). Невроптеригия так же мало известна, как и в более древних отложениях. Оба наиболее распространенные типа — длиннокрылость и блаттоптеригия — остаются главными и к ним приближается по значению прямокрылость; такое соотношение сохраняется до конца карбона.

Материалы по фауне насекомых карбона мало освещают процессы формирования тех или других типов летательных приспособлений, позволяя

лишь зарегистрировать число представителей каждого типа. Наиболее древние крылатые насекомые принадлежат уже к сравнительно специализованному типу — длиннокрылости; предшественники, исходные формы этого типа, нам документально не известны. История наиболее низко организованных типов, блаттоптеригии и невроптеригии, также мало что дает для выяснения путей формирования других типов; блаттоптеригия впервые обнаруживается в виде вполне сформировавшегося типа; ископаемые остатки представителей невроптеригии очень немногочисленны. Остается лишь высказывать предположения, основанные на сравнительно-морфологических данных, о существовании в докаменноугольные времена исходных форм для длиннокрылости. Такого рода общий, прародительский тип строения крыловых органов должен был обладать чертами меньшей специализации. Он был менее аэродинамически приспособлен, чем длиннокрылость, т. е. крылья были более короткие, с индифферентным жилкованием. Вместе с тем, крылья этого исходного типа не несли покровных приспособлений, как это наблюдается в блаттоптеригии, — складывание их было несовершенным. По ряду признаков невроптеригии, пожалуй, стоит ближе всего к этому гипотетическому первичному типу строения, хотя также несет уже определенные черты аэродинамической приспособленности; исходный тип крыльев может отчасти иллюстрироваться строением переднегрудных крыльев некоторых *Palaeodictyoptera* и *Protoperlagia*; эти крылья (обычно называемые авторами осторожно «крыловидными придатками»); такого рода осторожность, на мой взгляд, вовсе излишня) коротки и снабжены радиальным и незначительным поперечным жилкованием. Некоторое удлинение этих крыльев, известное сужение основания, большее развитие жилкования, по плану, осуществившемуся на передних крыльях тараканов, но, конечно, далеко не достигшее сложности и обилия жилок типа блаттоптеригии, гомономное развитие крыльев на всех трех сегментах груди — таковы черты этого гипотетического предкового типа. Наиболее близки к нему невроптеригия и блаттоптеригия.

Длиннокрылость древнейших *Palaeodictyoptera* и *Protoblatoidea* могла возникнуть из первичного типа, несомненно, только через посредство особых форм невроптеригии, нам, правда, еще документально неизвестных. В справедливости такого предположения убеждают случаи формирования длиннокрылости различных сетчатокрылых (*Neuroptera*), проходившие значительно позднее, в пермское время, на основе невроптеригии их ближайших предков. Таково, несомненно, возникновение длиннокрылости сетчатокрылых *Mugmeleontidae* и близких групп; естественно предполагать то же самое и в эволюции карбоновых крылатых насекомых.

Происхождение веслокрылости древних *Megaseoptera* и других *Palaeoptera* очевидно; этот тип является дериватом, притом более аэродинамически специализованным, длиннокрылости. Другой путь формирования веслокрылости — из форм невроптеригии — в каменноугольное время, вероятно, не осуществлялся и имел место позднее, в эволюции других насекомых, именно *Mesopteroidea*. Прямокрылость возникла также на основе длиннокрылости и невроптеригии и знаменовала собой приобретение покровных приспособлений. Среди различных карбоновых насекомых можно видеть вполне отчетливо различные стадии формирования этих двух типов и их исходных форм.

Резюмируя данные о каменноугольных насекомых, мы видим, что в эту эпоху были представлены оба направления эволюции летательных органов — чисто летательные типы, в виде длиннокрылости и веслокрылости, и типы, имеющие покровный характер, блаттоптеригию и прямокрылость. Насекомые карбона, следовательно, уже «владели»,

в основном, главными экологическими нишами: «скрытыми», «тесными» пространствами, растительными зарослями и воздушной средой.

Значительнейшие изменения испытала инсектофауна Земли в пермское время. Основным было появление новых типов летательных приспособлений, еще отсутствовавших в карбоне; старые типы также претерпели заметные изменения. Главный каменноугольный тип — длиннокрылость — обнаруживает заметное сокращение в своем распространении, вследствие вымирания целого ряда карбоновых семейств древнекрылых и прямокрылых. Блаттоптеригия не претерпевает каких-либо изменений, но вследствие появления ряда новых групп ее удельный вес в фауне заметно снижается. Прямокрылость достигает широкого развития за счет расцвета цикадовых — различных *Auchenorrhyncha*, прямокрылых *Protorthoptera*. Также сильно увеличивается удельный вес веслокрылости, вследствие появления нового отряда — *Protolymenoptera*, близкого к карбоновым *Megaseoptera*, и расцвета стрекоз из отряда *ProtozYGoptera*. Но особенно характерным изменением ранее представленных типов было увеличение числа представителей невроптеригии, типа, очень мало известного среди карбоновых насекомых. Обилие представителей невроптеригии обусловлено богатым развитием отрядов *Mesoptera*, *Miomoptera* и некоторых других, остатки которых внезапно появляются в пермских отложениях.

Среди пяти главных типов летательных приспособлений пермских насекомых длиннокрылость уже не играет той исключительной роли, какую она имела в карбоне; основными типами являются прямокрылость, невроптеригия и блаттоптеригия.

Для фауны насекомых перми, однако, самым важным изменением было появление новых типов, именно покровнокрылости, перокрылости и двукрылости. Уже с нижнепермских отложений известны остатки жуков, вымерших *Protelytroptera* и некоторых других групп, являющихся представителями различных подтипов покровнокрылости. Основным источником этого нового типа была блаттоптеригия, представители которой пошли по пути дальнейшего усовершенствования покровных качеств передних крыльев и потери ими значения органов, создающих тягу в полете. Другой тип, появившийся, вероятно, с перми, — перокрылость — иллюстрируется находкой трипсов; источником этого типа, несомненно, были формы невроптеригии. В это же время впервые обнаружены представители типа, в дальнейшем достигшего весьма широкого развития, именно двукрылости; таковы редчайшие находки отряда *Archodonata* и, вероятно, виды мало известной группы *Kulojidae*. Источником этих первых форм двукрылости была длиннокрылость их вероятных предков, представителей *Paleodictyoptera*.

Как мы видели, в пермское время значительно увеличилось разнообразие летательных приспособлений насекомых. Все главнейшие современные типы были уже представлены в перми, правда, значительно еще отличаясь в своем распределении и развитии от более молодых инсектофауны. Лишь немногие, например ширококрылость, еще отсутствовали или не имели того значения, которое они приобрели позднее.

Оценивая существо пермских перемен, следует сказать, что они заключались, с одной стороны, в усовершенствовании покровных типов (появлении покровнокрылости, развитии прямокрылости и блаттоптеригии) и в специализации летательных типов. Прогрессивный тип — двукрылость — в перми только был намечен, не получив широкого развития. Хотя количественно формы летательного аппарата в пермское время значительно увеличились, но заметного качественного сдвига еще не произошло.

Фауна насекомых триаса очень мало известна; все, что до сих пор найдено, может лишь иллюстрировать дальнейший расцвет покровнокрыло-

сти, — об этом свидетельствуют разнообразные жесткокрылые, обнаруженные в немногих известных триасовых фаунах.

Значительно лучше известны различные юрские фауны, начиная с лейасовых до средне- и верхнеюрских. Остановимся сперва на рассмотрении судеб старых типов, появившихся еще в каменноугольное время.

Длиннокрылость становится второстепенным типом, хотя и получила известное «освежение» благодаря развитию новых форм длиннокрылости в виде сетчатокрылых *Mugmeleontidae*, *Chrysopidae*, *Raphidiidae*; возникли эти представители длиннокрылости из более древних сетчатокрылых, принадлежавших к типу невроптеригии. Другие новые формы этого типа возникли на основе невроптеригии *Mesoptera*; таковы *Orthophlebiidae* и особенно *Neorthophlebiidae*. Несмотря на эти новые примеры длиннокрылости, этот тип все же в удельном отношении ко всей остальной фауне остается незначительным; причиной этого является богатое развитие иных типов.

Прямокрылость и веслокрылость на протяжении юрского времени претерпевают мало изменений; особенно это справедливо по отношению к первому типу — широкое развитие цикадовых и прыгающих прямокрылых обуславливают распространенность прямокрылости в мезозое. Несколько иное положение создается с веслокрылостью; основные палеозойские группы этого типа в мезозое частью вымирают, частью же сильно сокращаются в своем разнообразии (стрекозы — *Zygoptera s. lato*); с другой стороны, в нижней юре впервые появляются скорционицы из сем. *Neorthophlebiidae*, среди которых образуются формы веслокрылости (из исходной длиннокрылости этой группы). Появление этих новых форм веслокрылости несколько компенсирует сокращение стрекоз этого типа.

Блаттоптеригия продолжает существовать в юрское время, не обнаруживая особого сокращения или обеднения представителями, и даже проявляет некоторую дифференциацию, о чем свидетельствуют формы сем. *Mesoblattinidae*, обладающие резко суженными надкрыльями (*Rhipidoblattina*, *Mesoblattina* и др.). Однако удельный вес этого типа падает вследствие богатого развития других типов. Невроптеригия в юре сильно сокращается в своем разнообразии и распространении; представители этого типа сохраняются лишь среди некоторых сетчатокрылых и, вероятно, других групп, от которых до сих пор не обнаружено остатков.

Но основной, наиболее характерной чертой юрской фауны является богатое развитие типов, появившихся еще в перми, но лишь в мезозое получивших большое распространение. Таковы покровнокрылость жесткокрылых и особенно двукрылость. В то время как в перми покровнокрылость была представлена редкими жуками, начиная с триаса и особенно с юры, этот тип получает широкое распространение, сохраняя его и до современной эпохи. Особенно же разителен внезапный расцвет двукрылости, обусловленный развитием двукрылых, появлением перепончатокрылых, некоторых равнокрылых (цикад *Palaeontinidae*), настоящих поденок; двукрылость при этом развивается в виде целого ряда подтипов, несомненно, приобретая большой удельный вес среди других типов летательных приспособлений.

