Ю. М. Залесский, О жилковании крыльев стрекоз и поденок и их филогенетическом развитии, *Известия Академии наук СССР. VII серия. Отделение математических и естественных наук*, 1932, выпуск 5, 713–733

https://www.mathnet.ru/im5131

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1932
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS
Classe des sciences mathématiques et naturelles
Отделение математических и естественных наук

О ЖИЛКОВАНИИ КРЫЛЬЕВ СТРЕКОЗ И ПОДЕНОК И ИХ ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКОМ РАЗВИТИИ

Ю. М. ЗАЛЕССКОГО

(Представлено академиком В. Л. Комаровым)

> Plus un insecte a une haute antiquité géologique plus la nervation de ses ailes est complète; plus un insecte est d'apparition récente, plus sa nervation s'est simplifiée.
> Charles Brongniart.

В связи с нахождением крыла пермского стрекозоподобного насекомого *Pholidoptilon camense*, описанного мною в прошлом году (21,22), у меня возникли некоторые соображения относительно понимания и толкования жилкования крыльев стрекоз и поденок, а также их филогенетического родства и эволюции. Эти соображения я и излагаю в настоящей статье.

Уже давно многие исследователи пытались сравнить и увязать жилкование родственных групп стрекоз и поденок, подходя к этому вопросу то беря за основу метод изучения онтогении трахеации у нимф, как, например: Комсток, Нидхэм и Анна Морган, то преимущественно пользуясь данными, доставляемыми исследованием ископаемых форм, как Гандлирш и Мартынов.

Первыми занявшимися толкованием жилкования крыльев стрекоз и поденок были Комсток и Нидхэм (4). Согласно их толкованию, жилкование крыльев стрекоз сильно отличалось от жилкования крыльев таких близких насекомых, как поденки. Дело в том, что стрекозы имеют особую жилку, рассматриваемую как сектор радиуса (RS), которая как бы пересекает и заходит за ряд других жилок, которые у стрекоз Комстоком и Нидхэмом, а впоследствии и Гандлиршем (7) и большинством одонатологов считались за ветвления медианы; у поденок же такового пересечения жилок не имеется, а жилки, соответствующие по положению медиане стрекоз, рассматриваются у поденок как многочисленные секторы радиуса. Редтенбахер (14) указывал на сходство в жилковании и чередовании выпуклостей и вогнутостей крыла (верхних и нижних жилок) у стрекоз и поденок, но Комсток и Нидхэм не придали этому значения. Первой, по моему мнению, совершенно правильно осветившей жилкование поденок, была исследовательница Анна Морган (12). Она считает, что та сложная жилка, которую Комсток и Нидхэм обозначают как RS, есть на самом деле медианная. Против мнения Анны Морган и вообще с критикой метода изучения онтогении трахеации Комстока и Нидхэма, которым пользовалась и Морган, категорически выступил А. В. Мартынов (10). Он ошибочно, как мы увидим ниже из сравнения с недавно найденным отпечатком крыла *Pholidoptilon camense*, рассматривает медианные Комстока и Нидхэма у стрекоз как многочисленные секторы радиуса и отождествляет их с секторами радиуса у поденок. Последнее А. В. Мартынов, повидимому, принимает потому, что ищет у современных поденок SR, сравнивая его с таковым у ископаемых *Protoephemeroidea (Triplosoba)* через посредство которых он старается установить филогенетическую связь современных *Ephemeroptera* (*Agnatha*) с наиболее примитивными *Palaeodictyoptera* (*Dictyoneuridae*). По моему, нет никакой надобности искать у современных стрекоз и поденок SR, отвечающий таковому *Palaeodictyoptera*. Филогенетическая связь поденок и стрекоз с *Palaeodictyoptera* ясна и без стремления найти у первых двух отрядов жилку, отвечающую SR *Palaeodictyoptera*. Ниже я еще остановлюсь на этом вопросе.

Почти одновременно с Мартыновым за подобное представление о SR стрекоз высказался и Лемеер (9), точку зрения которого принял и Тиллиард в 1928 г. (15, 16), хотя раньше, как это видно из его предыдущих работ (17, 18, 19), он разделял точку зрения Комстока, Нидхэма и Гандлирша и даже в одной статье (20) в отношении *Zygoptera* развивал особую теорию неветвистого радиуса. Здесь отмечу, что я не могу вообще согласиться с мнением Лемеера, что все нижние жилки — секторы выпуклых; особенно это сомнительно в отношении косты и субкосты.

В своей более поздней сводке о крыльях насекомых Комсток (5) уже соглашается с Анной Морган и принимает ее толкование жилкования крыльев поденок. А. В. Мартынов, касаясь этого в той же статье (10, стр. 147), говорит (цитирую дословно): «Путем такого толкования жилкование поденок было до известной степени подведено под схему жилкования стрекоз, но тем самым оно оказалось чрезвычайно далеким от жилкования *Palaeodictyoptera* и даже карбоновых поденок *Triplosobidae* Handl.» Совершенно верно, что благодаря этому жилкование *Palaeodictyoptera* становится более отдаленным, но почему это должно служить опровержением? Просто напросто видимо *Palaeodictyoptera* и *Triplosobidae* стоят в действительности гораздо дальше от поденок, чем считает это А. В. Мартынов. Да за это уже говорит и другой факт, отмечаемый самим А. В. Мартыновым (стр. 150 и 151), что у *Palaeodictyoptera*, у *Triplosoba* и пермских поденок крылья гомономны, а у современных поденок сильно отличаются различием передних от задних.

Уже давно внимание исследователей было остановлено на факте наличия у насекомых верхних (concave) и нижних (convex) жилок, лежащих то на вершине выпуклости крыла, то на дне впадины. Адольф (1) развил даже на этом основании совершенно особый взгляд на происхождение верхних и нижних жилок. Затем большое значение отличию верхних и нижних жилок придал Редтенбахер (14), а затем и Броньяр (3). Суммируя вкратце взгляды этих авторов, можно сказать так: жилки всех насекомых разделяются по своему положению на вершине складки крыла или в глубине впадины на жилки верхние (convex, haute) и нижние (concave, basse). Расположение это строго определенно для каждой данной жилки: так, например, C — всегда жилка верхняя, Sc — нижняя, R — верхняя и т. д., и распределение верхних и нижних жилок большею частью чередуется. Крыло с полным количеством жилок и их расположение можно изобразить наглядно в следующей таблице, где буквы обозначают название каждой жилки, а цифры нечетные ее положение на вершине складки, четные же положение ее во впадине.

C	—	I
Sc	—	II
R	—	III
»	—	IV
M	—	V
»	—	VI
Cu	—	VII
A_1	—	VIII
A_2	—	IX

и при сильном развитии анального поля:

A_3	—	X
A_4	—	XI и т. д.

Надо сказать, что многие авторы при рассмотрении жилкования считаются отчасти с положением данной жилки, как верхней или нижней, или даже иногда пользуются этим, как критерием для определения жилки. Но все же, к сожалению, большинство их не дооценивает важности этого различия и не пользуется широко этим ключом для распознавания жилок, данным самой природой.

В нижеследующих рассуждениях и выводах, сделанных мною, я широко воспользовался и положил в основу эту классификацию выпуклых и вогнутых жилок, а также учел законность, подмеченную Броньяром (3) и выраженную им в правиле: «Plus un insecte a une haute antiquité géologique, plus la nervation de ses ailes est complète, plus un insecte est d'apparition récente, plus sa nervation s'est simplifiée» (стр. 117).

Это правило я и беру эпиграфом к настоящей статье.

