

УДК 595.734 : 591.174

А. К. Бродский

**РОЕВОЕ ПОВЕДЕНИЕ ПОДЕНОК  
(EPHEMEROPTERA)**[A. K. BRODSKY. SWARMING BEHAVIOUR OF MAY-FLIES  
(EPHEMEROPTERA)]

У амфибиотических насекомых естественный отбор предъявляет различные требования к личиночной и имагинальной стадиям. В жизненном цикле поденок на имагинальную стадию ложится только одна функция — воспроизведение потомства. Поскольку перед взрослыми поденками не стоит проблема добывания пищи, вся их организация адаптирована для репродуктивной деятельности. Практически единственной формой локомоции крылатых поденок является полет. Поэтому обнаружение самки, ее захват и копуляция протекают в воздухе. Только в полете самец способен принять положение, необходимое для копуляции. Бринк (Brink, 1957) подчеркнул удивительное единообразие репродуктивной системы поденок, и, видимо, положение, принимаемое партнерами во время копуляции, также одинаково у всех поденок. Копуляции предшествует своеобразное поведение роения, характерным компонентом которого являются брачные танцы самцов. Это поведение доминирует во всей полетной активности поденок. Поэтому естественно, что, несмотря на примитивный тип крыльев поденок, их структура специализирована в соответствии с осуществлением функции роения (Edmunds, Traver, 1954). Это же справедливо и для всего крылового аппарата.

Брачные танцы поденок описывались неоднократно, начиная с XVII в. (Swammerdam, 1675). К настоящему времени накопилось значительное количество данных, касающихся роевого поведения различных видов, что дает возможность систематизировать их. Поскольку имеющиеся сведения распределены крайне неравномерно по семействам отряда поденок, предлагаемая типизация роения не представляет собой окончательного варианта.

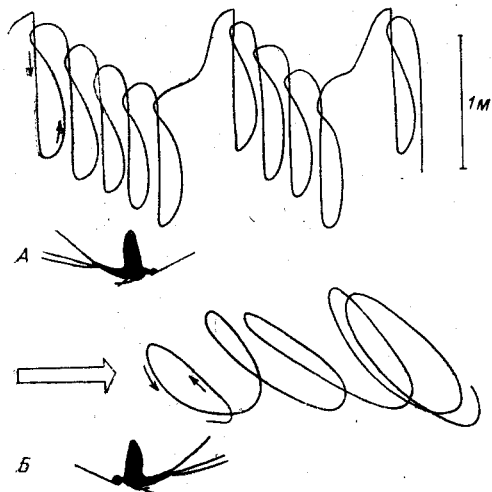
Вместе с тем следует подчеркнуть, что поведение роения, хотя и является доминирующей формой полетной активности поденок, не исчерпывает всего своеобразия полета этих насекомых. Полетная активность поденок может быть описана тремя категориями полета: 1) тривиальным полетом, 2) полетом, свойственным поведению в рое, и 3) миграционным полетом. Предлагаемая работа имеет целью разбор основных черт роения, делая упор на особенности полета поденок в рое.

Роевое поведение может быть рассмотрено как пример общей реакции на какой-нибудь элемент ландшафта, относительно которого группа насекомых поддерживает стационарное положение.

Концентрация самцов в рое и его стационарное положение являются существенными условиями встречи полов. Сохранение этих условий особенно важно для поденок, так как их половозрелая стадия длится очень недолго. Кроме того, благодаря роевому поведению, самцы удерживаются вблизи водоема, в котором проходит развитие личиночной стадии. В ходе

становления поведения роения действием отбора, возможно, подвергались особи, отлетавшие слишком далеко от воды. В дальнейшем стереотип поведения поддерживался таким образом, что особи, нарушавшие его по тем или иным причинам, элиминировались отбором.

Кроме вышеупомянутых функций роения, которые можно считать основными, имеются второстепенные. Даунс (Downes, 1969) полагает, что при роении создается ситуация, благоприятствующая перекрестному оплодотворению, и нарушение механизма роения кладет начало системам, варьирующим от перекрестного оплодотворения до факультативного партеногенеза. Рои поденок в норме состоят только из самцов. При изменении атмосферных условий и в первую очередь влажности в роении могут принимать участие и самки (Verrier, 1956). При экстремальных условиях количество самцов в рое резко сокращается, вследствие чего самки откладывают неоплодотворенные яйца.



Поэтому факультативный партеногенез, наблюдающийся у некоторых видов поденок, может рассматриваться как результат нарушения механизма роения. Дегранж (Degrange, 1958—1959 [1960]), однако, считает, что недостатком самцов нельзя полностью объяс-

Рис. 1. Траектория полета самца *Ephemera vulgata* L. в брачном танце. Силуэт поденки обозначает ориентацию самца на дне спуска.

А — брачный танец в спокойном воздухе;  
Б — брачный танец при ветре. Стрелка указывает направление ветра.

нить партеногенез. Возможно, что партеногенетическое развитие яиц, происходящее с задержкой, может служить для формирования жизненного цикла определенной длительности.

Кроме того, рои поденок всегда состоят из самцов одного и того же вида. Это обстоятельство способствует репродуктивной изоляции вида, хотя и не гарантирует от случайных межвидовых скрещиваний.

А. Первый тип роения (*Ametropodidae*, *Baetidae*, *Baetiscidae*, *Ephemerellidae*, *Ephemeridae*, часть *Heptageniidae*, *Isonychiidae*, *Leptophlebiidae*, *Metretopodidae*, *Potamanthidae*, *Siphonuridae*). Выход субимаго из воды может быть более или менее растянут во времени. У одних видов он длится весь сезон, другие же имеют 2—3-дневный пик вылета (Масан, 1958). Субимаго с поверхности воды летит на берег, где остается среди растительности до момента линьки на имагинальную стадию. К моменту брачного полета самцы оказываются рассеянными по береговой линии водоема. С наступлением благоприятных для полета атмосферных условий самцы собираются в рой.

