

**О МЕТОДИКЕ ИЗУЧЕНИЯ ЖИЗНЕННЫХ ЦИКЛОВ
АМФИБИОТИЧЕСКИХ НАСЕКОМЫХ**

И. М. ЛЕВАНДИДОВА и Л. С. РУБАНЕНКОВА

*Тихоокеанский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства
и океанографии (Владивосток)*

На современном этапе изучения пресноводного бентоса как пищевого ресурса рыб назрела необходимость от количественной оценки биомассы перейти к изучению продуктивности массовых видов беспозвоночных и целых биоценозов. Для этой цели необходимо располагать сведениями о стандартных весах кормовых для рыб беспозвоночных, их жизненных циклах, распределении различных возрастных стадий во времени, иметь размерно-весовую характеристику отдельных стадий.

Как справедливо указывают Е. В. Боруцкий и И. И. Гирса (1961), стандартные веса водных беспозвоночных испытывают значительные колебания от водоема к водоему. Следовательно, данные, накопленные в этой области для западной части Союза, не могут быть механически перенесены на бассейн Амура, тем более, что и видовой состав амурской бентофауны в значительной степени специфичен.

Данных о размерах и весах амурских беспозвоночных до последних лет было опубликовано очень немного. Они исчерпывались материалами А. С. Константинова (1960) по ширине головных капсул и весам 30 видов личинок хирономид и сведениями по размерам и весам личинок нескольких видов поделок и ручейников (Чернова, 1952; Ключарева, 1952). Поэтому подобные исследования были предприняты в последние годы группой сотрудников Амурского отделения Тихоокеанского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии. В результате этих работ получены материалы по стандартным весам, их сезонной динамике и жизненным циклам 12 видов хирономид из лимнокренов (Леванидов и Леванидова, 1962); данные по стандартным весам личинок нескольких видов ручейников, веснянок и поделок содержатся в печатающихся работах Л. А. Слободчиковой и Л. С. Рубаненковой. Во всех этих работах основное внимание было уделено изучению личинок амфибиотических насекомых как наиболее существенного компонента бентоса и пищи рыб.

Исследование жизненных циклов и биологии амфибиотических насекомых, кроме получения размерно-весовых характеристик, связано с выяснением числа личиночных линек и знанием морфологических признаков различных возрастных стадий. Для определения личиночного возраста хирономид А. С. Константиновым (1960) разработан метод, применявшийся ранее Б. Кагановой и А. С. Мончалским (1930) на личинках кулицид¹. Массовые промеры ширины головной капсулы с последующей вариационно-статистической обработкой дают вполне четкую картину четырех личиночных стадий хирономид (Константинов, 1950, 1951; Леванидов и Леванидова, 1962).

Задача настоящего исследования состояла в выработке критериев для различения личиночных стадий представителей других групп амфибиотических насекомых. В качестве объектов были выбраны личинки ручейников и поделок как наиболее массовые представители бентоса. Предстояло установить степень применимости для этой цели простого и удобного метода А. С. Константинова.

¹ До работ А. С. Константинова данные промеров головных капсул личинок хирономид и указание на скачкообразность изменений размеров головы от стадии к стадии приводились Е. А. Яблонской (1947).

ЛИЧИНКИ РУЧЕЙНИКОВ

Ниже приводятся результаты анализа промеров наибольшей ширины головных капсул четырех видов ручейников обонх подотрядов: *Annulipalpia* — семейство *Hydropsychidae* (*Macronema radiatum* Mc. L.,

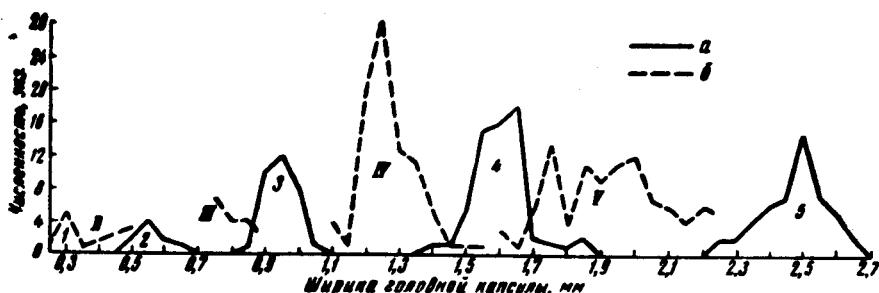


Рис. 1. Возрастные стадии личинок ручейников, выделенные на основании промеров ширины головной капсулы

a—*Macronema radiatum* (стадии 3—5), б—*Platyphylax nigrovittatus* (стадии I—V)

Amphipsyche proluta Mc L., *Cheumatopsyche* sp.) и *Integrilpalpia* — семейство *Limnophilidae* (*Platyphylax nigrovittatus* Mc L.).