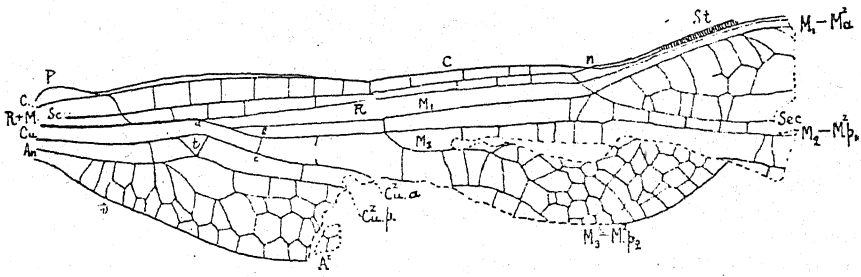
Как наблюдалось, при упрощении жилкования чаще всего исчезают IV и VI жилки и иногда частью или совершенно V, остальные более постоянны.

Редтенбахер и Броньяр не называли никак эти часто подверженные редукции жилки IV и VI; Комсток называл их praemedia и postmedia, я же здесь даю им названия: mediana anterior — M.a. и cubitus anterior Cu.a.; соответственно этому V — медианная жилка и VII — кубитальная будут с приставками posterior (M.p. и Cu.p.). Эта номенклатура вовсе не соответствует прежней номенклатуре авторов — M_1 M_2 и Cu_1 Cu_2, а равным образом и отличается от терминологии CuA и CuP, употребляемой А. В. Мартыновым, так как собственно говоря это совершенно две самостоятельные жилки и они могут иметь общее основание (сросшееся), а могут и не иметь его, и не являются передней и задней ветвью одной первичной Cu (VII) жилки. Каждая из этих жилок может иметь свои второстепенные веточки, которые я обозначаю номерами с соответствующим названием, например, $Cu.a._1$ и $Cu.a_2$.[1] Кроме того, я обозначаю каждую верхнюю жилку знаком +, а каждую нижнюю знаком —, так как пользуюсь преимущественно буквенным обозначением. Таким образом вышеприведенная табличка будет выглядеть так:

[1] Возможно, было бы более целесообразным, во избежание смешения моей номенклатуры с прежней, дать совершенно новые названия IV и VI жилкам, как это сделано было Комстоком, но его названия мне кажутся неудобными, и я потому предлагаю назвать IV жилку — antemediana, а VI — antecubitus. Я не даю этих названий этим жилкам теперь же, в настоящей статье, потому что для этого надо детально проверить, насколько эти названия будут удобны в отношении других отрядов насекомых.

P —	0 —	имеющаяся только у *Permodonata*
C —	I +	
Sc —	II —	
R —	III +	
M. a. —	IV —	
M. p. —	V +	
Cu a —	VI —	
Cu p —	VII +	
A_1 —	VIII —	
A_2 —	IX +	

Теперь перейдем к рассмотрению жилкования *Pholidoptilon camense* и тем выводам, которые проливают свет на отождествление жилкования крыльев поденок и стрекоз и подтверждают мнение Анны Морган в отношении первых и Комстока и Нидхэма с их последователями в отношении вторых.



Фиг. 1. Переднее крыло. *Pholidoptilon camense* G. Zalessky. Обозначения, лишенные показателя Z, — мои прежние обозначения, снабженные же показателем Z — моя нынешняя номенклатура. n — узелок. abc — гомолог дужки.

Здесь я не стану давать подробного описания жилкования крыла *Pholidoptilon*, что мною уже сделано в специальной статье (21,22), а прошу читателя прямо обратиться к моему рисунку (фиг. 1). Отмечу здесь только то, что со времени выхода из печати упомянутой статьи я изменил сильно взгляд на последнюю жилку, обозначенную как An, и считаю ее Cu.p., так как она является верхней жилкой и не может быть A_1—VIII, а An вижу в жилке, бегущей по заднему краю крыла (см. ниже). Равным образом M_1 соответствует M. a., M_2 и M_3 являются двумя ветвями M.p. Эти изменения представлены на схематической реставрации крыла *Permodonata* на фиг. 5, а также на фиг. 1, с показателем Z над обозначениями.

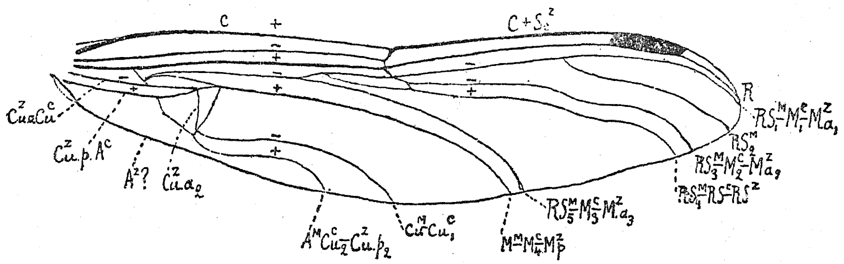
Переднее ветвление медианной, отходящей от общего ствола с R у *Pholidoptilon*, при внимательном рассмотрении не может быть рассматриваемо как SR, как это нужно было бы, если придерживаться взглядов Лемеера и А. В. Мартынова. Прежде всего эта первая жилка M_1 является нижней жилкой (М.а.), а от нее уже отходит вторая общая ветвь (М.р.) распадающаяся затем на две M_2 (М.$р_1$) и M_3 (М.р.$_2$), которая уже должна соответствовать настоящей М, т. е. V жилке и по А. В. Мартынову и по Лемееру. Но тогда приходится допустить, что медианная ответвляется от SR, что мне кажется абсолютно невероятным и невозможным.

Мне кажется, что характер этих двух жилок у *Pholidoptilon*, отвечающих секторам дужки современных стрекоз, настолько ясно говорит за то, что это две медианные, т. е. М. а.—IV и М.р.—V, а не RS и М.Р. Мартынова, что толкование Комстока и Нидхэма в отношении их у современных *Odonata* нужно признать совершенно правильным.

А. В. Мартынов (10) говорит, что RS отходит от М; то же он видит и у *Triplosoba* (стр. 152). В своей недавней работе о пермской стрекозе *Permaeschna dolloi* Martynov (11), А. В. Мартынов, реставрируя несохранившуюся часть крыла, ответвляет медианную от SR и в свою очередь CuA от медианной, а CuP совсем отдельно, самостоятельно. Надо отметить здесь, что, поступая так странно, А. В. Мартынов реставрирует основную часть крыла замечательно верно и предугадывает как бы расположение жилок, позднее обнаруженное у *Pholidoptilon*. *Permaeschna* несомненно имеет много сходства с *Pholidoptilon*, но конечно на основании того неполного отпечатка, который имел А. В. Мартынов, не может быть отнесено к отряду *Permodonata* и совершенно правильно, по моему мнению, выделено в самостоятельный подотряд стрекоз *Protanisoptera*.

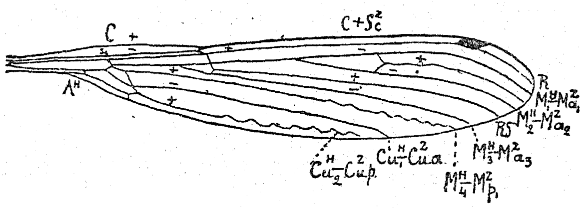
Хотя не исключена возможность, что если бы сохранилась основная часть крыла и на ней оказались характерные для *Pholidoptilon* особенности жилкования, то *Permaeschna* оказалась бы просто задним крылом какого-нибудь другого рода из отряда *Permodonata*.

Броньяр (3) IV, V, VI и VII жилки у стрекоз видит совершенно в других жилках, чем это толкуется мною. За IV жилку принимается им только часть ее, соответствующая второй ветви IV — М.а. моей номенклатуры, а первую ветвь медианы антериор (М.а.$_1$) он именует VI жилкой. Сектор радиуса Комстока и Нидхэма он рассматривает как V жилку. Соответственно этому моя V — медиана постериор рассматривается им как VII жилка, а благодаря этому, конечно, следующие жилки, рассматриваемые мною как VI и VII, называются у него анальными VIII и IX. С таким толкованием Броньяра я никак не могу согласиться; в случае стрекоз он сильно ошибался и отчасти, конечно, потому, что ему не могло быть известно исследование Комстока и Нидхэма, доказывающее, что его V жилка снабжается трахеей от R и таким образом является SR.