Количество насекомых в рое может быть различно. Так, в роении *Rhithrogena morrisoni* Banks было зарегистрировано всего несколько самцов (Lehmkuhl, 1970), а для *Cinygmula reticulata* McDunn. описан рой, включающий сотни насекомых (Lehmkuhl, Anderson, 1970). Больше количество особей в рое у этой группы поденок встречается сравнительно редко.

Полетная активность роящегося насекомого должна быть организована таким образом, чтобы не было горизонтального смещения особи. Многие двукрылые остаются на месте в результате сложной траектории активного полета; часто используется стоячий полет (Downes, 1970). Поденки, обладая более просто устроенным крыловым аппаратом, решают задачу сохранения места по-своему.

В условиях полного безветрия брачный танец одинокого самца протекает следующим образом. Взлет начинается с горизонтально ориентиро-

ванным телом. Затем угол возвышения (угол между продольной осью тела и горизонтом) резко возрастает до  $90^\circ$ , после чего взлет продолжается с вертикально ориентированным телом. Траектория взлета располагается чаще всего вертикально, но может быть иногда наклонена к горизонту под углом  $75-80^\circ$ . На вершине взлета угол возвышения снова резко меняется до  $0^\circ$ , и самец переходит ко второму компоненту танца — пассивному опусканию, траектория которого под действием силы тяжести располагается строго вертикально. При опускании тело поденки ориентировано горизонтально и может на дне спуска занимать положение, при котором голова находится чуть ниже вершины брюшка. Контроль ориен-

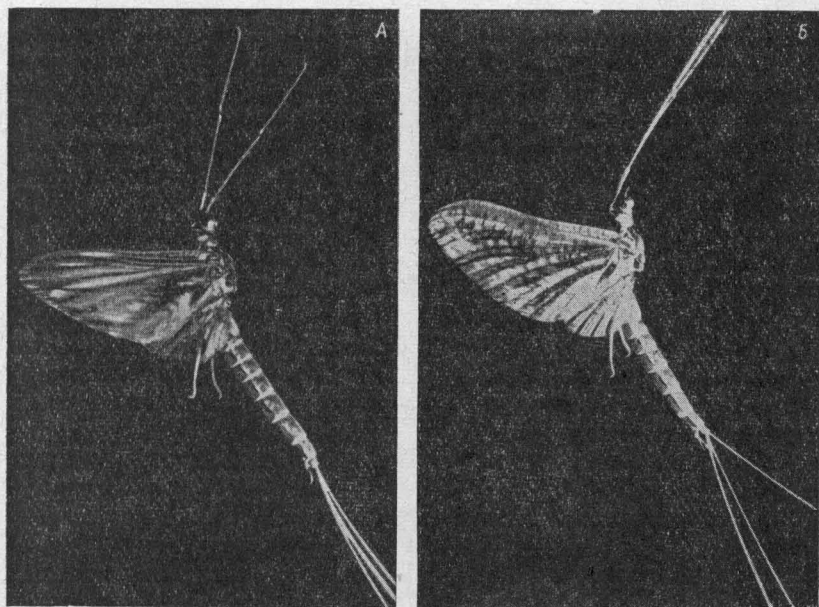


Рис. 2. Самец *Ephemera vulgata* L. в начальной фазе взлета в брачном танце.

А — брачный танец при ветре; Б — брачный танец в спокойном воздухе.

тации тела при взлетах и опусканиях осуществляется, видимо, посредством цефалического пальцевого органа.

Высота взлета, или, иначе, амплитуда танца равняется в среднем одному метру, но может варьировать в зависимости от условий. Чередование активного и пассивного компонентов повторяется несколько раз, после чего самец взлетает несколько выше, перемещаясь при этом горизонтально (рис. 1, А). Подобные перелеты объясняются возвращением самца на место роения, так как взлеты сопровождаются горизонтальным смещением особи.

Многие авторы (Колесов, 1927; Spieth, 1940; Berner, 1950; Гордеева, 1958 и др.), наблюдавшие брачные танцы различных видов поденок, отмечают, что при вертикальных взлетах хвостовые нити сложены и вытянуты в одну линию с телом. Наши наблюдения над роением *Ephemera vulgata* L., *Baetis vernus* Curt. и *Cloeon dipterum* L. показывают, что такое положение хвостовые нити занимают лишь при роении в условиях ветра (рис. 2, А). Когда ветра нет, хвостовые нити этих видов, хоть и не очень значительно разведены (рис. 2, Б). Сильнее они разведены при тривиальном полете (рис. 3) и максимально — при опускании в брачном танце.

Описывая «парашютный» полет поденок, Шванвич (1949) замечает, что роль хвостовых нитей совместно с крыльями заключается в замедлении опускания в брачном танце. Вследствие сопротивления воздуха хвостовые нити раздвигаются и подтягивают вершину брюшка кверху.

Разведение хвостовых нитей, однако, является скорее активным движением. В сложенном состоянии они обладают меньшим сопротивлением, о чем можно судить на основании их положения при взлетах в условиях ветра.

Крылья при опускании в брачном танце приподняты и фиксированы таким образом, что угол между ними составляет приблизительно  $140^\circ$ . Ноги занимают типичное при полете положение (рис. 3).