Промеры сделаны окулярмикрометром микроскопа МБС при увеличении $\times 16$, с точностью до 0,05 мм.

Личинки *M. radiatum* — крупного, широко распространенного в бассейне Амура вида обитают как в самом Амуре, так и во многих его протоках. По-видимому, существуют некоторые размерные и экологические отличия между популяциями. *M. radiatum* в Амуре и протоках его, поэтому для анализа возрастных групп нами использован вариационный ряд по ширине головной капсулы личинок, собранных в одном водоеме — р. Бирушка (приток р. Уссури 2-го порядка) в летнее время.

Личинки *A. proluta* и *Cheumatopsyche* sp. — типичные потамофилы, населяют Амур и наиболее крупные его протоки. Экземпляры, послужившие для возрастного анализа, собраны во время их миграций в толще речной струи Амура планктонными сетями (Леванидова и Леванидов, 1962).

Личинки *P. nigrovittatus* — крупного массового в азиатской части Союза вида собраны в различных протоках р. Хор, причем для анализа использованы круглогодичные сборы за разные годы.

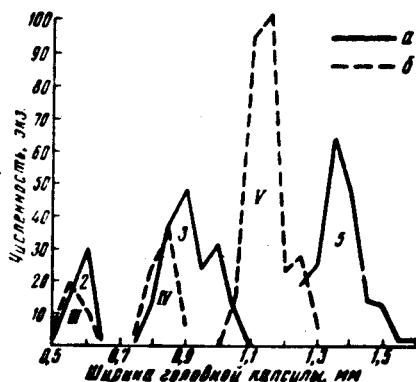


Рис. 2. Возрастные стадии личинок ручейников, выделенные на основании промеров ширины головной капсулы

a—*Cheumatopsyche* sp. (стадии 2—5), б—*Amphipsyche proluta* (стадии I—V)

На рис. 1 и 2 представлены графические изображения вариационных рядов по ширине головной капсулы личинок упомянутых четырех видов. Повсюду ясно выражено расчленение общего ряда на несколько почти везде отделенных друг от друга промежутками рядов, соответствующих возрастным стадиям личинок.

Возрастной состав популяции *M. radiatum* неоднороден в течение всего года. В летнем материале оказались 4 возрастные группы (рис. 1), самая молодая предположительно принадлежит ко II стадии. Мигрировавшие личинки *A. proluta* и *Cheumatopsyche* sp. принадлежали к трем старшим группам (рис. 2); материалом во ранних ста-

дям этих видов мы не располагали. Личинки *P. nigrovittatus*, собранные на дне водоемов, были представлены четырьмя возрастными стадиями (рис. 1), но самая молодая из них (II) представлена в сборах единично; I возрастная группа получена нами выведением из яиц. Личиночки длиной 1,9—2,4 мм были собраны на поверхности кладки и, возможно, после вылупления успели перелинять. Тогда личинки этой возрастной группы должны быть отнесены не к I, а ко II стадии, а ширина головной капсулы личинок истинной I стадии будет около 0,19 мм, что более вероятно. Лишь у *P. nigrovittatus* вариационные ряды двух смежных стадий (IV и V) смыкаются друг с другом. Однако и в этом случае личинки можно было уверенно разделить по данным промеров длины и провесов². По сравнению с прочими тремя видами, личинки V стадии *P. nigrovittatus* дали очень растянутый вариационный ряд с двумя нечетко выраженными вершинами. Причина этого заключается главным образом в ясно выраженном у старших личинок размерном половом диморфизме. Кроме того, по-видимому, сказалась неоднородность материала, собранного из различных по термике водоемов.