Другой важной чертой юрской фауны является возникновение двух новых типов, в дальнейшем еще более увеличивающих свое значение. Таковы разнокрылость клопов, впервые появляющихся в средней юре, и ширококрылость, развившаяся у сетчатокрылых *Kalligrammatidae* и некоторых цикад. Источником для разнокрылости были особые формы прямокрылости некоторых цикадовых, приобретшие подразделенные передние крылья, на которых обособились участки различной плотности. Ширококкрылость сетчатокрылых сформировалась на основе невроптеригии их предков.

О судьбе перокрылости в юрское время сказать можно очень мало; нам известны лишь единственные находки представителей этого типа, что и в пермское время, именно трипсов.¹

На основе этого обзора юрской фауны насекомых можно с определенностью говорить о кардинальных изменениях, которые претерпели летательные приспособления в эту эпоху; в это время произошло серьезное обновление, модернизация органов полета насекомых. Старые типы частью значительно сократились в своем распространении, частью не претерпели каких-либо изменений. Появившиеся недавно или совсем новые типы значительно распространились, приобретя большое разнообразие, и по своему значению начали подавлять старые типы. Особенно крупную роль стали играть покровнокрылость и двукрылость. Оценивая эти перемены в целом, следует сказать, что к началу юрского времени произошел серьезнейший сдвиг в эволюции летательного аппарата насекомых, заключавшийся в развитии самого прогрессивного типа — двукрылости и появлении другого, также чисто «летательного» типа — ширококрылости.

Меловая фауна до сих пор очень мало изучена; известны насекомые лишь самых крайних, граничных отделов мела — наиболее древняя, тургинская фауна и, наоборот, самая молодая, ларамийская. Этих данных, конечно, далеко недостаточно для характеристики меловой фауны, особенно принимая во внимание большую длительность этого периода. Поэтому для наших целей приходится рассматривать после юры непосредственно фауну третичного периода, пропуская весь мел, во время которого произошли важные изменения, пока нам подробно не известны.

Значение третичной фауны насекомых позволяет довольно точно обрисовать распространение типов летательных приспособлений в эту эпоху. Древняя блаттоптеригия обнаруживает заметное сокращение в своем распространении, занимая сугубо второстепенное место среди других типов. Также мало распространена длиннокрылость, представители которой ограничиваются стрекозами и муравьиными львами.

Прямокрылость и веслокрылость мало изменяются с юрского времени, претерпевая, однако, заметные перемены в своем составе. Так, многие формы прямокрылости превращаются в другие типы (цикады, приобретающие черты двукрылости, ширококрылости и покровнокрылости, или некоторые прямокрылые, превращающиеся в представителей покровнокрылости), а другие группы, наоборот, развивают и расширяют этот тип (прыгающие прямокрылые). В составе веслокрылости также происходят перемены вследствие развития стрекоз *Zygoptera*. Невроптеригия еще более сокращается в своем распространении.

Более разительные изменения происходят с разнокрылостью и особенно перокрылостью и ширококрылостью. Эти типы, уже представленные в доюрское время, лишь в эту эпоху достигают широкого развития и разнообразия. Их расцвет обязан широкому развитию отряда клопов, обусловившему распространение разнокрылости некоторых чешуекрылых — членов типа ширококрылости — и, наконец, различных групп, представителей перокрылости, притом в виде ряда подтипов. Таковы чешуекрылые *Tineoidea*, мелкие ручейники *Hydroptilidae*, перепончатокрылые — некоторые *Chalcidoidea*; любопытно,

¹ Здесь уместно высказать известную неуверенность в существовании у мезозойских и особенно у пермских трипсов перокрылости. Дело в том, что еще в миоцене эти насекомые обладали сравнительно широкими крыльями, отнюдь не имевшими столь ярко выраженных черт перокрылости, как это имеет место у современных представителей отряда. Не исключена поэтому возможность, что древние трипсы были носителями летательных приспособлений типа невроптеригии и перокрылость развилась у них значительно позднее, лишь в кайнозое.

что древнейшие, наиболее ярко выраженные представители перокрылости, трипсы из третичных отложений, до сих пор недостаточно известны. Ширококрылость, представленная в мезозое одними лишь сетчатокрылыми — *Kalligrammatidae*, в третичное время сильно обогатилась за счет появления бабочек; это сразу же превратило ширококрылость в один из важнейших типов летательных аппаратов.

В течение третичного времени, вероятно, достигла своего апогея покровнокрылость; об этом свидетельствует не только развитие жесткокрылых, но и наличие этой формы летательных приспособлений в таких группах насекомых, которые ныне уже не представлены в фауне. Таковы, например, сеноеды из группы *Sphaeropsocidae*, известные из фауны балтийского янтаря.

Но самой характерной чертой третичной инсектофауны было широчайшее развитие двукрылости. Это обуславливалось появлением разнообразных групп поденок, жалящих перепончатокрылых, мускоидных двукрылых, тлей и других насекомых, приобретших черты этого типа. Расцвет двукрылости является наиболее яркой особенностью кайнозоя. Появление признаков двукрылости в столь различных группах насекомых, полная независимость этого эволюционного процесса в разных отрядах, конечно, не была случайностью; как уже мною неоднократно отмечалось, причины этого заключались в характере этого типа летательных приспособлений, определяющего наиболее высокие показатели полета — скорость, управляемость, величину нагрузки, короче говоря, наиболее совершенные его качества.

Кончая характеристику летательных приспособлений третичных насекомых, следует сказать о судьбе некоторых второстепенных типов, именно веерокрылости и других. В настоящее время известны остатки лишь единственного представителя отряда *Strepsiptera* (*Mengea tertiaria* Mel.; рис. 68), который иллюстрирует довольно примитивную форму этого типа. Ископаемые представители двух других типов — пальцекрылости и хвостокрылости — еще не известны. Не следует, однако, утверждать, что в третичное время оба этих типа действительно еще не были представлены. В справедливости этого предположения убеждают, с одной стороны, редкость представителей этих типов ныне и, с другой, — высокая современная дифференциация как пальцекрылости, так и хвостокрылости, заставляющая предполагать долгую историю. Несомненно, уже в третичное время оба типа были представлены в фауне, и лишь сравнительная редкость и малое разнообразие этих насекомых были причиной отсутствия их ископаемых остатков.

Остается сказать несколько слов о современных взаимоотношениях типов летательных аппаратов, о значении каждого из них в фауне. Описывая ископаемые фауны насекомых, необходимо все время делать поправку на основную особенность палеонтологического материала — его неполноту. Особенно важно это именно по отношению к насекомым, обитателям суши, притом подвижным и мелким животным, обладающим относительно нежным скелетом, сохранность которого при захоронении обуславливается редким сочетанием благоприятных условий. Крайнее разнообразие экологии насекомых ставит их различные группы в очень разные отношения к условиям захоронения, иначе говоря, обуславливает отбор определенных форм, почему известные ископаемые комплексы, несомненно, лишь отчасти соответствуют реально существовавшим фаунам. Все сказанное заставляет с осторожностью проводить сравнение третичной и современной фауны; неправомерно в ископаемых комплексах каких-либо современных групп еще не доказывает действительного их отсутствия в то время. Более достоверно обилие ископаемых форм данной группы при бедности их в современной фауне. На основе этих предпосылок известны

отличия современной фауны от третичной приходится расценивать очень различно. Отсутствие или малое распространение в третичных отложениях представителей редких современных типов (веерокрылости, пальцекрылости, хвостокрылости, невроптеригии), равно как относительная редкость форм ширококрылости, вероятно, не является характерной чертой третичной фауны. Значительно важнее относительная частота нахождения ископаемых представителей таких типов, как блаттоптеригия и длинокрылость, ныне сугубо второстепенных членов фауны. Затруднительно дать строгий анализ значения более широко распространенных типов, как прямокрылости, разнокрылости и покровнокрылости; по видимому, эти типы достигли своего апогея в прошлом, и современная фауна их представителей меньше, чем третичная. Иное отношение имеет место для перокрылости и двукрылости: есть все основания предполагать, что ныне эти оба типа находятся в процессе дальнейшего роста и дифференциации.

Этот предварительный обзор геологической истории типов летательных приспособлений весьма схематичен и не точен в деталях; подробное освещение истории и превращений отдельных типов может быть получено лишь при более пристальном изучении отдельных отрядов и групп крылатых насекомых. Основная цель этого очерка заключалась в выяснении главных отличий отдельных фаун прошлого и судеб отдельных, главнейших типов в геологическом времени.

7. КЛАССИФИКАЦИЯ ТИПОВ ЛЕТАТЕЛЬНЫХ АППАРАТОВ И ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКАЯ СИСТЕМА НАСЕКОМЫХ

Необходимо обрисовать отношения установленной классификации типов летательных аппаратов насекомых к их реальной филогенетической системе. Прежде всего следует отметить характерные черты классификации типов, которые заключаются в их параллельном развитии и конвергенции; для многих типов характерно возникновение их из разных источников, своего рода полифилия. Все это с большой очевидностью показывает совсем особое значение установленной классификации, иллюстрирующей развитие одной определенной функции и отнюдь не освещающей конкретные филогенезы или филогенетическую систему насекомых.

Сложность взаимоотношений и путей эволюции этих функциональных типов вместе с тем, несомненно, является отражением тех реальных филогенетических процессов, которые проходили в истории различных отрядов крылатых насекомых. Говоря более точно, эволюция типов, их превращения, отражают различные изменения отношений насекомых со средой обитания.

Для большей ясности высказанного положения необходимо кратко и сжато охарактеризовать основные черты типов летательных аппаратов, показав их эволютическое значение. Все типы естественно можно распределить на несколько групп.

Исходные или примитивные — блаттоптеригия и невроптеригия.

Специализованные — длинокрылость, ширококрылость, прямокрылость и покровнокрылость. Сюда же, в качестве узко специализованных типов, следует отнести веерокрылость, пальцекрылость, хвостокрылость, веерокрылость и, наконец, разнокрылость.

Прогрессивные — единственный тип, двукрылость или диптеригия.

Регрессивные — единственный тип, перокрылость (птилоптеригия).

Эта схема позволяет наметить основные черты эволюции и истории летательной функции насекомых.