В отсутствие ветра ориентация самцов в рое может быть различной. Так, в рое самцов *Ephemera vulgata* L. в течение 30 секунд (время, необ-

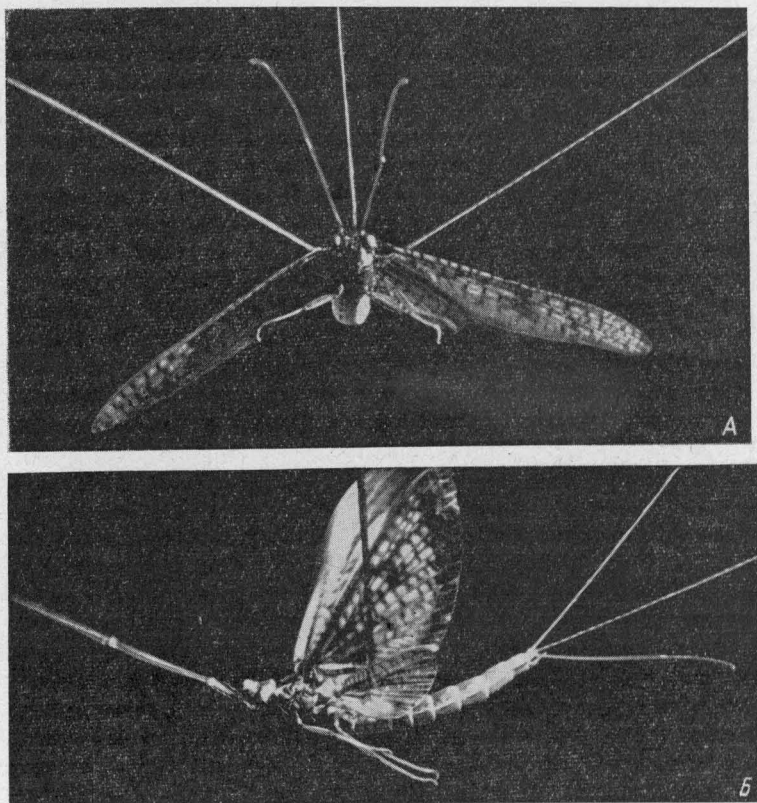


Рис. 3. Самец *Ephemera vulgata* L. в режиме тривиального полета. А — вид спереди; Б — вид сбоку.

ходимое для подсчета) около 65% самцов было ориентировано параллельно линии берега, остальные же — самым различным образом. Синхронизация движений в рое отсутствует: одни демонстрируют взлеты, другие — пассивные спуски. При наличии ветра все самцы ориентируются головой в сторону ветра, и танец становится менее регулярным из-за более значительной вариации амплитуды танца. Помимо амплитуды танца варьирует скорость вертикальных взлетов: при порыве ветра скорость взлета увеличивается. Взлет начинается с горизонтально ориентированным телом, но протекает с углом возвышения, равным приблизительно  $45^\circ$ . Траектория активного и пассивного компонентов становится более пологой, так как самец стремится компенсировать снос, вызванный ветром в фазе пассивного компонента (рис. 1, Б).

При скорости ветра, значительно превосходящей полетную скорость, поденки, как правило, прекращают роение и садятся в траву. Однако мы наблюдали роение поденок рода *Caenis* Steph. при скорости ветра, достигавшей 5, 6 м/сек. Активные компоненты танца проходили с горизонтально ориентированным телом на всем протяжении взлета. Хвостовые нити были сведены все время за исключением дна спуска, где они на мгно-

вание разводились. Амплитуда танца варьировала от 10 см до 1 м. Несмотря на это, рой все время сносился ветром.

Кроме отмеченных выше приспособлений для роения при ветре, известно, что некоторые мелкие виды поденок, относящиеся к родам *Caenis* Steph. (Eaton, 1888) и *Baetis* Leach (Needham et al., 1935), а также, по нашим данным, к роду *Centroptilum* Eth., ускоряют спуск при помощи работы крыльев. Согласно Флауэру (Flower, 1964), мелкие насекомые с относительно большими ногами и церками обладают высоким сопротивлением тела. Для мелких видов это обстоятельство создает угрозу сноса даже слабым ветром во время пассивного компонента танца. Небольшое же движение воздуха наблюдается почти всегда, особенно на открытых местах. В связи с этим ускорение пассивного компонента танца может быть рассмотрено как адаптивное для мелких видов поденок.

Сохранение самцом места роения зависит от его полетных возможностей и способности ориентироваться относительно элементов ландшафта. Специальные работы показывают, что первостепенное значение в контроле насекомым траектории полета играют фасеточные глаза и антенны. Чрезвычайно простое устройство джонстонова органа поденок — кольца биполярных нервных клеток во втором членике антенн (Needham et al., 1935) — дает основание считать, что антенны поденок не являются специализированным органом. Принцип их действия, следовательно, основан на восприятии смещения жгутика антенн относительно педицеллума под действием внешней нагрузки, что дает насекомому возможность оценить свою скорость относительно воздуха и стабилизировать курс полета, но не более этого (Hegan, 1969). Полет в рое вынуждает насекомое строго контролировать свою скорость как относительно элементов ландшафта, так и, при наличии ветра, относительно воздуха. Увеличение скорости ветра вызывает рефлекторное увеличение скорости относительно воздуха, в результате чего насекомое сохраняет предпочитаемое положение по отношению к какому-либо элементу ландшафта, или маркеру. Наблюдения показывают, что поденки обладают возможностью поддерживать свое положение стационарным в значительном диапазоне скорости ветра. Так, например, роение самцов *Ephemera vulgata* L. не нарушается при ветре, дующем порывами в 4,3 м/сек.