Фиг. 2. Переднее крыло *Libellula quadrimaculata* L. Изображены только главные, продольные жилки.

Что касается следующих за медианными жилок, кубитальных и анальных, то я их у стрекоз, как современных так и ископаемых, рассматриваю иначе, чем рассматривалось это прежними авторами. Из прилагаемых рисунков (фиг. 2 и 3), где даны обозначения жилок по всем авторам,[1] видно, что Ком-

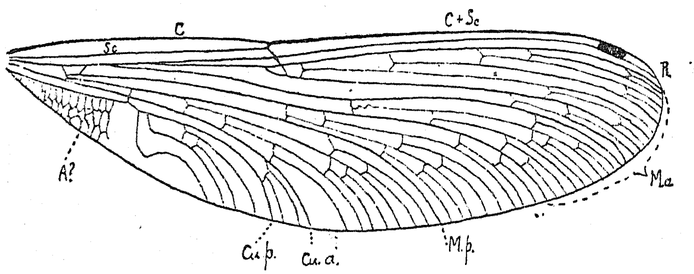


Фиг. 3. Переднее крыло *Lestes* sp. Изображены только главные жилки.

сток и Нидхэм, а также Гандлирш считают VI жилку за Cu, а секторы треугольника за Cu_1 и Cu_2, анальная же по их мнению сохранилась только в основной части и оканчивается у треугольника, давая вниз сеточку жилок, развитую главным образом в задних крыльях. По Мартынову выходит, что VI жилка будет Cu так же, как и первый сектор треугольника, но последний без обозначения на рисунке, какой собственно кубитус, но, судя по тексту его статьи (см. стр. 159 и 160 русского перевода), выходит, что это CuP

[1] Обозначения даны с показателями над каждой буквой, обозначающими авторов. Показатель Н означает — по Гандлиршу, показатель С — по Комстоку и Нидхэму, М — по Мартынову и с показателем Z — мои обозначения. Буквами без показателей обозначены жилки, рассматриваемые всеми авторами одинаково.

(cubitus posterior Мартынова), а VII жилка плюс второй сектор треугольника, по А. В. Мартынову, является А (без обозначения, какая А). По поводу СА Мартынов говорит следующее (цитирую стр. 160): «Мне представляется не невероятной мысль, что верхняя сторона (подразумевается сторона треугольника) у некоторых групп могла быть остатком начальной Cu_1. Cu_1, как у поденок, должен был быть вогнутым, и как раз жилка эта является вогнутой, переходя на конце в резко выпуклую М». Далее А. В. Мартынов говорит: «На предположении этом я, однако, не настаиваю, так как иных определенных фактических доказательств не нахожу».



Фиг. 4. Переднее крыло *Calopteryx* sp. ♀. Изображены только главные жилки, встáвочные продольные и участок сеточки анальной области.

Если не настаивает на этом А. В. Мартынов, то за это более смело высказываюсь я, хотя надо сказать, что в Cu_1 я вижу вполне самостоятельную жилку, а не ветвь общего ствола кубитуса. Эта отдельная жилка, по счету VI и обозначаемая мною как Cu.a. (кубитус антериор), имеет свои две ветви Cu. a_1 и Cu. a_2; первая из них у *Odonata* сохраняется в виде верхней стороны треугольника, а вторая в виде его внутренней стороны, обращенной к характерной подтреугольниковой ячейке. $Cu._2$ или cubitus posterior я вижу в следующей VII жилке. Секторы треугольника, во всяком случае задний сектор, я склонен рассматривать как производные VII жилки, а А вижу в заднекраевой жилке, бегущей по заднему краю крыла, хотя, как объясню ниже, я в этом не совсем уверен.

Чтобы объяснить, что дает мне повод так толковать эти жилки, мне необходимо будет здесь остановиться подробнее на филогенетической эволюции стрекоз и тех изменениях во взглядах на нее, на которые меня натолкнула находка *Pholidoptilon camense*. Специально вопросом об эволюции *Odonata* детально занимался Тиллиард. В его очень интересной работе, специально посвященной этому вопросу (15), он высказывается определенно за происхождение *Odonata* от *Megasecoptera*, а не *Palaeodictyoptera*, как это мыслилось раньше. Действительно, узкое стебельчатое основание крыла

Megasecoptera, напоминающее таковое у стрекоз, особенно у *Zygoptera*, сильно соблазняет попытаться найти тут родство, но резкая простота жилкования и его только очень относительное сходство, мне кажется, говорят против того, что от такого уже достаточно специализировавшегося отряда, как *Megasecoptera*, могли произойти стрекозы с их сложным, а потому более примитивным и архаичным жилкованием. Несомненно, корни филогенетического дерева, давшего современных *Odonata*, надо искать среди наиболее архаичного и давшего вообще, повидимому, начало многим отрядам отряда *Palaeodictyoptera*. Как уже указывалось выше, Мартынов высказывался за то, что ближайшими родственниками среди *Palaeodictyoptera* будут представители сем. *Dyctioneuridae*. Мне кажется слишком преждевременным строго фиксировать семейство, которое могло бы быть родоначальником предков стрекоз; я, на основании сопоставлений с *Pholidoptilon camense*, считаемым мною прямым предком стрекоз, склонен думать, что предков стрекозоподобных насекомых нужно искать скорее в группе тех *Palaeodictyoptera*, которые Броньяром (3) объединяются в сем. *Platypteridae* подсем. *Lamproptilida*, а Гандлиршем рассматриваются как два семейства *Homoiopteridae* и *Spilapteridae*. Поэтому, изображая (фиг. 5) гипотетического праотца, давшего начало стрекозоподобным насекомым, я и беру за прототипы роды *Homoioptera Woodwardi* Brongn. и *Becquerelia superba* Brongn. (см. Броньяр, табл. XXXVI (20) фиг. 1 и 10 и Гандлирш, табл. XI, фиг. 1 и 22).

Читатель может обратить внимание на несоответствие в толковании жилок на моем рисунке и у Броньяра для двух только что упомянутых форм. Дело в том, что у этого автора все жилки, кроме Sc, обозначены нечетными числами, т. е. почти все жилки крыла являются верхними, нижние же жилки исчезли. Мне кажется, это сильно противоречит вышеприведенному правилу Броньяра, и у такой древней группы не могли исчезнуть почти все нижние жилки. Просто-напросто гофрировка крыла была не столь совершенна, и нижние и верхние жилки на отпечатке вероятно мало отличаются друг от друга и кажутся все верхними. К сожалению, это только предположение с моей стороны, так как для этого нужно бы было иметь в руках оригинал. Все-таки на основании этого предположения я считаю, что мы здесь имеем также и еще недиференцированные нижние жилки, соответственно чему я их и обозначаю на своем гипотетическом крыле *Palaeodictyoptera*, давшем начало группам одонатовых и агнатовых насекомых.