Анализируя средние вариационных рядов по ширине головных капсул в отдельных стадиях исследованных видов, получаем, что ширина их головной капсулы увеличивается от стадии к стадии по закону геометрической прогрессии, со знаменателем 1,37—1,74. Ниже приводим значение полученных знаменателей:

Виды	Возрастные стадии			
	I—II	II—III	III—IV	IV—V
<i>Platyphylax nigrovittatus</i>	1,00	1,74	1,50	1,62
<i>Macronema radiatum</i>	—	1,70	1,67	1,56
<i>Cheumatopsyche</i> sp.	—	—	1,58	1,50
<i>Amphipsyche prolata</i>	—	—	1,46	1,37

Таким образом, изменение ширины головной капсулы личинок ручейников от стадии к стадии происходит так же скачкообразно, как у хирономид. Значения знаменателя прогрессии тоже близки (1,50—1,97 у хирономид Теплового озера — Леванидов и Леванидова, 1962). При этом у теплоозерских хирономид в пяти случаях из шести коэффициент прогрессии несколько уменьшался с ростом личинок. То же имеет место и у ручейников (у трех из приведенных четырех видов).

Приведенные данные показывают, что ширина головных капсул личинок ручейников может служить надежным критерием для определения стадии их развития. Технически же несложное определение возраста личинок весьма облегчает расшифровку жизненного цикла насекомых. Так, проанализировав возраст личинок *P. nigrovittatus* в сборах из различных притоков Амура в разное время года, мы получили следующую схему жизненного цикла этого вида.

Массовый вылет — в мае и июне, яйца развиваются без диапаузы. Развитие личинок до III стадии включительно происходит быстро, чем отчасти объясняется малое количество ранних личинок в сборах. В июне в водоемах присутствуют личинки I, II и III стадий; в июле — III и единично — IV стадий; в августе почти вся популяция находится в IV стадии, но единично встречаются личинки III и V стадий; в сентябре почти вся популяция состоит из личинок V стадии; куколки — в апреле, мае и июне. Отмечено, что в более холодных летом, «ключевых»

² Размерно-весовая характеристика личинок этого и других видов ручейников будет дана в другой работе (Рубашенкова, 1964).

протоках р. Хор развитие личинок протекало замедленно вплоть до осени, когда вместе с выравниванием температур воды выравнивались и средние веса личинок. Таким образом, возрастной анализ популяции выявил одногодичный цикл развития этого вида.

ЛИЧИНКИ ПОДЕНОК

В отличие от хирономид и ручейников, число линек у личинок амфибиотических насекомых группы Ephemeroptera велико; у поденок оно достигает 25 (Чернова, 1940). Число личиночных стадий различно у разных видов и зависит, в частности, от продолжительности жизненного цикла, длящегося у некоторых поденок 3 года. Наиболее надежный метод изучения числа линек — экспериментальный нами не применялся, и выводы основываются на биологическом анализе сезонных сборов в водоемах.

Личинки самых ранних стадий развития (менее 2—3 мм длины) обильно ускользают от наблюдателя при стандартных методах донных гидробиологических сборов. Во время изучения вертикальных миграций бентоса (Леванидова и Леванидов, 1962) планктонные сетки также приносили очень мало ранних личинок, совершенно лишенных зачатков крыловых чехликов. Поскольку такие личинки редко встречаются в питании рыб, мы сочли возможным ограничиться возрастным анализом насекомых примерно от 2—3 мм длины до конца личиночного периода.

Возможность использования показателя ширины головной капсулы личинок поденок для приближенного получения восстановленного веса личинок будет показана в работе Л. С. Рубаненковой (1964). Этот способ находит практическое применение, поскольку головы поденок дольше прочих частей тела сохраняются в кишечниках рыб.

Использование промеров головной капсулы в целях выяснения стадии развития личинок возможно лишь при условии отсутствия ее роста (или при весьма замедленном росте) в периоды между линьками.

Для выяснения такой возможности нами были составлены вариационные ряды по ширине головной капсулы для трех видов Ephemerelellidae на материалах массовых промеров разновозрастной популяции личинок³.

Наиболее полным вариационным рядом, охватывающим материал от личинок до взрослых нимф, мы располагали по Ephemerelella sibirica Tshern. Этот ряд дал на графике ломаную линию с несколькими довольно хорошо выраженными вершинами (рис. 3). Затем личинки из этой пробы были разделены на возрастные группы по степени развития зачатков крыловых чехликов (см. ниже); кривые вариационных рядов по ширине головной капсулы для отдельных групп были нанесены на тот же рисунок. При этом обнаружилось, что вершины вариационных рядов возрастных групп примерно совпадают с вершинами общей кривой. Наименее четко выражено совпадение в начале кривой, где было мало материала. Отличие от подобных графиков, выполненных нами для личинок ручейников (рис. 1 и 2) и хирономид (Леванидов и Леванидова, 1962), заключается в смыкании, или захождении друг за друга вариационных рядов смежных возрастных групп поле-