Контроль своего места по отношению к маркеру вовлекает, кроме того, оптомоторную реакцию, т. е. стремление насекомого поддерживать определенную заданную скорость скольжения изображения фона через глаза. Хорошо развитые фасеточные глаза поденок свидетельствуют об их важной роли в контроле полета. Сложные глаза самцов значительно крупнее, чем у самок и часто морфологически разделены на верхний отдел (фронтальные глаза) и боковой отдел (латеральные глаза). Фронтальные глаза могут быть очень велики, грибовидной или бокаловидной формы, тогда как для латеральных глаз характерна полусферическая форма. В тех случаях, когда не наблюдается морфологического деления глаз, строение зрительных элементов верхних отделов может тем не менее принципиально отличаться от строения зрительных элементов нижних отделов (Zimmer, 1897).

Принято считать, что верхние отделы сложных глаз поденок обладают суперпозиционным зрением, а боковые отделы — аппозиционным. Глаза с суперпозиционным зрением приспособлены для работы в условиях слабого освещения и свойственны ночным насекомым. Роение поденок может протекать в различное время суток. Одни виды имеют дневные пики активности, другие летают в ночное время. Чаще всего роение происходит в сумерках или на восходе солнца. В этом случае освещение меняется быстро, что создает трудности для оценки уровня освещенности, к которой приурочена полетная активность различных видов поденок. Харрис (Harris, 1952) оценивал освещение, при котором происходит лёт поденок как среднюю полетную активность при освещенности, превышающей 10 000 люкс. Оказалось, что к высокому уровню освещенности приурочен полет таких видов, как *Ephemera danica* Mull., *Paraleptophlebia cincta* Retz, *Baetis*



*scambus* Etn., *Centroptilum luteolum* Müll., *Cloeon simile* Etn. и некоторых других, также обладающих разделенными сложными глазами. Следовательно, фронтальные глаза самцов функционируют в дневное время в противовес мнению, что они являются органом ночного зрения. Видимо, причина деления сложных глаз самцов на два функциональных отдела иная.

Известно, что острота зрения сложного глаза насекомых тем выше, чем больше омматидиев в одном и том же угле, или, иными словами, чем меньше углы между соседними омматидиями. Этот вывод относится к зрению сидящего насекомого. Аутрум (Autrum, 1949) показал, что зрение насекомого в движении существенно отличается. Для глаза движущегося насекомого один и тот же предмет воспринимается как последовательность мельканий. Для его восприятия необходимо, чтобы омматидии обладали хорошей контрастной чувствительностью и малой инерционностью, тогда как высокая угловая плотность зрительных единиц не является обязательной (Мазохин-Поршняков, 1965). Наоборот, в выгодном положении оказываются глаза с большими межомматидийными углами, так как в таком случае освещенность соседних омматидиев не будет изменяться слишком быстро. У поденки *Ephemera vulgata* L. межомматидийный угол равен  $2^{\circ}14'$ , т. е. больше, чем у насекомых, относящихся к другим отрядам (*Odonata*, *Orthoptera*, *Lepidoptera*, *Hymenoptera*, *Diptera*). На основании этого можно судить об особой адаптации глаз поденок к зрению в полете. Для зрения в движении, кроме того, благоприятны крупные размеры фасеток. Для различения мелких предметов (каковыми являются самки), движущихся с высокой угловой скоростью, выгодно, чтобы изображение предмета как можно дольше оставалось в пределах одного омматидия. Верхние отделы сложных глаз самцов обладают более крупными по сравнению с боковыми отделами размерами фасеток. Поэтому функция различения летящей самки падает на верхние отделы сложных глаз, тогда как при помощи боковых отделов самец ориентируется относительно элементов ландшафта.

Таким образом, самец поденки, ориентируясь визуально, летит на маркер и затем, во время брачного танца, контролирует траекторию и скорость полета таким образом, чтобы изображение маркера скользило по глазу в направлении спереди назад в течение активного компонента танца. Поскольку только активный компонент брачного танца контролируется насекомым, скольжение через определенный заданный интервал времени происходит в одном и том же направлении. Угловое смещение небольшого по размерам маркера будет происходить слишком быстро, и в таком случае, возможно, самец стремится задать определенную частоту появления изображения маркера на боковых отделах глаз.

Пассивный же компонент брачного танца, видимо, является более адекватным для распознавания самки, так как в это время фронтальные глаза самца обращены вверх. Это в первую очередь относится к видам с бокаловидной или близкой к ней формой фронтальных глаз. Смещение самца в вертикальной плоскости во время брачного танца приводит к тому, что зона его постоянной видимости находится только над ним. Самка, траектория полета которой проходит снизу или сбоку относительно самца, не будет замечена последним. Положение фронтальных глаз самца, следовательно, оказывается скоррелированным [с] [характером брачного танца.

В качестве маркеров роения самцы этой группы используют сравнительно редко встречающиеся объекты большого размера: берег озера, дорогу, полосу прибрежной растительности и т. д. Существенно, чтобы маркер располагался в непосредственной близости от воды. Один и тот же маркер может быть использован для роения разных видов в различное время суток.

Над маркером с протяженными границами могут одновременно находиться несколько разобщенных роев одного вида. Присоединение новых самцов к рою определяется, видимо, реакцией на уже роящихся насеко-

мых. Но наряду с этим возможно, что какие-то незаметные для глаза наблюдателя детали, такие, как например, неравномерное распределение высоких знаков, могут быть использованы в качестве небольших маркеров, удобных для формирования локальных роев.