Исходные типы — блаттоптеригия и невроптеригия — были теми первыми формами летательного аппарата, посредством которого древнейшие насекомые смогли держаться и несовершенно передвигаться в воздушной среде. Черты первичного покровного характера блаттоптеригии оказались причиной, обеспечившей сохранение этого древнего типа до сих пор; потребность в полете у представителей блаттоптеригии крайне ограничена и они прибегают к нему очень редко, ведя скрытый, обычно почвой образ жизни. Другой исходный тип — невроптеригия — ныне представлен немногими, реликтовыми формами; однако несомненно, что раньше эта форма летательного аппарата была гораздо более обычной и явилась источником для целого ряда других типов. Невроптеригию следует охарактеризовать как первую ступень специализации первичных зачатков крыльев на основе исчезновения всякого рода уплотнений (первично существовавших в зачатках крыльев — частях покрова тела), т. е. начало пути совершенствования крыльев преимущественно посредством улучшения летательных качеств, без развития защитных, покровных приспособлений; этим невроптеригия коренным образом отличается от блаттоптеригии.

На основе этих двух исходных, примитивных типов развиваются все другие, в первую очередь специализованные: лишенные покровных приспособлений (длиннокрылость и ширококрылость) и развивающие такие особенности (прямокрылость и покровнокрылость). Каждый из этих типов четко определяет взаимоотношения насекомого со средой обитания.

Длиннокрылость является древнейшим типом, в котором осуществлялось усовершенствование летательных качеств. Существо этого процесса заключалось в удлинении крыловой пластинки и усилении мышечного аппарата, что обусловило ускорение полета и вместе с тем способствовало увеличению размеров насекомого вплоть до выработки настоящего гигантизма; такого рода особенности типа, наряду с отсутствием каких бы то ни было защитных или покровных приспособлений, объясняют кратковременность геологического существования типа, неоднократно возникавшего в различных филогенетических ветвях стрекоз, прямокрылых, сетчатокрылых и других групп; современные формы типа — почти все хищники.

Ширококрылость, или платиптеригия, показывает иной путь эволюции функции полета, осуществившийся геологически более поздно. Усовершенствование летательных качеств в этом типе проходило посредством расширения пластинки крыла; это позволило увеличить подъемную силу крыльев без существенного усиления мышечного аппарата и без увеличения скорости полета, притом даже с развитием планирования (что совсем необычайно для насекомых). Представители типа все растительноядные насекомые, реже не принимают во взрослом состоянии пищи; скорость полета поэтому не имеет непосредственного отношения к функции питания. Имеют широкое распространение самые различные «отпугивающие» или, наоборот, покровительственные окраски.

Специализованные типы, характерные развитием покровных приспособлений, очень ярко отражают связи насекомого со средой. Прямокрылость, или ортоптеригия, характерна сочетанием в передних крыльях как особенностей защитных свойств покрова, так и летательных приспособлений органа взмаха, крыла, совершающего активные движения в полете. Эти насекомые — обитатели зарослей растительности, реже открытых каменистых степей; для них характерны хорошее развитие ног и способность к бегу или к прыжкам, причем использование крыльев является в их био-

логии важным и частым. Другой тип, в котором покровные, защитные приспособления хорошо развиты, — покровнокрылость — характерен полной утерей передними крыльями функции органа взмаха и превращением их в покрывки, или надкрылья, чисто защитные образования, не совершающие во время полета взмахов. В биологии представителей покровнокрылости полет является в целом относительно второстепенной функцией, к которой эти насекомые обычно прибегают лишь в определенных периоды жизни. Покровнокрылость позволила ее представителям обитать в таких условиях, в которых большинство других насекомых жить не может, — в воде, в почве, в гниющих, полужидких органических веществах.

Наконец, на основе исходных типов — невроптеригии и блаттоптеригии — развиваются два важных типа летательных приспособлений, притом имеющие взаимно противоположное эволюционное значение, именно единственный прогрессивный тип — двукрылость, или диптеригия, и регрессивный — перокрылость, или птилоптеригия.

С другой стороны, описанные выше специализованные типы дали начало ряду узко специализованных типов, таких, как веслокрылость, или копенптеригия, пальцекрылость, или дактилоптеригия, хвостокрылость, или уроптеригия, и веерокрылость, или стрепсиптеригия. Значение этих форм летательного аппарата относительно других типов невелико и поэтому, в целях большей краткости, их можно подробно не обсуждать.

Особое место занимает гетероптеригия, которая развилась на основе прямокрылости, одного из специализованных типов. При этом, однако, гетероптеригия не приобрела характера узкой специализации, а явилась особым усовершенствованием летательного аппарата в направлении улучшения как покровных, так и летательных качеств. Этот тип в дальнейшем образовал некоторые формы прогрессивного типа — двукрылости.

Существо прогрессивного типа — двукрылости, или диптеригии — его эволюционное значение заключается в достижении особо высоких летательных качеств: скорости, управляемости, большой подтемной силы, длительности. Самым характерным является увеличение скорости взмаха, его большая частота в единицу времени; это по существу определяет все другие качества полета. Эта особенность диптеригии осуществилась концентрацией функции взмаха на передней паре крыльев. Биология представителей этого типа весьма разнообразна; характерно, что полет этих насекомых играет всегда очень большую роль в их жизнедеятельности. Прогрессивный характер двукрылости доказывается, кроме того, тем, что черты этого типа появляются всегда в наиболее молодых ветвях различных филогенетических стволов. Двукрылость развилась не только на основе исходных, примитивных, типов — невроптеригии и блаттоптеригии, но и из ряда других, таких, как длинокрылость, ширококрылость, прямокрылость и разнокрылость; можно сказать, что этот прогрессивный тип возник не менее чем из 7 источников.

Своеобразна история регрессивного типа — перокрылости или птилоптеригии. Этот тип, также как и двукрылость, возник из разнообразных источников: из исходного типа, невроптеригии, из ширококрылости, покровнокрылости и, наконец, из самой двукрылости. Эволюционно-биологическое значение перокрылости очевидно: это естественное приспособление летательного аппарата насекомого при

достижении им особомелких размеров. В этих случаях удельный вес насекомого в воздухе становится настолько малым, что роль опоры, благодаря вязкости воздуха, могут выполнять длинные щетинки или волоски: необходимость в сплошной крыловой пластинке отпадает. Как известно, уменьшение размеров насекомых — очень широко распространенное явление в эволюции всего класса. Причины уменьшения размеров тела очень многообразны и в основном сводятся к приспособлению к обитанию в ограниченных растительных субстратах (например, отдельных органах высших растений — цветах, плодах, листьях или искусственных образованиях — галлах) или паразитированием в насекомых или других животных. Эти приспособительные эволюционные процессы осуществлялись в самых различных группах.

Этот сжатый обзор эволюционных превращений летательного аппарата насекомых показал пути, по которым проходили изменения летательных органов во время действительных филогенетических процессов различных отрядов и групп всего класса. Летательная функция и органы, ее осуществляющие, за время всей истории крылатых насекомых, следовательно, испытали сложные превращения; исходные, примитивные типы образовали различные специализованные, которые в свою очередь послужили источником для некоторых узко специализованных, с одной стороны, и для единственного прогрессивного, с другой. Существовал и прямой путь превращения исходного типа непосредственно в прогрессивный. Наконец, особый регрессивный тип летательных особенностей возникал из самых разнообразных форм, как из исходного и ряда специализованных типов, так и из прогрессивного.

Теперь уместно задать вопрос, каково же значение установленной классификации для изучения филогенеза и выяснения системы насекомых? В эволюции насекомых, как и любой другой группы организмов, имели место превращения, вернее, изменения во всех их особенностях организации, развития и биологии; но самым главным в эволюционном процессе является неравномерность изменений тех или других особенностей, выделение основных, наиболее важных, «ведущих» черт. Для насекомых такими главными особенностями, обособившими их от других членистоногих, было совершенствование органов дыхания (развитие обширной и совершенной трахейной системы), с одной стороны, и с другой, интеграция отделов тела в связи с концентрацией органов передвижения в одном, грудном, отделе, наряду с совершенствованием этих органов и, в особенности, выработкой совсем нового способа движения — полета. Это определяет значение функции полета и органов, ее осуществляющих, в филогенезе насекомых. В дальнейшей эволюции насекомых, в процессах дивергенции отрядов и групп, кроме упомянутых выше особенностей, стали иметь важное значение изменения пищеварительной системы, заключающиеся в изменениях физиологического характера и отражавшиеся на скелете насекомого, именно на строении ротовых органов. Другое очень важное новое направление в эволюции насекомых заключалось в усложнении развития, выработке всякого рода личиночных форм; это позволило насекомым значительно расширить свои экологические ареалы, а также и свою кормовую базу.

Резюмируя все сказанное о путях эволюции крылатых насекомых, следует сказать, что разные группы насекомых в ходе своей эволюции обладали и различными «ведущими» особенностями, изменения которых обуславливали тот или иной путь их филогенеза. Изменения полета, следовательно, являются одной из основных, древних черт, определявших пути эволюции большинства групп; следует, однако, заметить, что значение этой особенности в эволюции той или другой группы часто очень различно.

Особо важное значение в эволюционном процессе имели изменения летательных органов в ранние этапы филогенеза насекомых, в то время когда формировались основные подразделения крылатых насекомых, отделились древнекрылых и новокрылых. Само подразделение класса на эти две большие группы обусловлено особенностями крыльев, приспособлением их лишь к полету или к одновременному выполнению роли и органов покрова.

Весьма значительна была роль полета в эволюции отдела древнекрылых; в этой группе насекомых летательные органы были самым «главным» участком их тела и их изменения играли ведущую роль в эволюции. У древнекрылых мы наблюдаем все видоизменения длинокрылости, вплоть до наиболее совершенной метадолихоптеригии современных стрекоз; в этой же группе наблюдается развитие веслокрылости, возникающей еще в нижнепермское время. Наконец, среди древнекрылых впервые возникли формы двукрылости, притом также очень давно, еще в палеозое. Другие особенности играли в эволюции древнекрылых вполне подчиненную роль и лишь у одной, притом наиболее молодой группы, приобрели черты двукрылости, именно у поденок, ведущее место в эволюционном процессе заняли особенности превращения, вернее, экологии фаза развития; отчасти это можно сказать и относительно отряда стрекоз.