³ Для измерений использованы личинки, пойманные нами в толще воды р. Хор кощескими металлическими сетками (ячей 3 мм, диаметр входного отверстия 40 см, длина 160 см) и количественными горизонтальными сетками (газ № 14, диаметр входного отверстия 20 см, диаметр расширенной части 40 см, длина 150 см). Измерялись также личинки, собранные с грунта. Ширина головной капсулы промерялась между крайними точками выпуклостей глаз окуляризмикрометром микроскопа МБС, при увеличении $\times 16$. Длина тела промерялась до основания хвостовых нитей. В видовом определении личинок, кроме авторов, принимала участие О. Я. Байкова.

нок. Эта особенность, свойственная также аналогичным вариационным рядам для личинок веснянок, объясняется следующими причинами. Поскольку число линек у личинок Eхopterygota значительно больше, показатель соотношения ширины головных капсул смежных стадий соответственно меньше. Приведенные здесь материалы показывают,

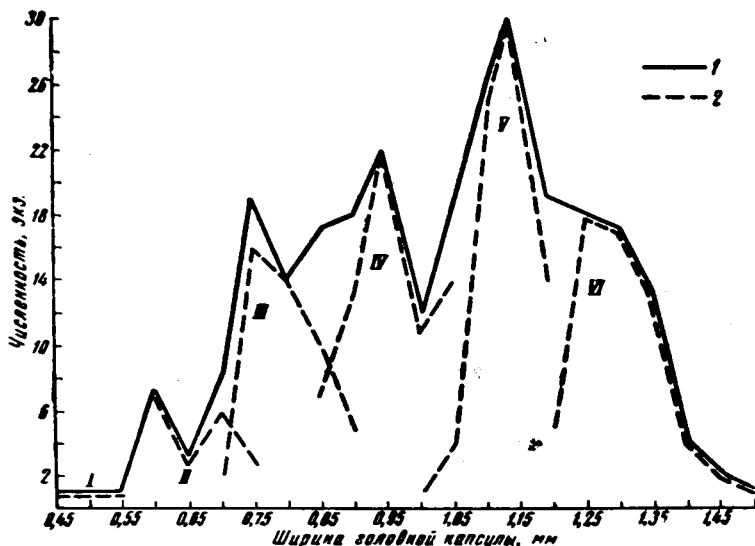


Рис. 3. Соотношение возрастных групп и ширины головной капсулы у личинок *Ephemerella sibirica* в р. Хор (сбор 10 августа 1961 г.)
 1 — вариационный ряд по ширине головной капсулы для всего сбора, 2 — то же для отдельных возрастных групп; римские цифры обозначают условные наименования возрастных групп

что у личинок Ephemerellidae рост головной капсулы подчинен закону арифметической прогрессии. Так, у *E. sibirica* разница между модами соседних возрастных групп составляет 0,15—0,20 мм, у *Chitophora micronata* Bngtss.— 0,20—0,25 мм. Увеличивает протяженность вариационного ряда каждой возрастной группы и некоторый рост сравнительно мягкой головной капсулы в периоды между линьками, о чем свидетельствуют следующие наблюдения. При массовых промерах личинок, взятых из водоема с интервалом 10—15 дней, неоднократно констатировалось в пределах одной личиночной стадии небольшое увеличение линейного показателя ширины головной капсулы в более поздний срок отбора проб по сравнению с предшествующим. Отмечено также, что наибольший процент недавно перелинявших личинок приходится на начало вариационного ряда любой личиночной стадии

Сказываются на протяженности вариационных рядов и значительная степень варьирования размеров личинок в популяции, а также половой диморфизм. Таким образом, одна лишь ширина головной капсулы не является надежным критерием для разделения личинок Ephemerellidae на возрастные группы, и промеры ее пригодны лишь для грубой ориентировки в возрасте личинок. Исходя из этого, мы попытались привлечь в качестве визуальных возрастных признаков внешние морфологические отличия, выраженные у личинок Eхopterygota значительно сильнее, чем у личинок Endopterygota.

Для обозначения стадий личинок нами использованы критерии терминология Плескота (G. Plescot, 1958). Этот автор, дифференцируя личинок поденок по возрасту, опирался главным образом на степень развития крыловых чехликов. Относительно Ephemerellidae Плескот указывает, что вследствие сращения крыловых чехликов в общий щит средние возрастные группы этих личинок различаются хуже, чем в других семействах, и поэтому возможно выделить лишь три категории: 1) личинки, 2) личинки и молодые нимфы и 3) взрослые нимфы.