Роение некоторых видов может протекать в условиях отсутствия зрительного контакта с водой. Иногда маркер, над которым располагается рой, может быть удален от водоема на расстояние, превышающее 1 км. (Bogoescu, Tăbăcaru, 1969). В этих условиях функцию предотвращения дисперсии популяции целиком выполняет небольшой по размерам маркер, контрастирующий с фоном земли или неба. Формирование роев на некотором расстоянии от воды свойственно поденкам рода *Ephemerella* Walsh (Spieth, 1940). Кроме того, по нашим наблюдениям, вдали от воды часто роятся поденки рода *Cloeon* Leach. Интересно, что у одного из видов этого рода отмечена высокая по сравнению с другими поденками выносливость к сухой атмосфере (Inagaki, 1970).

Высота роя над маркером определяется в первую очередь возможностью зрительного контакта с ним. Траектория полета контролируется насекомыми только внутри пограничного слоя, тогда как за его пределами ветер определяет направление полета насекомых (Johnson, 1966). Толщина же пограничного слоя зависит от скорости полета насекомых в спокойном воздухе и резко сокращается при ветре. Таким образом, ветер также лимитирует высоту роения над землей.

Высота роения поденок, т. е. расстояние от нижней границы роя до земли, оценивается Спитом (Spieth, 1940) в 1,5—9,0 м, причем ряд авторов (Spieth, 1940; Cooke, 1942; Bogoescu, Tăbăcaru, 1969) отмечает весьма значительную высоту роения отдельных видов. Причиной увеличения высоты роения может служить как изменение атмосферного давления (Cooke, 1942), так и увеличение количества насекомых в рое (Luman, 1944; Berner, 1950). Для видов, роящихся в сумерках, наблюдается постепенное увеличение высоты роения, связанное с избеганием холодного воздуха вблизи земли. Обычно же, когда в качестве маркера выбирается предмет, находящийся на уровне земли, высота роения поденок редко превышает 5 м.

Итак, рой сформирован. Самка поденки летит от воды над полосой прибрежной растительности, пересекая ее под прямым углом, и, не встретив рой, летит обратно, меняя высоту. Так продолжается до тех пор, пока самка не пролетает через рой. По данным Колесова (1927), самец реагирует на самку лишь в том случае, если высота траектории полета самки над роем не превышает 50—80 см. Поскольку глаза самки поденки значительно меньше, чем у самца, и не разделены на два отдела, то, вероятно, самка отыскивает не рой, а маркер. Копуляция происходит обычно в полете, после чего самец снова возвращается в рой. Одна и та же самка может быть оплодотворена неоднократно, а самец за время роения может оплодотворить несколько самок (Eaton, 1888). Возможность полигамии и полиандрии, значительно увеличивающих шансы воспроизведения потомства, обеспечивается, таким образом, описанным механизмом роения.

Как видно из приведенного выше перечня семейств видов, обладающих первым типом роения, подобное поведение в рое свойственно большинству современных поденок. Существенно, что этим семействам дали начало несколько различных филогенетических ветвей (Edmunds, 1962). Поскольку вероятность независимого происхождения данного типа роения мала, первый тип роения является наиболее генерализованным в роевом поведении насекомых этого отряда.

Второй тип роения (*Heptageniidae*: *Heptagenia* Walsh, *Stenonema* Grav.). Поведение самцов этой группы в рое существенно отличается от вышерассмотренного (Eaton, 1888; Cooke, 1940; Spieth, 1940). Самец парит над потоком на одном месте или медленно двигается вперед параллельно поверхности воды и линии берега. При этом его вытянутое тело ориентировано перпендикулярно поверхности воды, а хвостовые нити разведены так, что угол между продольной осью тела и хвостовой нитью

составляет 90°. Для сохранения своего места относительно маркера самец время от времени переходит в тривиальный полет, летит в обратном направлении; после чего в режиме стоячего полета снова медленно движется вперед.

При ветре характер полета самца в рое меняется. Чаще всего траектория полета приобретает вид петли, напоминающей таковую при роении первого типа в условиях ветра (Thew, 1958).

Глаза самцов этой группы разделены на два функциональных отдела, но в отличие от рассмотренной выше группы поденок не сближены апикально. Поскольку в брачном танце не происходит вертикального смещения самца, зона его постоянной видимости простирается по обе стороны от последнего. При апикальном расположении адаптированных для распознавания самки отделов глаз эта зона была бы ограничена более узким сектором пространства. Таким образом, при роении второго типа самец реагирует на самку, траектория полета которой проходит сбоку от него.

В. Третий тип роения (*Oligoneuriidae*, *Palingeniidae*, *Polymitarciidae*). Роение самцов этой группы происходит обычно близко от поверхности воды (2,5—5,0 см). Брачные танцы имеют вид быстрых горизонтальных полетов. Эдмундс (Edmunds, 1951) пишет, что самцы *Lachlania powelli* Edm. летали со скоростью «самой быстрой стрекозы». Высокая полетная скорость при роении отмечается также Итоном (Eaton, 1888) для самцов рода *Oligoneuria* Pict, Верье (Verrier, 1956) — для поденок рода *Oligoneuriella* Ulm. и Тью (Thew, 1958) — для *Ephoron album* Say. Видимо, полет с высокой скоростью компенсирует отсутствие постоянной зоны видимости, необходимой для отыскания самки. Создается впечатление, что роящийся самец «ищет» самку.

Самки летают на той же высоте, что и самцы, или чуть ниже. Время от времени одна из самок взлетает круто вверх, и это движение вызывает ответную реакцию самцов, которые начинают преследовать самку. Иными словами, самка, как и обычно, пролетает сквозь рой, ориентированный в этом случае горизонтально. Глаза самца, следовательно, должны быть адаптированы для различения самки, начало траектории полета которой находится снизу и сбоку от него.