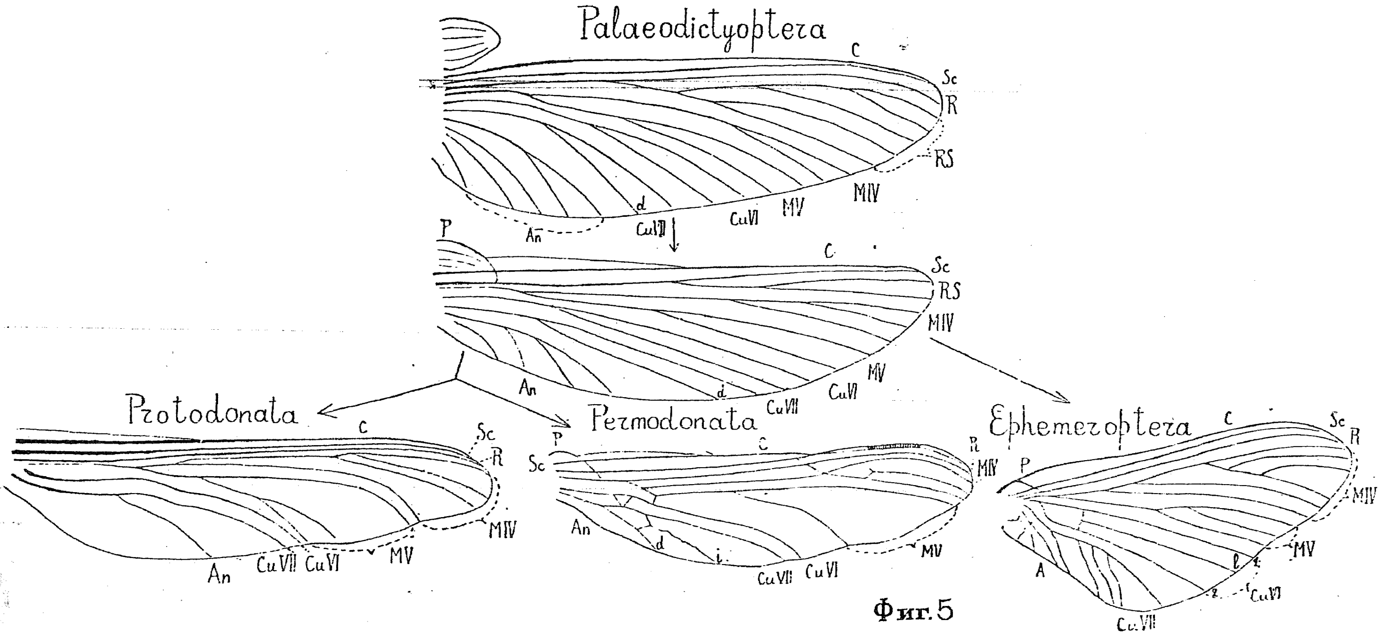
Изображая на прилагаемой схеме гипотетическое крыло, следующее за первым, я не хочу дать этим изображением воссоздания действительно существовавшего предка, а только хочу показать одну из фаз тех изменений, совершавшихся в процессе эволюции, которые я себе рисую, а также хочу дать понять, что где то среди подобных фаз на пути эволюции я и нахожу общий ствол трех ветвей: *Protodonata*, *Permodonata* и *Ephemeroptera*.

Прошу читателя обратиться к моей схеме (фиг. 5). Как видно из моего рисунка, у *Palaeodictyoptera* сем. *Platypteridae* я нахожу все жилки крыла имеющимися налицо, и каждая из них сильно развита и имеет свои второстепенные ветви; IV и V жилки имеют одно общее основание, тогда как VI и VII отходят отдельно.

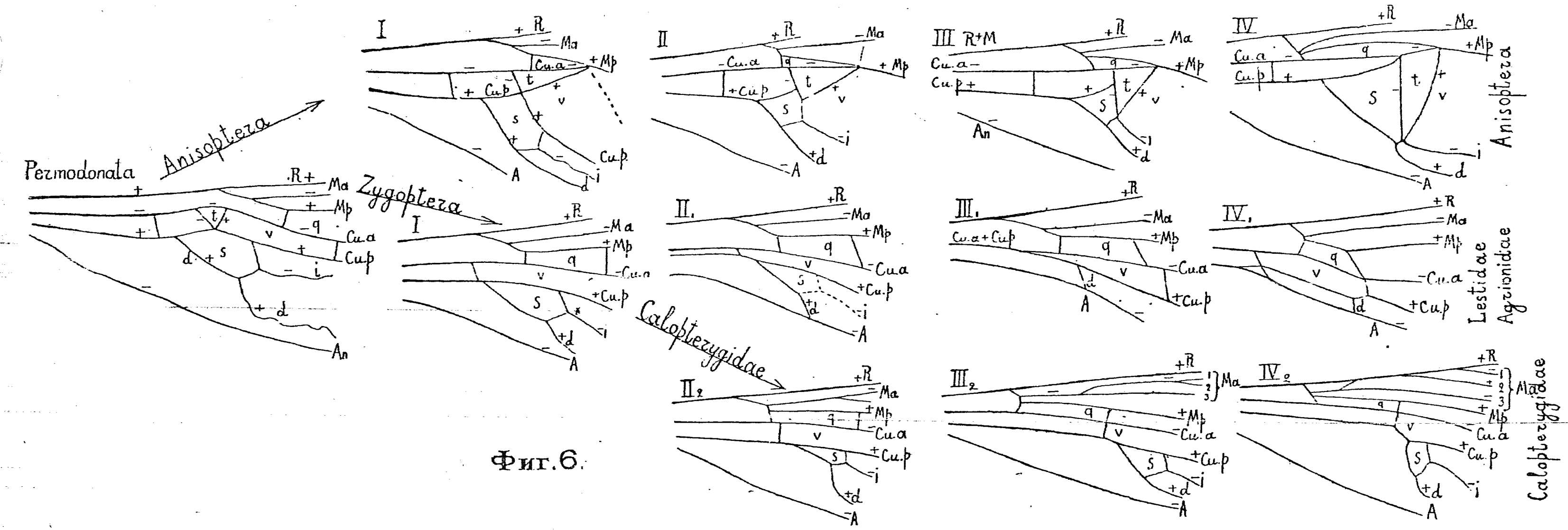
Следующей фазой я хочу дать понять, что эволюция пошла по пути редукции RS и увеличения за счет обслуживаемой им площади M. a., т. е. IV жилки и некоторого уменьшения в числе и взаимного слияния анальных. Имевшийся у *Palaeodictyoptera* крыловидный придаток (P) переднегруди (pleurae) срастается с передним краем крыла и от него тянется прекостальное поле. Срастание это я себе рисую в таком духе, как это происходит иногда и теперь среди современных бабочек, когда передние крылья у них аномально срастаются с задними (8). На этом этапе эволюция пошла по двум разным путям; один дал начало агнатоподобным насекомым, другой — одонатоподобным. Рассмотрим из них сначала последний. Редукция SR стала еще большей и в конечном результате приводит большею частью даже к полному исчезновению его. Прекостальное поле сохраняется, сохраняется также и прекостальный выступ, получившийся от срастания придатка переднегруди (P). Общий ствол медианных подходит близко к R. Cu. a.—VI и Cu. p.—VII жилки упрощаются, и ветви их полностью или только частью редуцируются. Затем пути эволюции опять расходятся, приводя с одной стороны к *Protodonata*, а с другой к *Permodonata*. У первых утрачен прекостальный выступ, M.a. и M.p. имеют тенденцию совершенно слиться в основной части с R, а сами относительно сильно развиты. Cu. a. и Cu. p. уже представлены в виде двух простых параллельно идущих жилок. Cu. p. в основной части сливается с VIII — анальной жилкой, так что последняя кажется его ветвью (An).[1]

У *Permodonata* мы видим сохранившимся и прекостальный выступ, ограниченный характерной жилкой — P (praecosta), пересекающей C и Sc. Коста и субкоста в месте образования, давшего впоследствии узелок стрекоз, пересекаются и, идя затем на близком расстоянии друг от друга, заключают между собою шероховатую пластинку, отвечающую птеростигме. Я не стану

[1] На схеме взята фаза, соответствующая *Meganeura monyi* Brogn.



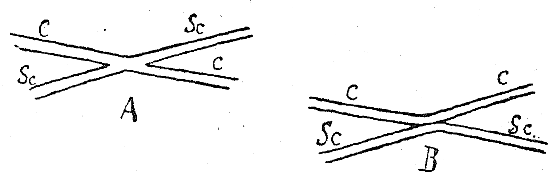
Фиг. 5



Фиг. 6.