Рассматривая конфигурацию и длину крыловых чехликов личинок, соответствующих по ширине головной капсулы средним членам отдельных вариационных рядов, мы пришли к заключению, что каждая вершина должна соответствовать одной линьке и каждая линька сопровождается визуальными морфологическими отличиями от соседних стадий. На рис. 4 схематично представлены эти изменения для личинок *E. sibirica* от 2 до 6,5 мм длины. Самые молодые из них относятся к категории личиночки; так как нам не известно, сколько линек предшествовало их формированию, данная стадия условно обозначена нами как I возрастная группа. При этом личиночная стадия, предшествующая линьке в субимаго, оказывается шестой по счету возрастной группой. Четкость внешних отличий между различными возрастными группами у разных видов не одинакова. Так, у *E. sibirica* морфологически наименее четко различаются возрастные группы IV и V, хотя как раз они дают наиболее обособленные вершины вариационного ряда (см. рис. 3). I возрастная группа не выражена на рис. 3, поскольку личиночки были собраны в единичных экземплярах. Личинок II возрастной группы также было немного.

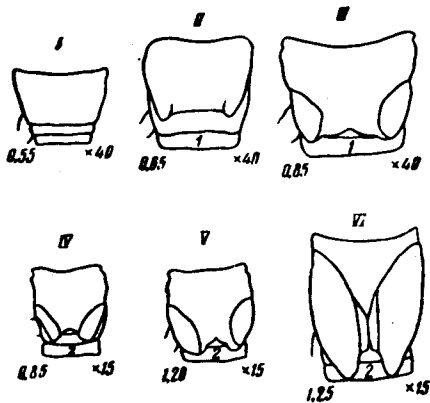


Рис. 4. Схематическое изображение степени развития крыловых чехликов личинок *Ephemerella sibirica* различного возраста. Римские цифры обозначают условное наименование возрастных групп, десятичные дроби — ширину головной капсулы в миллиметрах; 1, 2 — тергиты брюшка личинки

Форма крыловых чехликов личинок *Ch. micropata* несколько отличается от таковой у *E. sibirica*, однако относительная длина их в разных возрастных группах такая же. Рис. 5 построен аналогично рис. 3, но отражает наличие в материале лишь четырех старших возрастных групп *Ch. micropata*, так как личинок этого вида в наших сборах не было, а личинки II возрастной группы встречались единично. Личинок III группы было немного, и, вероятно, поэтому вариационные ряды III и IV групп не заходят друг за друга. Не наблюдалось (в данном сборе) и захождения рядов V и VI групп, наличие же двух вершин в кривой для VI группы объясняется половым диморфизмом: в V и VI возрастных группах ширина головы самцов в месте промера оказалась больше, что особенно выражено у взрослых нимф.

Возрастные группы личинок *Ephemerella taeniata* Tshern (рис. 6) не могли быть проанализированы по материалам единовременного сбора, поскольку у этого вида развитие всей популяции происходит значительно более синхронно, чем у двух предыдущих. Почти все личинки, собранные 10 августа в толще воды, по степени развития относились ко II возрастной группе; сбор 11 мая дал два хорошо выраженных вариационных ряда для личинок, по развитию крыловых чехли-

ков относящихся к последней и предпоследней стадиям развития. К IV возрастной группе в этом сборе относилось всего 6 личинок (ширина головной капсулы 1,40, 1,50 и 1,55 мм), почему по этой группе

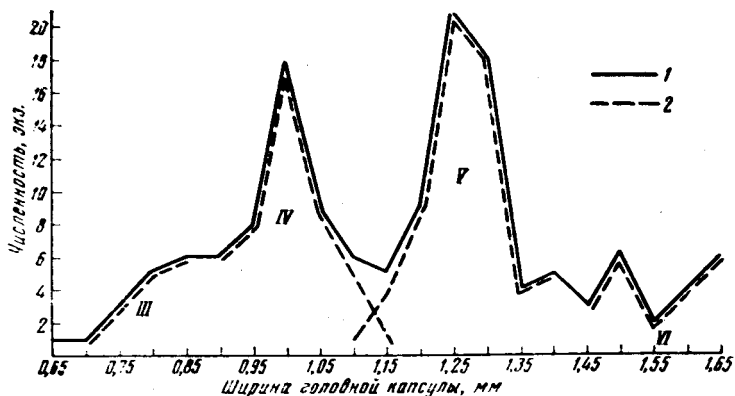


Рис. 5. Соотношение возрастных групп и ширины головной капсулы у личинок *Chironomus taeniatus* в р. Хор (сбор 13 мая 1961 г.)
Обозначения те же, что и на рис. 3