Действительно, нижние отделы сложных глаз самцов *Oligoneuriella rhenana* Imh. развиты сильнее, чем у самок. То же самое, хотя и в меньшей степени, наблюдается у *Palingenia longicaudata* Oliv. и *Palingenia sublongicaudata* Tshern.

Согласно Верье (Verrier, 1956), все омматидии глаз самцов этой группы поденок функционально однородны и обладают аппозиционным зрением. В связи с этим неясно, как самец отыскивает самку в условиях низкой освещенности. Лёт одних видов приурочен к высокому уровню освещенности, другие могут летать при различном освещении, третьи же роятся преимущественно в ночное время. В тех случаях, когда лёт происходит утром, днем или рано вечером, имеет место описанная выше картина роения. В частности, обычное роение при этом условии наблюдалось у *Oligoneuriella rhenana* Imh. (Pinet, 1967) и *Palingenia sublongicaudata* Tshern. (Косова, 1967).

При слабом освещении лёт, как правило, происходит у родов *Campurus* Etn., *Polymitarcys* Etn. (Spieth, 1940) и у *Povilla* Nav. (Hartland-Rowe, 1958). Характерно, что для родов *Palingenia* Burm. и *Polymitarcys* Etn. описано наибольшее количество известных случаев массового лёта (Ульмер, 1918; Неизвестнова-Жакина, 1930; Павловский, Лепнева, 1948; Фишкис, 1955; Чернова, 1952 и др.). При массовом лёте насекомые выходят из воды столь быстро и в таком количестве, что вновь вышедшие вытесняют летающих в более высокие слои воздуха. В результате над местом выхода поднимается столб поденок, в котором находятся как самцы, так и самки. Несомненно, что при таком условии увеличиваются шансы встречи полов. Поэтому возможно, что механизм отыскания самки в ночное время основан не на зрении, а на ином виде рецеции. Во всяком слу-



чае у поденок рода *Polymitarcys* Etn. вообще отсутствует половой диморфизм сложных глаз.

Таким образом, в рамках рассматриваемой группы поденок можно проследить все стадии перехода от роения третьего типа до режима поведения, по отношению к которому синхронное массовое окрыление имеет адаптивное значение.

Очевидна сборность рассматриваемой группы. Видимо, отклонение от роения первого типа шло независимо в различных филогенетических ветвях. Причем степень отклонения неодинакова у сем. *Oligoneuriidae*, с одной стороны, и сем. *Palingeniidae* и *Polymitarcidae*, с другой. Представители последних еще сохраняют в тривиальном полете пассивный компонент брачного танца первого типа — планирование (Булдовский, 1935а; Tientsuu, 1935), тогда как олиgoneурииды его утратили в связи с тенденцией к скоростному полету. Тенденция же к массовым лётам более отчетливо выражена у *Palingeniidae* и *Polymitarcidae*. В этом отношении они сближаются с представителями рода *Hexagenia* Walsh, брачные танцы которых также претерпевают изменения в связи с синхронным окрылением большого количества особей (Cooke, 1952). Кроме того, некоторым видам сем. *Palingeniidae* свойственно ослабление полетной функции. В наибольшей степени это относится к *Chankagenesia natans* Buld.: самцы и самки этого вида, работая крыльями, могут лишь скользить по воде (Булдовский, 1935б).

Г. Четвертый тип роения (*Caenidae* и, возможно, *Tricorythidae*). Роение поденок этой группы может происходить как над водой, так и над берегом. Насекомые в рое демонстрируют брачный танец, напоминающий таковой при роении первого типа (Needham, 1908). Однако траектория полета самца в рое может быть более сложная, с более частым чередованием активного и пассивного компонентов. У некоторых самцов рода *Caenis* Steph. в рое нами была отмечена спиралевидная траектория летящих вверх насекомых.

Самцы этой группы обладают широко расставленными аппозиционными глазами, не разделенными на два функциональных отдела.

Соотношение полов в рое, зарегистрированное Мироном (Miron, 1960) и равное у *Ephemerella ignita* Poda 620 ♂/2 ♀, у *Rhithrogena grisocolata* Vog. — 150 ♂/9 ♀, *Caenis macrura* Steph. — 68 ♂/18 ♀, показывает, что рой последнего вида включает оба пола. Аналогичное соотношение полов было отмечено нами в роях *Caenis horaria* L. (130 ♂/34 ♀) и *Caenis undosa* Tiens. (50 ♂/8 ♀). Видимо, присутствие самок в рое вообще свойственно поденкам этой группы. В условиях тесного контакта особей разного пола в роях с высокой плотностью насекомых могут приобрести значение иные, помимо глаз, рецепторы. В связи с этим обращает на себя внимание половой диморфизм антенн поденок рода *Caenis* Steph., проявляющийся в форме и размерах педипеллума. Поскольку самки обладают более крупными крыльями, то мощность звука и, возможно, его тон различаются у полов. На этом основании можно предположить, что при роении в условиях слабого освещения на антенны также ложится функция отыскания самки.

#### ВЫВОДЫ

В полетной активности самцов доминирует поведение, связанное с роением. По отношению к месту роения поденки образуют три группы: 1) виды, роящиеся над водой; 2) виды, роящиеся над берегом, но сохраняющие зрительный контакт с водой; 3) виды, роящиеся в условиях отсутствия зрительного контакта с водой. Высота роения редко превышает пять метров. Выделяются четыре типа роения.