В эволюции новокрылых насекомых полет играл несколько меньшую роль вследствие развития типов, обладавших хорошо выраженным «покровным» характером, возникшим гораздо раньше чисто «летательных» типов. Другой причиной подчиненного эволюционного значения летательной функции в отряде новокрылых было усовершенствование пищеварения и в том числе ротовых органов, а также и усложнение развития, выработка сложного превращения. Нельзя, однако, дать полное и точное определение значения летательных особенностей для всей группы новокрылых; необычайное разнообразие и обилие этих насекомых дают примеры как ведущего значения этой функции в эволюции некоторых групп новокрылых, так и полного ее отсутствия, вследствие бескрылости. Место не позволяет подробно рассматривать все группы этого громадного отдела класса насекомых, заключающего подавляющее большинство современных насекомых (замечу, что такого преобладания в фауне новокрылые достигли уже с первой половины мезозоя). Необходимо лишь отметить, что в некоторых отрядах, например жесткокрылых, тараканов, прямокрылых, превращения летательной функции не играли важной роли в их филогенезе. С другой стороны, филогенез таких отрядов, как перепончатокрылые, двукрылые, чешуекрылые, определялся в значительной степени эволюцией их летательных органов; в биологии этих насекомых полет в громадном большинстве случаев играл важнейшую роль, будучи связан как с добычей пищи, так и с размножением, не говоря уж о расселении. В этих наиболее молодых, ныне цветущих отрядах насекомых мы наблюдаем превращения летательного аппарата от исходного типа неврптеригии (у чешуекрылых) или специализованного типа ширококрылости до различных форм (подтипов) двукрылости, возникающих самостоятельно во всех этих трех отрядах. Также самостоятельно в этих отрядах возникают подтипы перокрылости (птилоптеригии), вызванные однородными взаимоотношениями со средой.

Классификация и эволюция летательных аппаратов насекомых очень важны для освещения конкретных филогенезов большинства групп крылатых насекомых и позволяют выяснить причины и пути, вернее, направления, эволюционного процесса, а также оценить характер наблюдаемых изменений, установить их прогрессивный, регрессивный или специализованный характер.

V. ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Заканчивая настоящий обзор летательных особенностей насекомых, можно подвести итоги современным успехам наших знаний в этой области энтомологии и обрисовать ближайшие перспективы дальнейших исследований.

1. МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ ЛЕТАТЕЛЬНЫХ АППАРАТОВ

В настоящее время изучены особенности скелета и мускулатуры грудного отдела у представителей разнообразных групп. Морфология некоторых видов насекомых исследована с большой, почти исчерпывающей полнотой; эти описания позволяют в большинстве случаев проводить точную гомологизацию отдельных элементов скелета и мускулатуры у различных форм, освещая, таким образом, пути эволюционных изменений летательного аппарата в целом и его частей.

Несомненные успехи, достигнутые к настоящему времени, показали, однако, большую сложность строения летательного аппарата насекомых, наряду со сравнительным разнообразием его в отдельных группах. Это обстоятельство значительно уменьшает достижения морфологических исследований некоторых немногих представителей крылатых насекомых; разнообразие насекомых, наличие многих типов строения летательных приспособлений определяют относительную незначительность всего до сих пор сделанного.

Установление типов летательных приспособлений само по себе заставляет заново оценить существующие морфологические описания; мы не можем теперь довольствоваться наличием описаний по отдельным отрядам или другим систематическим группам, — необходимо осветить морфологию летательного аппарата и его изменений по различным типам, которые, как мы видели, далеко не соответствуют систематическим категориям.

По целому ряду типов весьма немногочисленны или почти вовсе отсутствуют точные данные о строении скелета и в особенности мускульного аппарата груди, например для перокрылости, блаттоптергии, хвостокрылости и др. Особенно могут быть плодотворны такие исследования, если их проводить на группах насекомых, в которых наблюдаются переходы от одного типа к другому; в этих случаях можно будет осветить механическое значение наблюдаемых изменений и подойти к пониманию их причин. В этого рода работах, несомненно, смогут быть показаны пути формирования тех или других особенностей, выяснены, например изменения, наблюдаемые во время жизни взрослого насекомого, возникающие вследствие упражнения.

Другого рода морфологические исследования летательных аппаратов насекомых до сих пор еще очень недостаточны, хотя и имеют весьма важное значение для понимания механизма полета. Я имею в виду строение

основного органа полета, крыла. Все, что до сих пор сделано, ограничивается по существу лишь описанием скелета — жилкования крыла, притом почти исключительно его пластинки. Почти вовсе не известно строение основания крыла — части, испытывающей наибольшие напряжения в работе; очень мало изучено строение его поверхности, очень важное для понимания аэродинамических процессов взмаха; еще менее известно тонкое строение самого вещества крыла, перепонки и жилки его, — структура вещества крыла позволяет осветить его прочность в различных участках, играющих различную аэродинамическую роль при взмахе. Эти, так сказать, «птеригологические» исследования представляют выдающийся интерес для понимания полета насекомого и до сих пор находятся в самом зачаточном состоянии. Необходимо заметить, что первые шаги в этой области сделаны и дальнейшие пути уже достаточно четко намечены.

Едва ли стоит перечислять отдельные темы будущих работ по освещению строения летательного аппарата насекомых. Основным условием правильного развития наших знаний в этой области является необходимость вести исследования, опираясь на историю развития летательных приспособлений; такой эволюционной схемой может явиться установленная мною классификация типов. С другой стороны, различные частные морфологические вопросы этой проблемы до сих пор весьма мало освещены, хотя и крайне важны для освещения механизма полета. Развитие исследовательской работы в указанных условиях и направлениях даст наиболее ценные результаты.

2. ИССЛЕДОВАНИЯ ПРОЦЕССА ПОЛЕТА

Основной вопрос, требующий разрешения, — освещение процесса взмаха крыла насекомого — до сих пор окончательно не разрешен. К настоящему времени проделана уже очень большая работа — выяснены в общих чертах траектории крыла в полете, роль главных скелетных элементов и мышц груди, движущих и расправляющих крылья. Получены некоторые данные по скорости движения, управляемости, величине нагрузки в полете; делались немногие попытки расчета работы летящего насекомого, сравнения с другими летающими животными. Достигнуты определенные успехи в выработке методики изучения полета насекомых, как оптической (киносъемка), так и динамометрической. Но основной недостаток всех известных мне исследований механизма полета насекомых заключается в случайности материала. Проведенные точные наблюдения весьма обесцениваются их разрозненностью и отсутствием плана в их подборе.

Ко всем исследованиям по механике с еще большим правом относится высказанный мною выше упрек в отсутствии эволюционного подхода к изучаемому материалу. Все работы по исследованию особенностей полета насекомых были очень мало связаны с какой-либо классификацией летающих насекомых: материал для изучения, например скорости, нагрузки или управляемости брался исследователями-механиками совершенно случайно. Все это с ясностью определяет ценность полученных данных, которые хотя и достаточно точны, но могут характеризовать особенности полетной функции насекомых лишь в самых общих чертах. Несомненно, что случайность в подборе материала определяет и неполноту общей характеристики полета насекомых — высшие показатели, например, скорости или нагрузки до сих пор не известны; формы насекомых, которые должны иметь эти показатели (о чем мы можем с ясностью судить на основе изучения путей эволюции типов летательных приспособлений), не изучались механиками, которые этих насекомых не имели в руках и про-

сто их не знали. Таковы основные методологические недостатки современных исследований по механике полета.

До сих пор почти вовсе не изучены детали особенности аэродинамики взмаха, именно поведение пластинки крыла — его перегибание и сгибы различных участков. Знание этих особенностей весьма важно для понимания процесса полета. Для изучения поведения крыла во время взмаха необходимо усовершенствовать существующую технику фотографирования; нужно добиться одновременной съемки объема под разными углами, притом применяя увеличение, хорошее освещение и контрастные окраски крыла. Непосредственный анализ естественного поведения крыла во время взмаха следует контролировать параллельными исследованиями механических качеств тех же крыльев в особых аэродинамических установках, именно «продувая» крылья на разных скоростях и под разными углами.

Очевидна большая трудность осуществления этих пожеланий — необходимо провести очень серьезную конструкторскую работу по выработке нужной аппаратуры.

Кроме того, до сих пор не освещена теоретическая сторона проблемы машущего эластичного крыла изменчивого профиля. Простое приращение теории винта самолета к пониманию аэродинамики крыльев насекомых неправильно и может иметь лишь ограниченное, частное применение в объяснении отдельных моментов.

Наконец, также совсем не изучена аэродинамика тела летающих насекомых, именно тех, которые обладают наиболее быстрым полетом. Приспособления, улучшающие обтекаемость тела, — всякого рода изменения формы, волоски, щетинки, пластинки — очень разнообразны и многочисленны и, вероятно, имеют большое значение для полета, что, однако, до сих пор еще не установлено точными данными. Изучение аэродинамических приспособлений тела является одной из важных задач будущего.

Весьма мало до сих пор известна физиология летающего насекомого: существующие исследования по газовому обмену, циркуляции гемолимфы лишь намечают пути дальнейших работ. Особый интерес представляет проблема действия мышечного аппарата и его нервная регуляция, имея в виду необычайную быстроту движений крыльев, у некоторых форм превышающую 300 взмахов в одну секунду, что, вероятно, является совсем исключительным явлением среди всего животного мира. Изучение физиологии полета насекомых — широчайшее поле для будущих исследований, до сих пор почти вовсе не затронутое.

Совсем особая область изучения полета объединяет исследования колебательных явлений в полете. Изучение звуковых колебаний наряду с исследованием функций некоторых органов (например жужжалец двукрылых), несомненно, сможет пролить свет на особенности полета. До сих пор в этом направлении сделано очень мало.

3. ЗНАЧЕНИЕ ЭВОЛЮЦИОННО-ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКОЙ МЕТОДИКИ В ИЗУЧЕНИИ ПОЛЕТА

Как уже мною неоднократно отмечалось, наиболее точные и ценные результаты при исследовании полета насекомых могут быть получены лишь при проведении этих работ на основе определенной эволюционной схемы взаимоотношений типов летательных аппаратов. Предложенная мною система типов позволяет при изучении тех или иных вопросов проблемы полета насекомых подбирать материал для исследования не случайно, как это делалось до сих пор, а строго по плану; установленная классификация типов прямо указывает определенные группы насекомых, среди

которых можно будет найти наиболее характерные выражения исследуемых особенностей.

Это очевидное положение нуждается еще в пояснении и известном уточнении. Схема взаимоотношений типов и их подразделений, данная в этой книге, является первым опытом такого рода и, несомненно, не лишена ошибок и неточностей, которые со временем могут быть обнаружены и исправлены. Такая неизбежная неточность схемы, однако, не является препятствием для ее использования в качестве руководства при исследовании полетных особенностей. В случае потребности максимального уточнения взаимоотношений и подразделений того или другого типа или подтипа необходимо возможно шире анализировать современный фаунистический состав групп насекомых, составляющих данный тип. Это позволит значительно подробнее охарактеризовать особенности и связи изучаемого типа и даст нужный материал для исследователя.