Фиг. 5. Схема эволюции стрекозоподобных и поденок. — Фиг. 6. Схема эволюции подотрядов стрекоз.

настаивать на том, что здесь мы имеем дело с настоящим пересечением C и Sc в таком виде, как это изображено на схеме A, фиг. 7. Очень возможно, что мы тут имеем дело с ложным, кажущимся пересечением, когда обе эти жилки подошли сначала близко одна к другой до полного контакта, а затем немного разошлись (схема B), но морфологически, судя по отпечатку, мне кажется, возможно рассматривать это образование как пересечение. Радиус (R) здесь простой, так как сектор (Sec), выходящий из подузелка, является нижней жилкой и вероятно будет или ветвью M. a., или же сектором Sc. Обе медианные отходят общим стволом с радиусом (R + M) и в своей основной части соединены поперечной жилкой с Cu. a. — VI, образуя зачаток дужки современных стрекоз. Cu. a. имеет одну полную, вполне развитую переднюю ветвь и вторую укороченную, упирающуюся в Cu. p. — VII и образующую левую сторону треугольника. Верхняя сторона треугольника образована передней ветвью C. a., а с правой или внешней части он ограничен наискось направленной особой поперечной жилкой. Отсюда понятно, что я совершенно не могу согласиться с представлением Нидхэма (13), что верхняя сторона треугольника образовалась из поперечной между Cu и M путем наклона наружу. Cu. p. сохранил свою вторую ветвь в виде выпуклой веточки d. Между первою и второю веточками Cu. p. имеется вставочная вогнутая жилка i, отходящая от внешней стороны характерной ячеи, расположенной между этими веточками Cu. p.



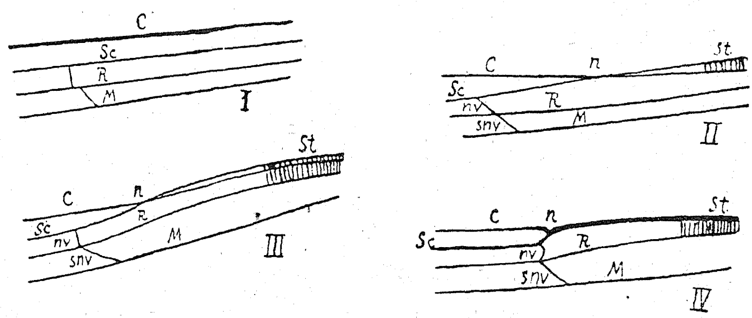
Фиг. 7. Схемы возможного перекрестка косты с субкостой. A — действительный перекрест. B — ложный, лишь морфологический перекрест.

Анальная жилка, как я предполагаю, представлена заднекраевой жилкой, бегущей по краю крыла. Основанием такого толкования мне послужило изображение крыла нимфы стрекозы, представленное у Броньяра на табл. XXIV (8), фиг. I (3), где имеется трахея, идущая вдоль заднего края крыла, но никак не названная Броньяром. На других изображениях трахеации нимф, правда, очень схематичных, представленных у Комстока и Нидхема и у Гандлирша, подобной трахеи нигде не изображено. Таким образом, существует ли она? Вот почему, как я указывал выше, я не вполне уверен, что заднекраевую жилку можно считать за A, или VIII жилку; является ли она трахеальной? Следовало бы проверить это самому, просмотрев жилкование нимф стрекоз, но обстоятельства не позволили мне выполнить это теперь же. Но если заднекраевую жилку не считать за A, то тогда только можно предположить, что она просто-напросто слилась совершенно с Cu. p. и что процесс ее слияния, констатируемый у *Protodonata*, у ветви *Permodonata* закончился совершенно, приведя к полной редукции анальных жилок у *Odonata* в переднем крыле и частично в заднем.

Отвергая точку зрения Тиллиарда о происхождении стрекоз от *Megosecoptera* через посредство гипотетической *Protokennedya*, связывающей их с *Zygoptera*, я также не соглашаюсь с его мнением о происхождении *Anisoptera* от *Zygoptera*. В этом отношении я совершенно согласен с мнением А. В. Мартынова, высказанным в статье о *Permaeschna dolloi* Martynov (11), что такое толкование противоречит закону Долло и что более сложные, полные и, следовательно, более примитивные по жилкованию *Anisoptera* не могли произойти от упростившихся *Zygoptera*.

Из прилагаемой мною схемы (фиг. 6), изображающей эволюцию подотрядов стрекоз, шедшую постепенно от общих предков в виде отряда *Permodonata*, можно наглядно судить о моем представлении на этот счет. В своей схеме я изображаю только участок основной части крыла, потому что главные изменения в жилковании происходили именно в этой части крыла, тогда как все крыло в остальном сохранило общий для стрекоз тип жилкования. Этим рядом фаз я также не хочу изображать гипотетические формы, через которые шла эволюция, я только хочу указать наглядно путь этой эволюции и следовательно какое-нибудь изменение, изображенное у меня на одной фазе, могло произойти гораздо раньше или позже, чем это изображено у меня, и таким образом могло соответствовать другой фазе.

В первой ветви *Permodonata*, давшей *Anisoptera*, происходили следующие изменения. Дужка принимает более характерную для нее форму. M. p. направляется резко книзу. Cu. a. своей передней ветвью упирается в M. p., хотя возможно, что первое время он здесь еще существовал отклоненным по направлению, изображенному у меня на I фазе пунктиром. Cu. p., вначале еще идущий двумя ветвями своими книзу, как у *Permodonata*, впоследствии заворачивается постепенно своей передней ветвью вверх и в окончательной фазе IV, изображающей современную стрекозу, подходит, упираясь во внешний угол треугольника, у Cu. a. Вторая ветвь Cu. p., обозначенная на схеме буквой d, почти сохраняет в основном свое прежнее направление и только соответственно всем остальным изменениям подымается основанием несколько выше к треугольнику, вследствие чего вставочная жилка i приходит в контакт с задним углом треугольника. Таким образом я рисую себе образование двух секторов треугольника. Но крупным возражением против моей гипотозы является тот факт, что, судя по изображениям трахеации у нимф Комстока, Нидхэма, Броньяра и других, оба эти сектора получают свою трахею в виде двух ветвей от трахей Cu. a. В таком случае можно допустить, что жилка i в последней окончательной IV фазе является логичным продолжением второй ветви Cu. a., образующей левую сторону треугольника продолжением, которое развилось вторично, заместив собою исчезнувший конец первой ветви Cu. p. Но это совершенно не объясняет, отчего и жилка d получает трахею от Cu. a, несмотря на то, что



Фиг. 8. Схема развития узелка, подузелка и птеростигмы. C — коста, Sc — субкоста, R — радиус, M — медиана, n — nodulus-узелок, nv — узелковая жилка, snv — подузелковая жилка, St — птеростигма.