Первый тип роения свойствен большинству видов, относящихся к сем. *Ametropodidae*, *Baetidae*, *Baetiscidae*, *Ephemerellidae*, *Ephemeridae*, *Heptageniidae* (часть родов), *Isonychiidae*, *Leptophlebiidae*, *Metretopodidae*, *Potamanthidae*, *Siphonuridae*. Особенности роения этого типа заключаются в следующем: 1) рой состоит из самцов; 2) рой располагается над

маркером; 3) самцы в рое демонстрируют брачные танцы, состоящие из чередования активного и пассивного компонентов; 4) самка летит через рой и схватывается самцом; 5) самец обнаруживает самку визуально.

Второй тип роения наблюдается у некоторых видов, относящихся к родам *Heptagenia* Walsh, *Stenonema* Trav. (*Heptageniidae*). В отличие от первого типа роения брачный ташец самца этой группы имеет характер стоячего полета.

Третий тип роения свойствен видам, относящимся к сем. *Oligoneuridae*, *Palingeniidae*, *Polymitarcidae*. Этот тип роения резко отличен от первого и второго. Брачный танец самца представлен быстрыми горизонтальными полетами параллельно поверхности воды. Массовые лёты поденок этой группы, видимо, компенсируют невозможность визуального отыскания самки самцом в условиях низкого уровня освещенности.

Четвертый тип роения наблюдается у видов сем. *Caenidae* и, возможно, *Tricorythidae*. Брачный танец самца аналогичен таковому при роении первого типа. В роении могут принимать участие как самцы, так и самки.

Для первого, второго и третьего типов роения положение адаптированных для отыскания самки отделов сложных глаз самца коррелирует с характером брачного танца.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Булдовский А. Т. 1935а. К биологии *Anagenesia paradoxa* mihi (Ephemeroptera). Вестн. ДВ филиала АН СССР. 11 : 124, 125.
- Булдовский А. Т. 1936б. Новые представители сем. *Palingeniidae* (Ephemeroptera) из Дальнего Востока СССР. Вестн. ДВ филиала АН СССР, 14 : 151—166.
- Гордеева Л. Н. 1958. К биологии и экологии обыкновенной поденки в озерах Карелии. Уч. зап. Лен. Гос. пед. инст. им. А. И. Герцена, 143 : 149—166.
- Колесов В. Г. 1927. Биология рода *Ephemera* Linn. Русский Зоол. журн., 7, 4 : 134—152.
- Косова А. А. 1967. Экология поденки *Palingenia sublongicaudata* Tshern. в дельте Волги. Зоол. журн., 46, 12 : 1856—1859.
- Мазохин-Поршняков Г. А. 1965. Зрение насекомых. Изд. «Наука», М.
- Неизвестнова-Жадина Е. С. 1930. Личинки поденок р. Оки и ее бассейна по сборам Окской биологической станции. Раб. Окск. биол. ст., 6, 1—3 : 159—171.
- Павловский Е. Н., С. Г. Лепнева. 1948. Очерки из жизни пресноводных животных. «Сов. наука», М.
- Ульмер Г. 1918. Пресноводные насекомые (биологические очерки). «Задруга», М.
- Фишкис И. С. 1955. Массовый лёт поденок *Polymitarcus nigridorsum* Tshern. (Ephemeroptera, Ephoronidae) в Ленинградской области. Энтом. обзор., 34 : 137—143.
- Чернова О. А. 1952. Поденки (Ephemeroptera) бассейна реки Амура и прилежащих вод и их роль в питании Амурских рыб. Тр. Амурской ихтиол. экп. 1945—1949, 3 : 229—360.
- Шванвич Б. Н. 1949. Курс общей энтомологии. «Сов. наука», М.—Л.
- Autrum H. 1949. Neue Versuche zum optischen Auflösungsvermögen fliegender Insecten. Experimentia, 5 : 271—277.
- Berner L. 1950. The mayflies of Florida. University of Florida. Biological Series, 4, 4.
- Bogoescu C., I. Tăbăcaru. 1969. Observațiuni asupra zborului nupțial și acuplării la ephemeroptere. Comun. zool., 1 : 79—84.
- Brink P. 1957. Reproductive system and mating in Ephemeroptera. Opusc. Ent., 22 : 1—37.
- Cooke H. G. 1940. Observations on mating flights of mayflies *Stenonema vicarium*. Entom. News, 51 : 12—14.
- Cooke H. G. 1942. Mating flights of *Isonychia mayflies* (Ephemeroptera). Entom. News, 53 : 249—252.
- Cooke H. G. 1952. The occurrence of mass flight movements in *Hexagenia occulta* (Ephemeroptera). Entom. News, 63 : 61—66.
- Degrange C. 1958—1959 (1960). Recherches sur la reproduction des éphéméroptères. Trav. lab. hydrobiol. et piscicult. Univ. Grenoble, 50—51 : 1—193.
- Downes J. A. 1969. The swarming and mating flight of Diptera. Annual Rev. Entomol., 14 : 271—298.
- Downes J. A. 1970. The feeding and mating behaviour of the specialized Empidine (Diptera); observations on four species of *Rhamphomyia* in the high arctic and a general discussion. Canad. Entomol., 102, 7 : 769—791.