Изучение летательных приспособлений в пределах определенных небольших групп насекомых, например семейств, обещает дать наиболее ценный материал как для понимания развития тех или других приспособлений, так для освещения путей и причин осуществившихся путей эволюции данных групп. Особенно это очевидно в отношении тех насекомых, полет которых имеет большое значение в их биологии, например перепончатокрылых и большинства двукрылых или чешуекрылых.

Наконец, важным условием достижения наибольшей точности в изучении полетных особенностей является полнота охвата всего современного фаунистического состава изучаемой группы. Обычный сравнительно-анатомический метод исследования — более или менее случайный выбор немногих форм — не позволит выяснить точно существующего разнообразия и распространения той или иной особенности. Поэтому основой такого рода исследований должна быть обстоятельная и полная систематическая обработка выбранной группы насекомых. Высказанные положения имеют гораздо более широкое поле применения и отнюдь не ограничиваются областью изучения полета насекомых; обоснование этого утверждения, правда, далеко выходит за рамки настоящего очерка.

ЛИТЕРАТУРА¹

- * * * 1911. Быстро действующий кинематограф (последние работы Института Марен по исследованию полета насекомых).— Автомобиль и воздухопл., 1911, № 6, стр. 145—147; № 7, стр. 176—179.
- Воробьев В. И. и Дыбовский. 1939—1940. Авиация в природе.— Самолет, 1939, № 22, стр. 24—27; 1940, № 2, стр. 11—12; № 4, стр. 14—15; № 5, стр. 15—16.
- Джевецкий С. 1887. Аэропланы в природе. Опыт новой теории полета. СПб.
- Елачич Е. А. 1907. Приспособление животных к передвижению по воздуху. СПб., изд. Д. К. Тихомирова, стр. 1—70.
- Ксандров Дм. Н. 1925. Полеты в природе. Харьков, Аэрохим, стр. 1—24.
- Кузнецов Н. Я. 1915. Насекомые чешуекрылые (Insecta Lepidoptera). Том. 1, вып. 1.— Фауна России и сопредельных стран.
- Лебедев. 1924. Полеты птиц и насекомых. Харьков, 24 стр.
- Мартынов А. В. 1938. Очерки геологической истории и филогении отрядов насекомых (Pterygota). Часть 1. Palaeoptera и Neoptera Polyneoptera.— Тр. Палеонт. инст. АН СССР, т. VII, вып. 4.
- Полетаев Н. 1881а. К вопросу о значении жужкалец мух для полета.— Тр. Русск. энт. общ., XII, стр. 222—236.
- 1881 б. О крыловых мускулах булавоусых бабочек. Тр. Русск. энт. общ., XIII, стр. 112—125.
- Рыжин А. Н. 1910. Новейшие успехи воздухоплавания. СПб., стр. 136, 8 табл.
- Родендорф Б. Б. 1946. Эволюция крыла и филогенез длинноусых двукрылых Oligoneura (Diptera, Nematocera).— Тр. Палеонт. инст. АН СССР, т. XIII, вып. 2; 1—102, 16 табл.
- Слесарев В. А. 1910. Измерение динамометром работы полета мухи.— Воздухоплаватель, 1910, № 11.
- 1912. О полете насекомых.— Техника воздухопл., 1912, № 1.
- 1914. Полет насекомых.— Техника воздухопл., 1914, № 4—5, стр. 131—135.
- Тихомиров М. К. 1937. Полет птиц и машины с машущими крыльями. ОНТИ НКТП СССР, 126 стр.
- Цюлковский К. Э. 1911. Устройство летательного аппарата птиц и насекомых.— Техника воздухопл., СПб.
- Швайковский И. 1937. Аэродинамические особенности насекомых.— Докл. АН СССР, XVII, стр. 77—80.
- Швацвич Б. Н. 1948. О соотношении отрядов высших насекомых в связи с происхождением полета.
- II. Разделение Pterygota на серии отрядов по высоте организации. Зоол. журн. т. XXVII, вып. 2, 137—148, 1 рис.
- Щербиневский Н. 1934. Высота полета насекомых.— Изв. ЦИК, 1934, № 237.
- Ярковский В. 1914. Полет в природе.— Техника воздухопл., 1914, № 2—3, стр. 77—95.
- Абрамовский Е. 1913. Die dynamische Drucklinie am Insekten und Vogelflug. Bericht Akad. Wiss., Stockholm.— Deutsche Luftfahrer Ztschr., 17, Nr. 4.
- Adolph G. 1880. Über Insektenflügel.— Nova Acta Acad. Leop. Carol., XLI.
- 1881. Berichtigung. Hymenopterenflügel.— Zool. Anz., 4, 1881, p. 187.
- 1883. Zur Morphologie der Hymenopterenflügel.— Nova Acta Acad. Leop. Carol., XLVI.
- 1884. Über Insektenflügel.— Nova Acta. Leop. Carol., XLVII.
- Amans R. 1883. Essai sur le vol des insectes.— Rev. Sci. Nat. Montpellier (3), II, p. 469—490.
- 1884a. Sur les organes du vol des Orthoptères.— Rev. Sci. Nat. Montpellier, (3), III, p. 121—139.
- 1884b. Étude de l'organe du vol chez les Hyménoptères.— Rev. Sci. Nat. Montpellier, (3), III, p. 485—522.
- 1885. Comparaison des organes du vol dans la série animal.— Ann. Sci. Nat. Zool., (6), XIX, p. 1—222.
- 1901. Géométrie descriptive et comparée des ailes rigides.— C. R. Assoc. Franç. Avanc. Sci., 1901.
- Andrews R. 1937. Wings win.— Natural History, New York, XL, p. 559—565.
- Aubert. 1853. Ueber eigenthümliche Struktur der Thoraxmuskeln der Insekten.— Ztschr. wiss. Zool., IV, p. 388—399.
- Axenfeld D. 1911. Locomozione aerea degli insetti.— Boll. R. Acad. Med. Roma, IV—V.
- Balfour-Browns F. 1943. The wing venation of the Adephaga (Coleoptera), with special reference to the Hydradephaga and some homologies with the Polyphaga.— Jour. Roy. Microsc. Soc., ser. III, vol. LXIII, pts 3, 4, p. 55—84.
- Banks E. 1930. The relation of weight to area in the flight of animals.— Jour. Malay Branch, Brit. Roy., Asiat. Soc., VIII, p. 334—356.
- Baudelot E. 1868. Du mécanisme suivant lequel s'effectue chez les Coléoptères le retrait des ailes inférieures sous les élitres au moment du passage à l'état de repos.— Bull. Soc. Sci. Nat. Strassbourg, I, p. 137—138.
- Bochold H. 1929. Die Kolloide in Biologie und Medizin. Dresden, Leipzig, 5. Aufl.
- Bell-Pettigrew J. B. 1868. On the mechanical appliance by which flight is attained in the animal kingdom.— Trans. Linn. Soc. London, XXVI, p. 197—277.
- 1871. On the physiology of wings.— Trans. Roy. Soc. Edinburgh, XXVI, p. 321—446.
- 1875. Die Ortsbewegungen der Tiere.— Intern. Wiss. Bibl. Czermak, Leipzig, X.
- 1893. Animal locomotion etc. New York.
- Berlese A. 1909—1924. Gli insetti. Milano.
- Beryoets R. 1913. Note sur le vol des insectes.— Bull. Soc. Ent. France, 1913, № 19, p. 480—485.
- 1914a. Contribution à l'étude du vol des insectes.— Ann. Zool. Malacol. Belgique, XLVIII, No 6—7, p. 91—135.
- 1914b. Contribution à l'étude du vol des insectes. 3-ième partie.— Ann. Soc. Ent. Belgique, LVIII, p. 7—17.
- Böthe A. 1894. Ueber die Erhaltung des Gleichgewichts.— Biol. Centralbl., XIV, p. 100—109.
- Betts A. D. 1933. Bee aeronautics. I. How bees fly.— Bee World, Camberley, Surrey, 14, p. 50—55, 5 figs.
- Bohn C. 1907. Diverses manières dont papillons butinent sur les capitules des Eryngium.— Bull. Soc. Ent. France, 1907, p. 12—25.
- Bonsdorff A. U. 1890. Ableitung der Skulpturverhältnisse bei Coleopterenflügeln.— Zool. Anz., 13, p. 342.
- Bott R. 1927. Die Flugbewegung der Insekten.— Entom. Ztschr., XXI, p. 176—178.
- Bull L. 1904. Mécanisme du mouvement de l'aile des insectes.— C. R. Acad. Sci. Paris, CXXXVIII, p. 590—592.
- 1909. Recherches sur le vol de l'insecte.— C. R. Acad. Sci. Paris, CXL, p. 942—944.
- 1910a. Sur les inclinaisons du voile de l'aile de l'insecte pendant le vol.— C. R. Acad. Sci. Paris, CL, p. 120—131.
- 1910b. La chronophotographie des mouvements rapides. Trav. Ass. Inst. Maroy, II.
- Chabriat J. 1820—1822. Essai sur le vol des insectes. Mém. Mus. Hist. Natur., VI, 1820, p. 410—476; VII, 1821, p. 297—372; VIII, 1822, p. 47—99, 349—403.
- Clark A. 1925. Animal flight. Sci. Monthly, XV, p. 1—26.
- Comstock J. H. 1919. The Wings of insects. Ithaca.
- Cuénat L. 1935. Utilité de l'appareil d'accrochage des ailes d'insecte.— Ann. Sci. Nat. (10), 18, p. 1—6.
- Cuénat L., Mercier L. 1922. La perte de la faculté du vol chez les Diptères parasites.— C. R. Acad. Sci. Paris, CLXXV, p. 433—436.
- Démoll R. 1918a. Der Flug der Insekten und der Vögel. Jena, 1918, p. 1—70.
- 1918b. Die Auffassung des Fliegens der Käfer.— Zool. Anz., XL, p. 285—286.
- 1919. Die Bedeutung der Elytren der Käfer für den Flug.— Biol. Zentralbl., XXXIX, p. 424—478.
- Dowitz H. 1883. Rudimentäre Flügel bei Coleopteren.— Zool. Anz., B. VI.
- Du Bois-Reymond K. 1914. Physiologie der Bewegung.— Winterstein, H. Handb. d. vergleich. Physiol., III, 1.
- Dürken 1907. Die Tracheenkiemenmuskulatur der Ephemeriden unter Berücksichtigung der Morphologie des Insektenflügels.— Ztschr. wiss. Zool., 87, p. 435—550, tab. XXIV—XXVI, 30 figs.