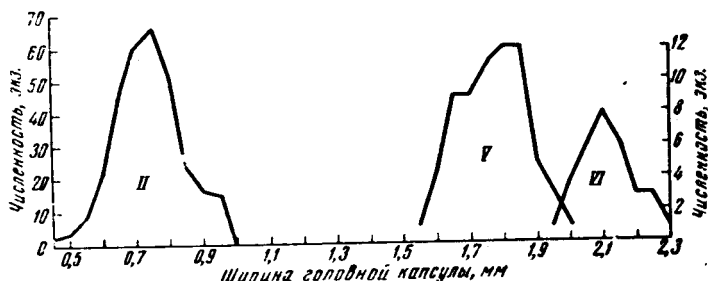


Рис. 6. Соотношение возрастных групп и ширины головной капсулы у личинок *Ephemerella taeniata* в р. Хор
Левая масштабная шкала относится ко II, правая — к V и VI возрастным группам

и нельзя было построить вариационного ряда. Личинки, по ширине головной капсулы укладывающиеся в образовавшийся промежуток (рис. 6), встречаются в водоеме главным образом в зимнее и ранне-весеннее время. Несмотря на значительную разницу в размерах этих личинок, достаточно четких для разделения на возрастные группы, морфологических отличий найти не удалось. Сравнительно небольшое число зимних личинок не дало возможности воспользоваться для этой цели вариационно-статистическим методом. По аналогии с предыдущими видами наличие в данном промежутке двух личиночных стадий кажется вполне вероятным.

Для выяснения степени варьирования в размерах личинок этого массового в бассейне Амура вида в разные годы мы произвели сравнительный анализ майских сборов из Большой протоки р. Хор за 2 смежных года. Несмотря на сравнительно небольшое число промеренных особей (по 95 личинок для каждого года), выявлены заметные различия. В 1960 г. личинки одноименных возрастных групп были

крупнее, и даже у личинок с одинаковой головной капсулой средний вес в 1960 г. был почти во всех случаях больше, что иллюстрируется данными табл. 1.

Ниже (табл. 2) приводим схему сезонных изменений возраста, размеров и весов трех видов Ephemerellidae; в основу ее положены материалы из р. Хор, собранные различными орудиями лова (из толщи воды и с грунта) в летний период 1960 и 1961 гг., дополненные немногочисленными зимними сборами 1958—1961 гг.

В качестве наименований различных нами возрастных групп (I—VI) в схеме предложены следующие обозначения: 1) личиночка, 2) личинка, 3) молодая нимфа, 4) нимфа среднего возраста, 5) взрослая нимфа.

Материалы, приведенные в табл. 2, дают основание заключить, что соотношения средних весов и средней длины между смежными возрастными группами у *E. sibirica* и *Ch. mucronata* более или менее укладываются в правило Пшибрама для насекомых с неполным превращением (нарастание длины от стадии к стадии в 1,2 раза и удваивание веса). Для *E. taeniata* такой закономерности не получилось. Для средних возрастных групп личинок этого вида подобное несоответствие может быть вызвано недостаточным количеством материала. В отношении же последних двух бесспорных и четко разграниченных стадий, по которым промерено и взвешено более сотни экземпляров для каждой, причина может заключаться в динамичности показателей стадии во времени. Показатель среднего веса личинок одной и той же стадии изменяется в зависимости от того, какие личинки преобладали в использованных сборах — начала или конца данной стадии. Особенно это проявляется у личинок последних стадий крупных видов.

Таким образом, результаты сезонного возрастного анализа популяций, основанного на промерах и определении степени развития крыловых чехликов, дают основание считать жизненные циклы всех трех видов одноклеточными⁴. Однако характер сезонной динамики развития этих видов оказался в значительной степени индивидуален. Приводим

⁴ К таким же выводам пришла и Л. А. Слободчикова (1964), исследовавшая зимнее питание и рост личинок.