- Eaton A. E. 1888. Revisional monograph of recent Ephemeridae or mayflies. Trans. Linnean Soc. London, ser. 2, 3: 1-352.
- Edmunds G. F. 1951. New species of Utah mayflies I. Oligoneuriide (Ephemeroptera). Proc. Ent. Soc. Wash., 53: 327-331.
- Edmunds G. F. 1962. The principles applied in determining the hierarchical level of the higher categories of Ephemeroptera. Systematic Zoology, Baltimore, 11: 22-31.
- Edmunds G. F., J. R. Traver. 1954. The flight mechanics and evolution of the wings of Ephemeroptera, with notes on the archetype insect wing. Journ. Wash. Academy Sciences, 44, 12: 390-400.
- Flower J. W. 1964. On the origin of flight in insects. Journ. Insect Physiol., 10, 1: 81-88.
- Harris J. R. 1952. An Angler's Entomology (New naturalist series). «Collins», London.
- Hartland-Rowe. 1958. The biology of tropical mayfly *Povilla adusta* Navas (Ephemeroptera, Polymitarcidae) with special reference to the lunar rhythm of emergence. Rev. Zool. Bot. Afr., 58, 3-4: 185-202.
- Heran H. 1969. Der Insektenflug und seine nervöse Steuerung. Naturwiss. Rundschau, 22, 1: 1-8.
- Inagaki S. 1970. Ethologie et morphologie d'une éphémère *Cloëon* sp. et expériences sur sa survie imaginaire. Cha. natur., 26, 3: 45-52.
- Johnson C. G. 1966. A functional system of adaptive dispersal by flight. Ann. Rev. Ent., 11: 233-260.
- Lehmkuhl D. M. 1970. The life cycle of *Rhithrogena morrisoni* (Banks) in Western Oregon (Ephemeroptera: Heptageniidae). Pan-Pacif. Entomol., 46, 2: 124-127.
- Lehmkuhl D. M., N. H. Anderson. 1970. Observation on the biology of *Cinygmula reticulata* McDunnough in Oregon (Ephemeroptera: Heptageniidae). Pan-Pacif. Entomol., 46, 4: 268-274.
- Lyman E. F. 1944. Emergence, swarming and mating in Hexagenia. Entomol. News, 55, 8: 207-210.
- Macan T. T. 1958. Causes and effects of short emergence periods in insects. Verh. int. Ver. Limnol., 13: 845-849.
- Miron I. 1960. Contribuții la cunoașterea Ephemeropterelor din bazinul mijlociu al Bistriței. Anal. Univ. «Al. J. Cuza» Iași, serie nouă/sect. II (șt. natur.), 6, 2: 307-314.
- Needham J. G. 1908. Report of the entomologic field station conducted at Old Forge, N. Y., in the summer of 1905. Albany. University of the State New York.
- Needham J. G., J. R. Traver, Hsu Y.-Chih. 1935. The biology of Mayflies. Ithaca, New York.
- Pinet J. M. 1967. Observations sur le vol crépusculaire d'*Oligoneuriella rhenana* Imhoff. (Ephem. Oligoneuriidae). Bull. Soc. Entomol. France, 72, 5-6: 144-155.
- Spieth H. T. 1940. Studies on the biology of the Ephemeroptera II. The nuptial flight. Journ. N. Y. Entomol. Soc., 48: 379-390.
- Swammerdam. 1675. *Ephemeræ Vita*. Amsterdam.
- Theobald T. B. 1958. Studies on the mating flights of the Ephemeroptera I. The mating flights of *Ephoron album* (Say) and *Stenonema canadense* (Walker). Florida Entomologist, 41, 1: 9-12.
- Tientsuu L. 1935. On the Ephemeroptera-fauna of Laatokan Karjala (Karelia Ladogensis). Suomen Hyönteistieteellinen Aikakauskirja, 1, 1: 3-23.
- Verrier M.-L. 1956. Biologie des Éphémères. «Collection Armand Colin», Paris.
- Zimmer C. 1897. Die Fabettenaugen der Ephemeriden. Z. wiss. Zool., 63: 236-262.

Кафедра энтомологии  
Ленинградского государственного  
университета,  
Ленинград.

#### SUMMARY

In flight activity of mayflies males the swarming behaviour predominant. In regard to the swarming place mayflies may be arranged into three groups: 1) species which swarm above the water; 2) species which swarm above the bank and have visual contact with water; 3) species which swarm without visual contact with water. The swarming height rarely exceeds five meters. Four types of swarming are distinguished.

The first type is characteristic of the most species included in the families: *Ametropodidae*, *Baetidae*, *Baetiscidae*, *Ephemerellidae*, *Ephemeridae*, *Heptageniidae* (partly), *Isonychiidae*, *Leptophlebiidae*, *Metretopodidae*, *Pota-*

*manthidae*, *Siphonuridae*. The following peculiarities of the swarming are noted for this group:

1) the swarm consists of only males; 2) the swarm is situated above the marker; 3) during swarming males perform nuptial dances which are composed of active and passive components repeated many times; 4) female flies through the swarm and is captured by male; 5) male detects female by means of its compound eyes.

The second type is observed in some species of the genera *Heptagenia* Walsh. and *Stenonema* Trav. (*Heptageniidae*). This type differs from the previous one in that male nuptial dance has the character of hovering.

The third type is typical of the species of the families *Oligoneuriidae*, *Palingeniidae* and *Polymitarcidae*. This type differs considerably from the first and second types. The male nuptial dance is represented by swift horizontal flights near the surface of water. It is likely that the mass flight of mayflies of this group compensates the male incapacity to find visually the female under poor illumination.

The fourth type is observed in species of the families *Caenidae* and possibly *Tricorythidae*. The male nuptial dance is similar to that of the 1<sup>st</sup> swarming type, but females as well as males may take part in the swarming.

For the 1<sup>st</sup>, 2<sup>d</sup> and 3<sup>d</sup> swarming types the position of male compound-eyes is adapted to detecting female is correlated with the character of nuptial dance.

---