¹ Список включает преимущественно работы по полету и строению летательного аппарата насекомых и при этом заканчивается примерно 1940 г.; исследования по систематике, по популяционным причинам, в список не включены.—Б. Р.

- Ebner V. 1919. Über den feineren Bau der Flügelmuskelfasern der Insekten.— Sitzber. Akad. Wiss. Wien, CXXVII, p. 3—32.
- Eckert J. E. 1933. The flight range of the honeybee.— Journ. Agric. Res., Washington, D. C., 47, p. 251—285.
- Erhardt E. 1916. Zur Kenntnis der Innervierung und der Sinnesorgane der Flügel von Insekten.— Zool. Jahrb. Abt. Anat., 39.
- Erhard H. 1914. Der Flug der Tiere.— Die Naturwiss., 1914, II, 15, p. 345—363.
- Ewing H. E. 1938. The Speed of Insects in Flight.— Science, 87, No 2262, p. 414—415.
- Feuerborn N. Y. 1922. Der sexuelle Reizapparat (Schmuck-, Duft- und Berührungsgorgane) der Psychodiden nach biologischen und physiologischen Gesichtspunkten untersucht.— Arch. Naturgesch., 88, Abt. A., p. 1—137.
- Fischer E. et P. 1927. Observations et expériences sur les évolutions des mouches pendant le vol.— Bull. Biol. France et Belgique, LXI, p. 397—427.
- Forbes W. T. M. 1922. The wing-venation of the Coleoptera.— Ann. Ent. Soc. America, 15, p. 328—352.
- 1926. The wing-folding patterns of the Coleoptera.— Journ. New York Ent. Soc., 34, p. 42—138.
- Fraenkel G. 1932. Untersuchungen über die Koordination von Reflexen und automatisch nervösen Rhythmen bei Insekten. 3. Das Problem des gerichteten Atemstromes in den Tracheen der Insekten.— Ztschr. vergl. Physiol., XVI, p. 418—443.
- Frey W. 1936. Untersuchungen über die Entstehung der Strukturfarben der Chrysididen nebst Beiträgen zur Kenntnis der Hymenopteren cuticula.— Ztschr. Morph. Ökolog. d. Tiere, 31, 2 H., p. 443—489.
- Girard M. 1862. Notes sur les diverses expériences relatives à la fonction du vol chez les insectes.— Ann. Soc. Ent. France (4), II, p. 154—162.
- Goodlife F. D. 1939. The taxonomic value of wing-venation in the larger Dytiscidae.— Trans. Soc. Brit. Ent., 6, p. 28—38.
- Goureou 1843. Mémoire sur les balanciers des Diptères.— Ann. Soc. Ent. France, 2 sér., 1.
- Graber V. 1884. Über die Mechanik des Insektenkörpers.— Biol. Centralbl., IV, p. 560—570.
- Graham S. A. 1922. A study of the wing-venation of the Coleoptera.— Ann. Soc. Ent. America, 15, p. 191—200.
- Griffini A. 1896. Observations sur le vol de quelques Dytiscides et sur les phénomènes qui le précèdent.— Arch. Ital. Biol., XXVI, p. 326—331.
- Guignon C. 1936. Influence de la lumière solaire sur le vol des Lépidoptères diurnes.— C. R. Acad. Sci., Paris, CCIII, p. 1136—1138.
- Guignon G. et Raffy A. 1937. Influence des points de chauffe présentés sur les ailes des Lépidoptères diurnes exposés aus radiation solaire sur la puissance du vol de ces insectes.— C. R. Acad. Sci. Paris, CCIV, p. 296—298.
- Hagen H. A. 1889. Spaltung eines Flügels um das doppelte Adernetz zu zeigen.— Zool. Anz., XII, Nr 312.
- Hankin E. 1921a. The problem of soaring flight.— Proc. Cambridge Phil. Soc., XX, p. 219—227.
- 1921b. The soaring flight of dragon flies. Part II.— Proc. Cambridge Phil. Soc., XX, p. 460—465.
- 1936. The flight of dragon flies — Countryside (n. s.), X, p. 505—507.
- Hannes F. 1936a. Bienenflugton und Flügelschlagzahl.— Biol. Zentralbl., 1926, 46, 3 H., p. 129—142.
- 1926b. Noch einmal «Der Bienenflugton». Ein Nachtrag zu dem Aufsatz «Bienenflugton und Flügelschlagzahl». Biol.— Zentralbl., 46, 9 H., p. 563—564.
- Hartings. 1877—1878. Über des Flug.— Niederl. Arch. f. Zool., IV, Leiden.
- Haupt H. 1913. Über Bau und Mechanik des Flugorgans der Zikaden.— Ztschr. Naturwiss., LXXXV, p. 57—58.
- 1929. Die Mechanik des Zikadenflügels und ihre Bedeutung für den Flug.— Ztschr. wiss. Insektenbiol., XXIV, p. 73—78.
- Heim A. 1937. Fliegertypen der Natur.— Vierteljahrsschr. Natur. Ges. Zürich, 83, p. 143—160, 10 figs, 2 tab.
- Hesse R. 1910. Tierbau und Tierleben. Bd. I. Berlin u. Leipzig.
- Hoernes H. 1911. Buch des Fluges. I Bd. Wien.
- Hoff W. 1919. Der Flug der Insekten und d. Vögel.— Die Naturwiss., VII, p. 159.
- Hoffbauer C. 1892. Beiträge zur Kenntnis der Insektenflügel. Ztschr. wiss. Zool., 54, p. 579—630, 2 tab., 39 figs.
- Howell D. E. and Usinger R. L. 1933. Observations on the flight and length of life of drone bees.— Ann. Ent. America, 26, p. 239—246, 3 figs.
- Imms A. D. 1939. Insects in the upper air.— Nature, 144, 406—407.
- Janet Ch. 1899. Sur le mécanisme du vol chez les insectes.— C. R. Acad. Sci. Paris, CXXVIII, p. 249—253.
- Joussot de Bellesme. 1879. Sur une fonction de direction dans le vol des insectes.— C. R. Acad. Sci. Paris, LXXXIX, p. 980—983.
- 1924a. Des conditions de la locomotion aérienne chez les insectes.— C. R. Acad. Sci. Paris, CLXXVIII, p. 968—970.
- 1924b. Sur les différences entre le vol des insectes et celui de l'aéroplane.— C. R. Acad. Sci. Paris, CLXXVIII, p. 1063—1064.
- Kalmus H. 1929a. Eine interferometrische Methode zur Messung des CO₂-Production von Lebewesen.— Ztschr. Vergl. Physiol., X, p. 317—323.
- Kalmus H. 1929b. Die CO₂-Production beim Fluge von Deilephila elpenor (Weinschwärmer). Baustein zu einer Energetik des Tierfluges.— Ztschr. vergl. Physiol., X, p. 445—455.
- Kempers K. J. W. 1924. Das Flügelgäuder der Käfer.— Entom. Mitt., 13, p. 45—63.
- Kligler G. J. 1924. Flight of Anopheles mosquitoes.— Trans. R. Soc. Trop. Med. and Hyg., London, 18, p. 199—202.
- Koch F. 1922. Beitrag zur Physiologie der Flugmuskulatur der Insekten.— Biol. Centralbl., XLII, p. 359—364.
- Kolbe H. J. 1901. Vergleichend-morphologische Untersuchungen an Koleopteren nebst Grundlagen zu einem System zur Systematik derselben.— Arch. Naturgesch., 1901, p. 98—112, 128—141.
- Krancher O. 1882. Die Töne der Flügelschwingungen unserer Honigbiene.— Deutsch. Bienenfreund, 18, p. 197—204.
- Krarup-Hanson C. 1869. Beitrag zu einer Theorie des Fluges der Vögel, Insekten und Fledermäuse. Kopenhagen und Leipzig, p. 1—48.
- Kühne O. 1915. Der Tracheenverlauf im Flügel der Kolepteren nymphen.— Ztschr. wiss. Zool., 112, p. 691—718.
- Kühnelt W. 1928—1929. Über den Bau des Insekten skelettes.— Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ökol. d. Tiere, 50, p. 219—278.
- Künckel d'Hercule J. 1876. Considérations sur le mécanisme du vol des insectes Lépidoptères et Hyménoptères, 1876, p. 1—70.
- Landois H. 1860. Über das Flugvermögen der Insekten.— Natur und Offenbarung. VI, Münster in W., p. 529—540.
- 1867. Die Ton- und Stimmapparate des Insekten in anatomisch-physiologischer und akustischer Beziehung. Ztschr. wiss. Zool., XVII, p. 105, tab. X, XI.
- 1874. Tierstimmen. Freiburg im Breisgau.
- Langmuir J. 1938. The Speed of the Deer-Fly.— Science, 87, No 2254, p. 233—234.
- Lemche H. 1942. The Wings Cockroaches and the Phylogeny of Insects.— Vidensk. Medd. fra Dansk naturh. Foren., 106; 287—318, plates XXXII—XXXIV.
- Londonfeld R. V. 1880. Der Flug v. Libellen.— Zool. Anz., 1880, p. 80.
- 1881. Der Flug der Libelle.— Sitz. Ber. Akad. Wiss. Wien, LXXXIII, p. 289—376, 7 tab.
- 1903a. Demonstration von Photographien fliegender Insekten.— Verh. Ges. Deutsch. Natur. u. Aerzte, LXXIV, p. 157—159.
- 1903b. Beiträge zum Studium des Insektenfluges mit Hilfe der Momentphotographie.— Biol. Centralbl., XXIII, Nr. 6, p. 227—232.
- 1904. Flügelgröße und Körpergewicht.— Naturwiss. Wochenschr., N. S., 3, Nov. 1904, p. 952.
- Lucy de 1865. Du vol chez les oiseaux, les cheiroptères et les insectes.— Presse sci. des Deux-Mondes, 1865, p. 581.
- Luks C. 1883. Über die Brustmuskulatur der Insekten.— Jen. Ztschr. Naturwiss., 16, H. 4.
- Lundie A. 1925. The flight activities of the honey bee.— U. S. Dept. Agr., Bull., No 1328, p. 1—37.
- Magnan A. 1934. La locomotion chez les animaux. I. Le vol des insectes. Paris, 1934, p. 1—186.
- Magnan A. et C. 1933a. Dispositif à fil chaud pour l'étude des mouvements d'air créés par une aile battante d'oiseau ou d'insecte.— C. R. Acad. Sci. Paris, CXCVI, No 14, p. 1369—1372.
- 1933b. Sur la structure des ailes d'insectes en son rôle dans le vol par battement.— C. R. Acad. Sci. Paris, CXCVI, 1698—1700.
- Magnan A. et Perrilliat-Botonet C. 1932. Sur le poids relatif des muscles moteurs des ailes chez les insectes.— C. R. Acad. Sci. Paris, CXCIV, p. 559—561.
- Magnan A. et Saint-Laguë A.— 1933a. De quelques méthodes en morphologie.— Ann. Sci. Nat. Zool., sér. X, 1933.
- 1933b. Le vol en point fixé.— Exp. de Morphol. dynam. et de Mécan. du mouvement, No 4, Paris, Hermann et C^o.
- Magnan A., Saint-Laguë A. et Magnan C. 1933. Contribution à l'étude du mécanisme du vol chez les insectes.— C. R. Acad. Sci. Paris, CXCVI, p. 1835—1857.