Таблица 1

Средний вес (в миллиграммах) личинок *Ephemerella taeniata* из реки Хор

Стадия	Дата сбора	Ширина головной капсулы, мм																			
		1,55	1,60	1,65	1,70	1,75	1,80	1,85	1,90	1,95	2,00	2,05	2,10	2,15	2,20	2,25	2,30	2,35	2,40	2,45	
V	6, 18, V 1960	—	—	—	—	19,0	19,0	26,2	27,0	29,4	29,9	32,0	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	13, V 1961	—	—	—	—	—	—	—	23,6	—	21,0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
	6, 18, V 1960	11,0	9,5	12,3	14,8	16,5	17,3	20,0	23,6	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
	13, V 1961	—	—	—	—	—	—	—	—	23,0	28,3	28,5	30,7	24,6	27,8	32,7	38,9	30,1	44,0	43,0	47,7

Жизненные циклы личинок Ephemerellidae в реке Хор

Возрастные стадии	Визуальная характеристика возрастных стадий	Ephemerella sibirica					Наличие в воде
		ширина голошной капсулы, мм	длина тела, мм		вес тела, мг		
			пределы колебаний	средн.	пределы колебаний	средн.	
Личиночка I	Зачатки крыловых чехликов отсутствуют; задние края спинков ровные	<0,00	1,7—2,1	1,9	—	~0,15	VI, VII*, начало VIII (ед.)
Личинка II	Задний край среднеспинки несколько волнист; с боков ее намечаются контуры задних отделов крыловых чехликов I пары	0,00—0,75	2,1—3,0	2,6	—	0,3	То же*
Молодая нимфа III	Контур крыловых зачатков I пары полностью очерчен; задний край среднеспинки с характерной выемкой в середине. Крыловые чехлики располагаются на грудных сегментах или концами заходят на I сегмент брюшка. Появились зачатки крыловых чехликов II пары	0,70—0,90	2,8—3,6	3,2	—	0,7	VII, VIII
IV	Концы крыловых чехликов I пары достигают конца I брюшного сегмента; срединная выемка значительно глубже, чем в предыдущей стадии; крыловые чехлики II пары довольно длинные, могут выдвигаться из-под зачатков крыльев I пары	0,85—1,06	3,4—4,3	3,8	0,8—1,7	1,2	VII, VIII
Нимфа среднего возраста V	Концы крыловых чехликов I пары обычно доходят до половины II брюшного сегмента (у E. taeniata они короче и иногда не доходят до конца 1-го чехлика). Хорошо просматривает желкование. Крыловые чехлики II пары заходят на I брюшной сегмент (у E. taeniata они часто длиннее чехликов I пары)	1,0—1,20	4,1—5,0	4,6	1,5—2,5	2,0	VII, VIII
Взрослая нимфа VI	Достижение предельных размеров крыловые чехлики I пары закрывают II брюшной сегмент, иногда и III. Длина их сильно варьирует у E. taeniata, иногда не достигая конца II сегмента. При этом вариация в размерах не коррелирует с временем от начала стадии	1,20—1,56	5,2—6,6	5,8	3,0—5,1	4,5	VII, VIII

- * В толще воды, в бентосе не найдены. Римские цифры обозначают месяцы.
- ** По 6 экз.
- *** Данные Л. А. Слободчиковой.

краткую характеристику особенностей жизненных циклов, основанную на приведенных выше данных.

1. *Ephemerella sibirica* Tshern. Вылет имаго происходит в конце лета, но молодые личинки встречались нам лишь с весны, причем личинки ранних стадий, даже личиночки, мигрировали в толще воды вплоть до половины августа, т. е. одновременно с вылетом части популяции. В 1-й декаде августа среди мигрантов преобладали личинки последних трех возрастных групп, но были представители и трех ранних. Это обстоятельство должно было обусловить растянутый вылет имаго. С конца августа до конца сентября сборы нами не производились; в конце сентября нимфы не были найдены ни в толще воды, ни в бентосе, что указывает на вылет всей популяции. Осенью и зимой личинки *E. sibirica* нами не были найдены, что дает основание предполагать наличие зимней диапаузы яиц или личинок. Весенняя возрастная неоднородность популяции может объясняться либо растяну-

Таблица 2

(по возрастному анализу популяции)