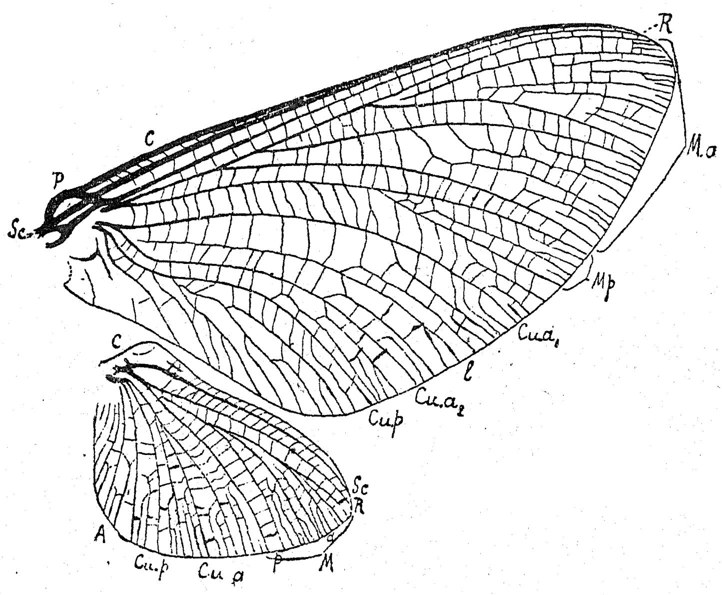
она выпуклая верхняя жилка. Я не могу настаивать на правильности высказанного мною здесь взгляда, но все же считаю, что данные трахеации не могут здесь служить опровержением и нуждаются в проверке, так как возможно, что трахеи могут вторично заходить и обслуживать совершенно несоответствующую им жилку, что я одинаково допускаю и в случае RS стрекозы Комстока и Нидхэма, который очень возможно является просто вставочной жилкой, (так же, как жилка i), получившей трахею от R. Образование узелка и подузелка, а также слияние пересекшихся косты и субкосты (C,Sc) ясно видны из моих схем на фиг. 8 и, мне кажется, в подробном описании не нуждаются. Птеростигма, по моему мнению, как я уже упоминал в другой статье (21 и 22), образовалась сначала в месте наибольшего сближения косты с субкостой, но когда они слились, то в месте наибольшего сближения радиуса с этой слившейся жилкой.

Другая ветвь *Zygoptera*, тоже совершенно самостоятельно отделившаяся, как и *Anisoptera*, от *Permodonata* пошла по другому эволюционному пути в сторону образования стебельчатого основания крыла и заметного упрощения его жилкования. Здесь, прежде всего, имело место полное исчезновение треугольника и принятие на себя его функции вышележащим полем q, ограниченным дужкой, M. p., Cu. a. и поперечной жилкой. Cu. a. становится совершенно простым, а Cu. p. вначале сохраняет в основном прежний характер. Затем, где то здесь эволюция снова идет двумя различными путями (фазы II_1 и II_2), один из них в результате приводит к современным формам семейства: *Lestidae* и *Agrionidae*, другой же дает начало сем. *Calopterygidae*. В первом случае происходит слияние в основании Cu. a. + Cu. p., укорачивание веточки d кубитуса постериор, утрата вставочной жилки i и приближение к остальным жилкам заднекраевой An. жилки. Все эти изменения обусловлены эволюцией, углубившейся в сторону образования стебельчатого основания крыла. Приблизительно к фазе III_1 будет относиться *Kennedya mirabilis* Tillyard, которая в самом начале стебелька имеет еще раздельным Cu. a. от Cu. p. и обозначена у Тиллиарда как Cu_1, сливающийся затем в общую жилку с Cu. p., чтобы около дужки опять отделиться от него в виде самостоятельной жилки. Далее, я считаю, развитие идет уже путем, подробно представленным ранее Тиллиардом в его статье (15) на фиг. 10, т. е. через фазы *Permagrion Hemiphlebia* и приводит к таким современным формам, как *Lestes* и *Agrion* (фаза IV_1).

Эволюция в сторону сем. *Calopterigidae* идет по пути слияния M. a. с R, так что в конечном итоге ее первые ветви (1 и 2) отходят как бы от R. Еще у современной *Pseudophaea*, соответствующей приблизительно фазе III_2 моей схемы, M. a. не сливается с R своей передней ветвью, но последняя уже сильно приближается к нему. Cu. p. здесь в продолжение всего развития сохраняет в основном прежний характер, как у *Permodonata*, и лишь несколько удлиняется так, что поле v отходит дальше к дистальной части крыла, и ограничивающая его жилка становится как раз под жилкой, ограничивающей снаружи поле q (четырехугольник), образуя вертикальные углы q и v.

Многие, возможно, возразят против моей гипотезы развития подотрядов и семейств стрекоз, указав на недостаточность фактов для ее обоснования, но я хочу отметить здесь, что, конечно, это только гипотеза, а не теория, и для ее построения я счел достаточными имеющиеся у меня данные. Я надеюсь, что новые находки ископаемых стрекозоподобных подтвердят в основном мою схему эволюции, и только тогда можно будет назвать ее уже теорией.

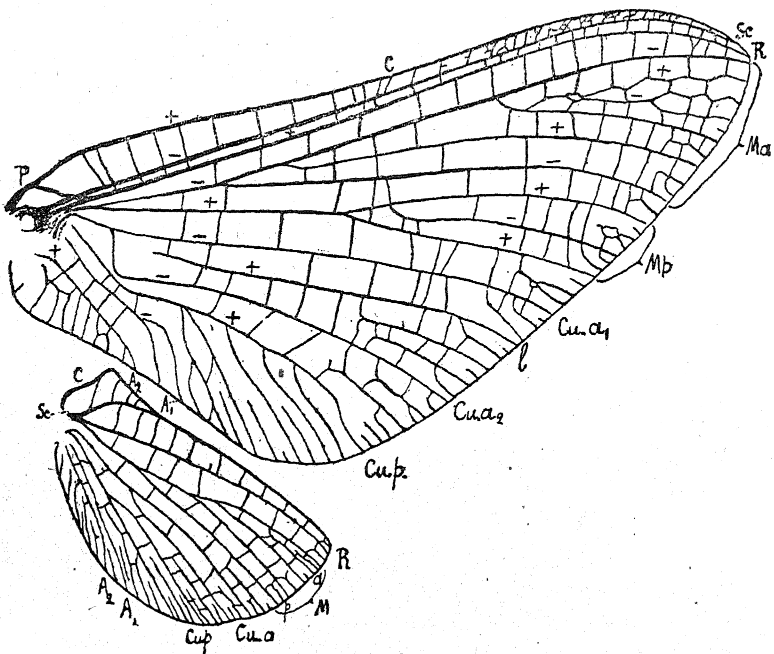
Рассмотрев эволюцию стрекозоподобных насекомых, перейдем теперь к анализу развития ветви поденок. Если мы взглянем на то характерное образование и перекрытие (P) жилок в основной части крыла поденок, особенно хорошо выраженное у рода *Palingenia* (фиг. 9), и сравним его с прекостальным выступом и прекостальной жилкой *Pholidoptilon camense* плюс идущая от нее жилка, пересекающая субкосту, то сразу напрашивается вывод об отождествлении и гомологизации этих образований. Мне кажется, что эта картина в основании крыла у поденок и есть остаток когда-то существовавшего у общего предка стрекоз и поденок прекостального выступа. Я не хочу сказать этим, что *Pholidoptilon camense* является предком равно как стрекоз, так и поденок, нет, отнюдь нет, но во всяком случае



Фиг. 9. *Palingenia longicauda.* Oliv. Правая пара крыльев.

филогенетическая связь ясна, и, конечно, *Pholidoptilon* очень близок к тому общему предку, который дал начало стрекозоподобным насекомым и поденкам. Этого общего предка я и изображаю в гипотетической фазе, показывающей на моей схеме (фиг. 5) переход от *Palaeodictyoptera* к *Protodonata*, *Permodonata* и *Ephemeroptera*.

Я считаю, что SR *Palaeodictyoptera* в процессе развития редуцируется у поденок и наконец исчезает совершенно; M. a. сильно развивается, беря на себя его роль в укреплении крыла. В промежутках между ветвями M. a. и M. p., а также ветвями кубитусов, развивается большое количество вставочных жилок, образующихся, повидимому, из второстепенной сети жилок. Одна из таких вставочных жилок l достигает больших размеров и лежит между характерно широко расставленными ветвями Cu. a. (VI жилки) и своим двуветвистым основанием часто ограничивает большую ячею, сильно напоминающую треугольник стрекоз. Очень возможно, что этот процесс образования треугольника был у общего предка *Permodonata* и *Ephemeroptera*, и только у первых он получил окончательное развитие, а у вторых приостановился. Вот почему я левую сторону треугольника стрекоз и склонен считать именно за вторую ветвь Cu. a. Кубитус постериор (Cu. p.) поденок сильно усложнился в соответствии с изменением формы крыла и область его



Фиг. 10. *Ephemera* sp. Правая пара крыльев.