- Marey E. 1869a. Note sur le vol des insectes.— C. R. et Mém. Soc. Biol. Paris (4), V, p. 136—139.
- 1869b. Recherches sur le mécanisme du vol des insectes.— Journ. Anat. Physiol., VI, p. 19—36, 337—348.
- 1869c. Mémoire sur le vol des insectes et des oiseaux.— Ann. Sci. Nat. (5), XII, p. 19—36, 337—348.
- 1872. Mémoire sur le vol des insectes et des oiseaux.— Ann. Sci. Nat. (5), XV, p. 19—36, 337—348.
- 1874. La machine animale. Locomotion terrestre et aérienne. Paris.
- 1879. Animal mechanism. New York, p. 180—209.
- 1891. Le vol des insectes étudié par la chronophotographie.— C. R. Acad. Sci. Paris, CXIII, p. 180—209.
- 1895. Mouvement. New York, p. 239—274.
- Marié P. 1924. Observation sur le vol des *Prionus*.— Bull. Soc. Ent. France, p. 80.
- Marinelli W. 1929. Über die Bedeutung des Flugvermögens der Tiere.— Biol. Gener., 5, Wien, p. 110—156.
- Maulik S. 1939. The correlation between colour pattern and structure in Insects.— Ann. Mag. Nat. Hist. (11), 3, 14, p. 230—235, tab. 8, 9.
- Mercier L. 1924a. L'atrophie des muscles du vol après la chute des ailes chez *Lipoptena cervi* L. (Diptères Pupipare).— C. R. Acad. Sci. Paris, CLXXVIII, p. 591—594.
- 1924. *Geomyza sabulosa* Hal., microdiptère à ailes réduites; perte de la faculté du vol chez cette espèce selon le processus drosophilien.— C. R. Acad. Sci. Paris, CLXXIX, p. 221—223.
- 1926. Orthogénèse de muscles vibrateurs longitudinaux du vol chez les Diptères.— C. R. Acad. Sci. Paris, CLXXXII, p. 158—160.
- Mihalyi F. 1936. Untersuchungen über Anatomie und Mechanik der Flugorgane an der Stubenfliege.— Arb. Ungar. Biol. Forsch. Inst., 8, 1935/36, p. 106—119.
- Moleyre L. Recherches sur les organes du vol chez les insectes Hémiptères.— C. R. Acad. Sci. Paris, XCV, p. 349—352.
- Mühlhäuser F. A. 1866. Über das Fliegen der Insekten.— 22—24 Jahresber. der Pollichia.
- Müllenhoff K. 1885a. Die Grösse der Flugarbeit.— Arch. Ges. Physiol., XXXVI, H. 10—12, p. 548—579.
- 1884. Die Grösse der Flugflächen.— Arch. Ges. Physiol., XXXV, H. 9, p. 407—453.
- 1885b. Die Ortsbewegungen der Tiere.— Wiss. Beil. z. Progr. d. Andreas Realgymnasium, Berlin, 1885, p. 1—19.
- Needham J. 1935. Some basic principles of insect wing venation.— Journ. New York Ent. Soc., 43, p. 113—129.
- Orchymont A. d'. 1920. La nervation alaire des Coléoptères.— Ann. Soc. Ent. France, 89, p. 1—56.
- 1921. Aperçu de la nervation alaire des Coléoptères.— Ann. Soc. Ent. Belg., 61, p. 256—272.
- Örtel R. 1924. Studien über die Rudimentation, ausgeführt an den Flügelrudimenten der Gattung *Carabus*.— Ztschr. Morph. Ökol. Tiere, Berlin, I, 1.
- Perez J. 1878. Sur les causes de bourdonnement chez les insectes.— C. R. Acad. Sci. Paris, LXXXVII, p. 535.
- Pflugstaedt H. 1912. Die Halteren der Dipteren.— Ztschr. Wiss. Zool., 100, p. 1—55, 4 tab., 60 figs.
- Pieron H. 1927. De la loi que relie la surface des ailes au poids des individus dans une même espèce animale et de quelques problèmes concernant le vol des insectes.— C. R. Acad. Sci. Paris, CLXXXIV, p. 239—241.
- Plateau F. 1871. Qu'est ce que l'aile d'un insecte? Stett. Ent. Ztschr., XXXII, p. 33—42.
- 1872b. Ueber die Lage des Schwerpunktes bei den Insekten. Auszug.— Naturforscher u. Sklarek, V., p. 112—113.
- 1872c. Recherches expérimentales sur la position du centre de gravité chez les insectes.— Arch. Sci. rys. Natur. Genève, XLIII, p. 5—37.
- 1873. L'aile des insectes.— Journ. de Zoolgie, 2.
- Poisson R. 1925. Sur la persistance des muscles vibrateurs du vol chez un Hémiptère brachyptère etc.— C. R. Soc. Biol. Paris, XLII, p. 4—7.
- Poletajeff N. 1879. Du développement des muscles des ailes chez les Odonates.— Horae Soc. Ent. Ross., XVI, 1879.
- 1880. Die Flügelmuskeln der Lepidopteren und Libelluliden.— Zool. Anz., 1880.
- Portier P. 1930a. Localisation des phénomènes de sensibilité chez les insectes.— C. R. Soc. Biol. Paris, CV, p. 441—444.
- 1930b. Respiration et locomotion aérienne chez les insectes.— C. R. Soc. Biol. Paris, CV, p. 687—689.
- 1930c. Respiration pendant le vol chez les Lépidoptères.— C. R. Soc. Biol. Paris, CV, p. 760—764.
- 1930d. Le vol des papillons.— Anat. Papillons. Paris, 5, p. 40—45, 55—63.

- 1932. Comment les papillons respirent pendant qu'ils volent. Rôle des ailes et des écailles.— Lambillionea, XXXII, 157—164.
- 1933. Locomotion aérienne et respiration des Lépidoptères. Un nouveau rôle des ailes et des écailles.— Trav. V Congrès Inter. Entom. Paris (1932), p. 25—31.
- Portier P. et Rothays R. de. 1926. Recherches sur la charge supportée par les ailes des Lépidoptères de diverses familles.— C. R. Acad. Sci., Paris, CLXXXIII, p. 1126—1129.
- 1930. Mode de vol des insectes et charge par unité de surface.— C. R. Acad. Sci., Paris, CXC, p. 399—400.
- Poujade G. 1884. Note sur les attitudes des insectes pendant le vol.— Ann. Soc. Ent. France (6), IV, p. 197—200.
- Prell H. 1922. Über den Flugton der Hornisse.— Verh. Deutsch. Zool. Ges., XXVII, p. 98—100.
- Prochnow O. 1921—1924. Mechanik des Insektenfluges.— Schröder's Handb. d. Entomologie, 7, 13/14 Lief., 1921, 1924.
- Prochnow O. 1926. Das Verfahren zur Erforschung des Tierfluges.— Abderhalden, Handb. Biol. Arbeits Meth., IX, 4, 2, 199, 1326, p. 215—294.
- Pütter A. 1909. Die Entwicklung des Tierfluges.— Denkschr. der allg. zu Frankfurt a. M., 1.
- 1912. Tierflug.— Handwört. f. Naturwiss., Jena, I, p. 1094—1103.
- Rabaud E. 1933. L'interdépendance des ailes des insectes et la capacité de vol.— Bull. Biol., Paris, LXXVII, p. 34—43.
- Raffay A. et Portier P. 1931. Intensité des échanges respiratoires pendant le vol des Lépidoptères.— C. R. Soc. Biol., Paris, CVIII, p. 1062—1064.
- Rüschkamp P. F. 1927. Der Flugapparat der Käfer.— Zoologica, 28, 3/4, Lief., 75 H., I—VI, 1—86, tab. I—VIII, 5 figs.
- Sausurre H., de. 1863. Études sur l'aile des Orthoptères.— Ann. Sci. Natur., Zool., sér. 5, X.
- Schlüter Joseph. 1933. Die Entwicklung der Flügel bei der Schlupfwespe *Habracracon juglandis*.— Ztschr. Morph. Ökol. Tiere, 27, 3 H., 1933, p. 438—517.
- Shull A. F. 1928. Duration of flight and the wings of the Aphid *Macrosiphum solanifolii*.— Arch. f. Entwickl. mechanik, Berlin, 113, p. 210—239.
- 1940. Adult intermediate-winged Aphids not physiologically intermediate.— Genetics, 25, 1940, p. 287—298.
- Siedlecki M. 1917. Der Follschirmflug einiger Insekten. Bull. Intern. Acad. Polon. Sci. B., 1917, p. 230—256.
- Snodgrass R. E. 1909. The Thorax of Insects and articulation of the wings.— Proc. U. S. Nat. Mus., 36 No 1936, p. 511—595.
- 1930. How insects fly.— Ann. Rep. Smithsonian Inst., 1929, p. 383—421.
- Stegemann F. 1930. Die Flügeldecken der Cicindelinae. Ein Beitrag zur Kenntnis der Insekten cuticula.— Ztschr. Morph. Ökol. Tiere, 18, 1/2 Heft, p. 1—73.
- Stellwag F. 1910. Bau und Mechanik des Flugapparates der Biene.— Ztschr. wiss. Zool., XCV, p. 518—550.
- 1913. Mechanik des Tierfluges.— Die Umschau. Frankfurt, XVII, Nr. 2, p. 29—33.
- 1914a. Welche Bedeutung haben die Deckflügel der Käfer?— Naturwiss. Wochenschr., 13 (2a), Nr. 7, p. 97—99.
- 1914b. Spertriede am Käferthorax.— Biol. Zentralbl., XXXIV, Nr. 7, p. 444—450.
- 1914c. Der Flugapparat der Lamellicornier.— Ztschr. wiss. Zool., CVIII, p. 359—429.
- 1916. Wie steuern die Insekten während des Fluges.— Biol. Zentralbl., XXXVI, Nr. 1, p. 30—44.
- Strasser H. 1878. Mechanik des Fluges.— Arch. f. Anat. u. Entw. Gesch., 1878, p. 319—350, 1 tab.
- 1880. Ueber die Grundbedingungen der aktiven Locomotion.— Abh. Naturf. Ges. Halle, XV, p. 121—196.
- Tatin V. 1876. Expériences sur le vol mécanique.— Trav. Labor. de Marey, 1876, 87—108.
- 1877. Expériences physiologiques et synthétiques sur le mécanisme du vol.— Trav. Lab. de Marey, 1877, p. 293—308.
- Taverne L. 1926. A propos du vol godillé.— Bull. Mus. Paris, XXXII, p. 364—368.
- Townsend C. H. T. 1927. On the *Cephenomyia* mechanism and the daylight-day circuit of the earth by flight.— Journ. New York Ent. Soc., XXXV, p. 245—252.
- Thomson E. 1938. Über den Kreislauf im Flügel der Musciden, mit besonderer Berücksichtigung der akessorischen pulsierenden Organe.— Ztschr. Morph. Ökol. Tiere, 34, p. 416—438.
- Uexküll Y. 1924. Die Flügelbewegung des Kohlweisslings.— Arch. Ges. Physiol., CCII, p. 259—264.
- Ungern-Sternberg V. 1889. Betrachtungen über die Gesetze des Fluges.—

Ztschr. Deutsch. Vereins. z. För. d. Luftfahrt, Natur. Wochenschr. v. Potonje, IV, pp. 158.

Vogel R. 1911. Über die Innervierung der Schmetterlingsflügel und über den Bau und die Verbreitung der Sinnesorgane auf denselben.—Ztschr. f. wiss. Zool., 98.

Voss F. 1905. Über den Thorax von *Gryllus domesticus* mit besonderer Berücksichtigung des Flügelgelenkes und dessen Bewegung. I—III Teile.—Ztschr. Wiss. Zool., 78, 1905, 05; I Teil, p. 208—354, 2 tab., 8 figs; II Teil, p. 355—521, 2 Tabl., 15 figs; III Teil, p. 645—759, 1 tab., 16 figs.

—1912. Referat der Arbeit Stellwaags.—Zool. Zentralbl., Nr. 1058, p. 852, figs.

—1913. Vergleichende Untersuchungen über die Flugwerkzeuge der Insekten.—Verh. Deutsch. Zool. Ges., 1913, p. 118—142, 3 figs.

—1914. Vergleichende Untersuchungen über die Flugwerkzeuge der Insekten.—Verh. Deutsch. Zool. Ges., 1914, p. 59—10, 2 tab.

Wase K. O. 1910. Die Flugorgane der Insekten.—Mikrokosmos, III, H. 11, 1909, p. 216—220.

Wachsmuth R. 1911. Kinematographische Aufnahmen eines Tierfluges.—Denkschr. Kais. Akad. Wiss., Frankfurt a. M., II, p. 113—118.

Wailly J., d. 1937. Des causes de la conformation de la constitution des ailes des papillons, Rhopalocères en particulier.—Anat. Papillons. Paris, 8, p. 268—275, 288—291, 314—322.

Weber H. 1924a. Grundschema der Pterygotenthorax. I u. 2 Mitt.—Zool. Anz., LX, Nr. 1/2, p. 17—37; Nr. 3/4, p. 57—83.

—1924b. Das Thoraxskelett der Lepidoptera.—Zool. Anz., 73, p. 277—331.

—1925. Der Thorax der Hornisse.—Zool. Jahrb., Abt. Anat., 47, p. 1—100.

—1928a. Skelett, Muskulatur und Darm d. Schwarzen Blattlaus, *Aphis fabae* Scop.—Zoologica, 1928.

—1928b. Die Gliederung der Sternopleuregion des Lepidopteren thorax usw.—Ztschr. wiss. Zool., 131.

Weinland E. 1891. Über die Schwinger der Dipteren.—Ztschr. wiss. Zool., LI, p. 55—166, tab. VII—XI, 75 figs.

Wigglesworth V. B. 1933. The Physiology of the Cuticle and of Ecdysis in *Rhodnius prolixus* (Triotomidae, Hemiptera), with special references to the function of the anocyttes and of the dermal glands.—Quart. Journ. Micr. Sci., N. Sér., 76, p. II, No 302, p. 270—318.

Zacwilichowski J. 1930. Unerwienie skrzydeł owadów, cz. I.—Rozpr. Wydz. Mat.-Prz. Polon. Akad. Um., 70, Dz. B.

—1932. Über die Innervierung und die Sinnesorgane der Flügel von Insekten. III. Teil.—Bull. Acad. Pol. Sci. Lettr. Classe Sci. Math. Nat. Série B. Sciences Nat. (II).

—1933. Über die Innerv. und die Sinnesorg. der Flügel von Schnabelfliegen (*P. norpa*).—Ibidem.

—1934a. Über... der Flügel Honigbiene (*Apis mellifica*).—Ibid. (1933); 275—290, 1 planche.

—1934b. Über... der Flügel von Kocherfliegen (Trichoptera).—Ibid.; 305—320, 1 planche.

—1934c. Über... der Flügel von Schabe (*Phyllodromia germanica* L.).—Ibid., No. 3—4.

—1934d. Über... der Flügel der Feldheuschrecke *Stauroderus biguttatus* L.).—Ibid.; 187—196, 1 planche.

—1934e. Über... der Flügel der Lausfliege *Oxypterus* Leach (Diptera, Pupipara).—Ibid.; 24—258, 1 planche.

—1934f. Über... des Flügels der Schnake *Tipula paludosa* Meig.—Ibid., No 8; 375—384, 1 planche.

—1934g. Die Sinnesnervenelemente des Schwingers und dessen Homologie mit dem Flügel der *Tipula paludosa* Meig.—Ibid.; 397—414.

Zschokke F. 1919. Der Flug der Tiere.—berlin.

СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие	3
I. ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ ПОЛЕТА НАСЕКОМЫХ	5
II. ПОЛЕТ НАСЕКОМЫХ ПО СОВРЕМЕННЫМ ДАННЫМ	10
1. Особенности строения тела и его придатков	10
2. Особенности процесса полета	35
III. КРАТКИЙ ОБЗОР ОСОБЕННОСТЕЙ СТРОЕНИЯ И ЭВОЛЮЦИИ КРЫЛЬЕВ И ПОЛЕТА В РАЗЛИЧНЫХ ОТРЯДАХ НАСЕКОМЫХ	50
1. Тараканы — Blattoidea	50
2. Богомолы — Mantodea и палочники — Phasmatoidea	53
3. Уховертки — Dermaptera и пермские Protelytroptera	54
4. Прыгающие прямокрылые — Orthoptera Saltatoria	56
5. Веснянки — Plecoptera и некоторые вымершие группы (Protoperlaria, «Protorthoptera», Protoblattoidea)	58
6. Термиты — Isoptera и эмбии — Embioidea	61
7. Рапсоды — Homoptera, севседа — Psocoptera, зорapterы — Zoraptera, трипсы — Thysanoptera и пермские Miomoptera	63
8. Клещи — Heteroptera	73
9. Жуки — Coleoptera	77
10. Веерокрылые — Strepsiptera	80
11. Настоящие сетчатокрылые — Neuroptera, вислокрылые — Megaloptera, верблюдки — Raphidioptera и скорпиопницы — Mecoptera	81
12. Ручейники — Trichoptera	87
13. Чешуекрылые — Lepidoptera	89
14. Перепончатокрылые — Hymenoptera	93
15. Двукрылые — Diptera и мезозойские Paratrachoptera	97
16. Стрекозы — Odonata и вымершие группы Protodonata и Meganisoptera	103
17. Палеозойские — Palaeodictyoptera, Megaseoptera и Protohymenoptera	108
18. Поденки — Ephemeroptera и пермские Archodonata	114
IV. ТИПЫ ЛЕТАТЕЛЬНЫХ АППАРАТОВ НАСЕКОМЫХ И ПУТИ ИХ ЭВОЛЮЦИИ	117
1. Общие замечания	117
2. Схемы классификации типов полета насекомых, предложенные некоторыми исследователями	117

3. Основные предпосылки для установления точной классификации типов летательных аппаратов и полета насекомых	119
4. Биологическое значение изменений строения крыльев и пути эволюции летательных аппаратов	120
5. Описание типов летательных аппаратов и полета насекомых	123
6. История типов летательных аппаратов насекомых в геологические времена.	152
7. Классификация типов летательных аппаратов и филогенетическая система насекомых	159
V. ЗАКЛЮЧЕНИЕ	164
1. Морфологические исследования летательных аппаратов	164
2. Исследования процесса полета	165
3. Значение эволюционно-филогенетической методики (в изучении полета)	166
Л и т е р а т у р а	168

О П Е Ч А Т К И

Стр.	Строка	Напечатано	Должно быть
25	12 ст.	нотоплевральный	нотоптеральный
25	2 ст.	нотоплевральный	нотоптеральный
46	Табл. 2, 1 гр. 9 и 20 ст.	♂	♂
70	Подп. к рис. 47	<i>resens</i>	<i>resens</i>
128	6 ст.	палочки	палочки

Тр. ПИН, т. XVI, В. В. Родендорф

Печатается по постановлению Редакционно-издательского совета Академии Наук СССР

Редактор издательства Е. И. Аедусина Технический редактор М. Л. Темерлин
 РИСО АН СССР № 3342. А—12680. Издат. № 1787. Тип. заказ № 1518. Подп. и печ. 25/XI 1948 г.
 Формат бум. 70 × 109¹/₁₆. Печ. л. 11. Уч.-издат. 16,3. Тираж 1200

3-я тип. Издательства Академии Наук СССР. Москва, Шубинский пер., д. 10