также снабдилась большим количеством вставочных жилок. Анальные же жилки тут сохранились нормально, как у других насекомых, и обычно бывают в количестве двух A_1, т. е. VIII жилки и A_2 — IX жилки.

Теперь я обращу внимание на то полное соответствие в расположении верхних и нижних жилок у стрекоз и поденок, на которое указывал уже давно Ретенбахер (14), и задам себе вопрос: может ли быть, чтобы жилка, обозначенная мною у поденок как M. a., была RS? Конечно, нет, — она отвечает той самой нижней жилке M. a., которую я описываю у *Permodonata* и *Odonata*, и поэтому Анна Морган была совершенно права, считая ее не за SR, а за M. У многих современных форм *Ephemeroptera*, особенно на передних крыльях, эта жилка даже не приходит в полный контакт с радиусом, а только подходит к нему очень близко, как это изображено на фиг. 9 и 10. Броньяр также не соглашался с мнением Ретенбахера и считал, что R у поденок простой и рассматривал SR как IV жилку, т. е. совершенно одинаково со мною. В наименовании остальных жилок наши мнения тоже сходятся, за исключением VII и VIII жилок, где в связи с моим новым взглядом на Cu (как VI — Cu. a. и VII — Cu. p.), я рассматриваю эти жилки у приведенных им примеров не всегда одинаково с ним (3).

Насчет того, через какие формы шло развитие крыльев поденок и какие из поденкообразных ископаемых являются их предками, я скажу следующее. Я сильно сомневаюсь в предположении А. В. Мартынова (см. цит. 10, стр. 148, вторая строка снизу), что карбоновые *Triplosobidae* (*Triplosoba*) могли дать начало поденкам. Это, по моему, какая-то боковая ветвь, которая вымерла и прямого отношения к поденкам не имеет. Я скорее склонен искать предка поденок среди тех *Palaeodictyoptera*, которые раньше Броньяром выделялись в подсемейство *Lamproptilida* семейства *Platypteridae*, а теперь Гандлиршем рассматриваются как сем. *Lamproptilidae* (см. цитируемый труд Гандлирша, табл. XII *Lamproptilia Grand'-Euryi* Handl.).

На этом я заканчиваю изложение своих взглядов на эволюцию и жилкование стрекоз и поденок и жду от палеоэнтомологии новых фактов, подкрепляющих их. Здесь я еще замечу, что, мне кажется, было бы целесообразным всех стрекозоподобных насекомых, т. е. *Protodonata*, *Permodonata* и *Odonata* объединить в виде надотряда стрекозоподобных, назвав его новым именем: *Odonatoptera*, так же, как это было сделано Гандлиршем только для двух отрядов *Protodonata* и *Odonata*, объединенных в виде надотряда *Libelluloidea*.

Орел, сентябрь 1931 г.

ДОБАВЛЕНИЕ

Когда настоящая статья была уже вполне закончена, мною была получена статья А. В. Мартынова («О подотряде *Permanisoptera* и его положении», ДАН, 1931, стр. 246), в которой он переименовывает подотряд *Protanisoptera* на *Permanisoptera*, в виду того, что почти одновременно с ним, но все же немного ранее, Карпентер установил подотряд *Protanisoptera* на основании другого насекомого *Ditaxineura* Tillyard.

Статья Карпентера («The Lower Permian Jnsects of Kansas.» Amer. Journ. of Sci., 1931, № 122), вышедшая в феврале 1931 г. и полученная в СССР гораздо позже, естественно не была известна А. В. Мартынову, когда он устанавливал подотряд *Protanisoptera*, также она не была известна и мне при написании настоящей статьи. В личной беседе со мною, А. В. Мартынов высказал предположение, что описанная мною, как представитель отряда *Permodonata* форма *Pholidoptilon*, должна быть отнесена к настоящим *Odonata* в подотряд *Protanisoptera* Carpenter.

В настоящее время, ознакомившись с содержанием статьи Карпентера, я должен отметить, что предположение А. В. Мартынова считаю невозможным. Прежде всего форма *Ditaxineura* слишком совершенна и имеет уже сильно упростившуюся сеть поперечных жилок, кроме того, у нее отсутствует совершенно оригинальный морфологический перекрест C с Sc, птерастигма имеет совсем другой характер, крыловой треугольник отсутствует, также отсутствует и прекостальное поле. То, что Карпентером описывается как прекостальное поле, по моему мнению, является образованием, отвечающим только прекостальному выступу (P) *Pholidoptilon* и, судя по приводимой в его статье фотографии, оно даже ограничено темноокрашенным контуром, отвечающим прекостальной жилке (P). Конечно, чтобы говорить об этом уверенно, надо иметь в руках оригинал. При всем этом *Ditoxineura*, конечно, имеет сходство с *Pholidoptilon* и генетически связана с отрядом *Permodonata*, но объединяться в один подотряд *Protanisoptera* отряда *Odonata* не может. Форма *Ditaxineura*, повидимому, является одной из боковых ветвей, стоящих вне эволюции подотряда *Anisoptera*, и скорее напоминает ту ветвь, которая могла стоять на пути эволюции к подотряду *Zygoptera*, изображенную у меня на фазе I_1 на фиг. 6. Поэтому я и считаю, что отнесение Тиллиардом рода *Ditaxineura* к подотряду *Protozygoptera* ближе к истине, хотя не допускаю, чтобы эта форма стояла на прямой линии развития *Zygoptera*. Что касается подотряда *Anisozygoptera*, то он в основном, по моим представлениям, стоит совершенно отдельно вне линии эволюции *Anisoptera* и *Zygoptera*. Что касается подотряда *Permanisoptera* Martynov, то в виду полного отсутствия основной части крыла у формы, послужившей для установления этого подотряда, определить его положение в филогенетическом дереве стрекоз я считаю невозможным и преждевременным, так как подозреваю, как указывал раньше, что эта форма может оказаться представителем отряда *Permodonata*.

Таким образом в составе отряда *Odonata* я представляю подотряды *Anisozygoptera*, *Protozygoptera*, *Zygoptera*, *Anisoptera* и на основании вышеприведенных соображений по поводу сем. *Calopterigidae* думаю, что, возможно, и его надо понимать как самостоятельный подотряд. В таком случае ему следует дать название *Calptericoptera*.

К более подробному обсуждению взаимоотношений отдельных подотрядов стрекоз я еще надеюсь вернуться в будущем в особой статье, так как в этой статье я хотел осветить только филогению отряда *Odonata* лишь в отношении тех прямых линий эволюции, которые дали современных *Anisoptera* и *Zygoptera*, и широкие вопросы не входили в задачу настоящей статьи.

ОБЪЯСНЕНИЕ ЗНАЧЕНИЯ БУКВ И СОКРАЩЕННЫХ ОБОЗНАЧЕНИЙ НА РИСУНКАХ

С — коста (costa); Sc — субкоста (subcosta); R — радиус (radius); RS — сектор радиуса (sector radii или radii sector); MIV и M. a. — четвертая жилка медиана антериор или антемедиана (mediana anterior или antemediana); MV и M. p. — пятая жилка медиана постериор или истинная медиана (mediana posterior); CuVI и Cu. a. — шестая жилка кубитус антериор или антекубитус (cubitus anterior или antecubitus); CuVII и Cu. p. — седьмая жилка кубитус постериор или истинный кубитус (cubitus posterior). Цифры при обозначениях anterior — a. и posterior—p. или у жилок обозначают номер ветви или сектора главной жилки, напр.: Cu. p_2— значит кубитус постериор второй, т. е. задняя ветвь кубитуса постериор. A. и An — анальные жилки. A_1 — анальная жилка первая, т. е. восьмая жилка, A_2 — анальная вторая, т. е. девятая жилка и т.д., t — крыловой треугольник (triangulus), l — вставочная жилка между Cu. a_1 и Cu. a_2, i — вставочная жилка, кубитуса постериор, d — задняя ветвь кубитуса постериор, q — поле, дающее впоследствии у современных форм четырехугольник (quadriangulum), v — междукубитальное поле, S — ячея, превращающаяся у подотряда *Anisoptera* в подтреугольник (subtriangulum). На фиг. 2 и 3 показатели над буквами обозначают авторов: H — Handlirsch, M — Мартынов, C — Comstok и Needham и Z — Залесский. Знак + (плюс) под жилкой обозначает верхнюю жилку, знак — (минус) — нижнюю.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Adolph G. Über Insectenflügel. Nova Acta der Ksl. Leopold-Carol. Deutsch. Akad. der Naturf. Bd. XLI, Pars II, Halle, 1879.
2. Brauer u. Redtenbacher I. Ein Beitrag zur Entwickelung des Flügelgeäders der Insecten Zool. Anz., XI. 1888.
3. Brongniart Ch. Recherches pour servir à l'histoire des insectes fossiles des temps primaires précédés d'une étude sur la nervation des ailes des insectes. Saint-Etienne, 1893.
4. Comstock J. H. a. Needham J. G. The wings of Insects. A series of articles on the structure and development of the wings of Insects, with special reference to the taxonomic value of the characters presented by the wings. Reprinte from The American Naturalist, vol. XXXII and vol. XXXIII, 1898—1899, Ithaca, N. Y.
5. The wings of Insects. An Exposition of the Uniform Terminology of the wing veins of Insects and a discussion of the more general characteristics of the wings of the several orders of Insects. Ithaca, N. Y., 1918.
6. Eaton M. A. A revisional monograph of recent *Ephemeridae* or May-flies. Trans. Linn. Soc. London. Sec. ser., v. III, London, 1883.

7. Handlirsch A. Die fossilen Insekten und Phylogenie der rezenten Formen. Ein Handbuch für Paläontologen und Zoologen. Lpz., 1908.
8. Henke K. u. Reiss J. Über Naturfunde von Mehrfachildungen an Schmetterlingsflügelen. Wilhelm Roux'Archiv für Entwicklungsmechanik der Organismen. 122 Bd., 1 H., 1930.
9. Lameere A. On the wing-venation of Insects (transl. by A. Brues). Psyche, vol. XXX, № 3—4, 1923.
10. Мартынов А. В. К пониманию жилкования и трахеации крыльев стрекоз и поденок. Русск. Энтомол. Обозр., т. XVIII, № 4, ГИЗ, Л.—М., 1924 (то же, перев. «Psyche» F. Carpenter, vol. 37, № 3, 1930).
11. —— On some new remarkable *Odonata* from the Permian of Archangelsk district. ИМЕН, № 1, 1931.
12. Morgan A. Homologies in the Wing-veins of May-flies. Ann. Entom. Soc. Amer., vol. V, № 2, 1912, Columbia, Ohio.
13. Needham I. A genealogic study of Dragon-fly wing venation. Proc. U. S. Nat. Mus., vol. XXVI, Washington, 1903.
14. Redtenbacher J. Vergleichende Studien der Flügelgeader der Insecten. Ann. K. K. Naturh. Hofmus. Bd. 1, Wien, 1886.
15. Tillyard R. J. The Evolution of the Order *Odonata*. Rec. Ind. Mus., vol. XXX, p. II. Calcutta, 1928.
16. —— The Evolution of the Order Odonata. Abstr. IV Intern. Congr. Entomol., vol. II, Ithaca, 1928.
17. —— The Biology of Dragon-flies. Cambr. Zool. ser. Ch. III, pp. 38—66, Cambridge, 1917.
18. —— The fossil Dragonfly *Aeschnidiopsis* (Aeschna), *flindersiensis* Woodward, from the Rolling Downs series. Proc. Linn. Soc. N. South Wales, vol. XLII, p. 4, 1917.
19. —— *Odonata* and *Protodonata*. Proc. Linn. Soc. N. South Wales., vol. XLIII, p. 3, 1918.
20. —— On the development of the wing venation in Zygopterous Dragonflies, with special reference to the *Calopterygidae*. Proc. Linn. Soc. N. South Wales. XL, P. 2, 1915.
21. Залесский Ю. М. О новом стрекозоподобном насекомом из пермских отложений бассейна реки Камы. ИМЕН, № 6, 1931.
22. Zalessky g. Observations sur un nouvel insecte libelluloïde du Permien du Bassin du fleuve Kama. Ann. Soc. Géol. du Nord. T. LVI, pp. 36 — 41. Lille, 1931.

G. ZALESSKY. ON THE WING VENATION OF DRAGONFLIES AND MAYFLIES AND THEIR PHYLOGENETIC EVOLUTION

SUMMARY

It was long ago that Adolph (1), Redtenbacher (9), Brongniart and others already attached a very great importance to the distinction between concave and convex veins, and both latter authors designated all the veins by means of figures in such a manner that all the concave veins were indicated by odd numbers, and the convex ones by even numbers as follows:

C	I	Cu	VII
Sc	II	A_1	VIII
R	III	A_2	IX
»	IV	A_3	X
M	V	A_4	XI
»	VI		

The veins IV and VI, wich are often subject to reduction and sometimes disappear entirly, did not get a denomination either from Redtenbacher nor from Brongniart. Comstok named them *praemidia* and *postmedia*, but I find more convenient to call them *mediana anterior* (M. a.) or *antemediana* and *cubitus anterior* (Cu. a.) or *antecubitus*. Accordingly the median vein V and the cubital VII are accompanied by the definition posterior. This nomenclature does not correspond at all with the M_1, M_2 and Cu_1, Cu_2 of other authors, and it differs also from the terminology Cu.A. and Cu.P. used by Martynov and Tillyard, as these are two pair of entirely imdependent veins IV and V, VI and VII; each pair can as well have a common base as not, and they are not the fore and back branch of M or Cu. Each of these veins can have its own secondary ramifications, which I designate through numbers with corresponding denominations, as for instance, Cu. a_1 and Cu. a_2. Each concave vein obtains the sign +, and each convex one the sign —.

P	0 —	M. p. . .	V +
C	I +	Cu.a. .	VI —
Sc . . .	II —	Cu. p.. .	VII +
R	III +	A_1 . . .	VIII —
M. a. . .	IV —	A_2 . . .	IX +

The form *Pholidoptilon camense* (fig. 1), described by me previously and set apart in the independent order *Permodonata*, was in my opinion the ancestor of the real *Odonata*, and the corresponding scheme (fig. 6) shows how and by means of what modifications in the venation of the basal part of the wing I conceive the origin of separate suborders and families of dragonflies. Another scheme (fig. 5) represents the position of *Permodonata* in the phylogenetic tree of insects. I suppose that dragonflies and mayflies descend from a group of such *Palaeodyctioptera* to which belong the genus of *Homoioptera* and *Becquerelia*, and their common and direct hypothetical ancestor is represented in the second phase of my scheme (fig. 5). I imagine the precostal salience and precostal vein (P) of *Permodonata* and *Ephemeroptera* as resulting from the wingy appendix of the protorax of *Palaeodyctioptera* — the so called pleurae — after its coalescence with the anterior wing. I quite agree with the opinion of Comstok and Needham that the vein designated by them for dragonflies as M, is really M, yet not entirely the V vein, but also the IV vein, t.i. M. a., retained by this order of insects, as it tallies with Brongniart's rule which I have chosen as epigraph for this paper. I also agree with Anne Morgan's opinion about mayflies that the vein designated by many other authors as RS is really M and of course also M. a. according to my terminology, that isthe IV vein, which is followed by the real median V vein, i.e. M. p.

Orel. September 1931.