Ephemera taenata						Chironophora micromita					
Ширина головной капсулы, мм	Длина тела, мм		Вес тела, мг		Наличие в водоеме	Ширина головной капсулы, мм	Длина тела, мм		Вес тела, мг		Наличие в водоеме
	пределы колебле- ний	средн.	пределы колебле- ний	средн.			пределы колебле- ний	средн.	пределы колебле- ний	средн.	
<0,80	—	<2	—	<1	VI*, нача- ло VII	—	—	—	—	~0,3	—
0,65—0,95	2,3—4,2	3,2	0,9—2,5	1,3	VII, VIII	<0,75	—	2,5	—	0,6	IV*
—	—	—	—	—	IX, X (ед.)	0,75—0,90	—	3,0	0,7—2,0	1,2	IV, V, на- чало VI (ед.)
>1,75	6—8 **	7,4	8—12	10,0	С XII по начало V	0,90—1,15	3—5	4,0	1,3	2,2	С XII по начало VI
1,00—1,90	7—11	9,6	7—26	15,3— в IV, 21,6 в V	С XII *** по V	1,0—1,45	4—7	5,6	2—8	4,6	IV (ед.), V, VI (ед.)
1,95—2,45	10,5—13	10,8	21—60	21,9 в IV, 33,9 в V	IV— VI (ед.)	1,45—1,75	6,5—8	7,1	6—11	8,4	В начале V (ед.), V, VI (ед.)

тостью вылета имаго⁵, либо неодновременностью периода диапаузы для всего поколения.

Следует заметить, что жизненный цикл *E. sibirica*, как он представляется нам в результате вышеприведенных материалов, совпадает с тем, что пишет Макен (Т. Т. Macan, 1957) о развитии *Ephemera ignita* (Poda) — европейского вида, весьма близкого к *E. sibirica*. В небольшом ручье в Англии личинки *E. ignita* появлялись в бентосе в июне (иногда, самые молодые, в мае), быстро росли, и в августе насекомые вылетали (иногда единичные нимфы встречались в сентябре), после чего исчезали из водоема до следующего лета. Автор заключает, что *E. ignita* большую часть года (холодную) проводит в стадии яйца (диапауза) и развивается лишь в самые теплые месяцы. Сравнить термический режим этого ручья с р. Хор затруднительно, поскольку данные Макаена приведены в градусо-часах.

⁵ О сроках вылета заключали по наличию в водоеме нимф последней стадии, близких к личке в субимаго.

2. *Ephemerella taeniata* Tshern. Большая часть популяции вылетает во второй половине мая; единичные экземпляры зрелых нимф ловились в толще воды в июне. Развитие идет быстро, и в половине июля появляются личиночки и личинки II возрастной группы. В половине августа наблюдалось начало линьки последних в следующую стадию, и в конце сентября популяция *E. taeniata* в р. Хор была представлена главным образом III возрастной группой. В декабре часть популяции уже достигает предпоследней личиночной стадии⁶. В конце апреля и начале мая почти все собранные личинки принадлежали двум последним стадиям; личинки IV возрастной группы были немногочисленны.

3. *Chitonophora mucronata* Bngtss. Массовый вылет, судя по наличию зрелых нимф в реке, продолжался с конца мая до середины июня. Немногие найденные нами в сентябре и декабре личинки молодого поколения отослались к III—IV возрастным группам. Однако в конце апреля в толще воды единично попадались личинки II группы, преобладали личинки III и IV, а небольшая часть уже достигала V возрастной группы. Возрастная неоднородность популяции длилась весь май, но в половине июня в водоеме остались личинки последних двух стадий. Таким образом, для *Ch. mucronata* характерен быстрый рост личинок в июне. В конце лета и начале осени личинок этого вида в бентосе не было. Одновременное присутствие весной столь разных по степени развития личинок может объясняться либо различными условиями их зимовки, либо наличием диапаузы в стадии яйца или личиночки у части популяции.

Феномен неравномерного вылупления нимф из яиц описан для *Rhithrogena semicolorata* (Mason, 1957) и представляет большой биологический интерес для вопросов определения продуктивности и темпа роста водных организмов. Цикл развития *Rh. semicolorata* в ручье, впадающем в оз. Дистрикт (Великобритания), очень напоминает таковую у *Ch. mucronata*. Лёт у *Rh. semicolorata* — в конце мая и июне, появление новой генерации — в августе, сентябре и октябре, рост личинок происходит в течение всей зимы и завершается за год. Однако крохотных личинок Макен находил до января, что можно было объяснить, по мнению автора, лишь диапаузой у части яиц.

Подобный тип жизненного цикла установлен нами для хирономиды *Syndiamesa orientalis* в ключах бассейна р. Биры. Вылет ее происходит в апреле, личинки же 2-й стадии начинают появляться лишь в августе. Несмотря на интенсивный рост личинок *S. orientalis* в холодное время года (в октябре попадают экземпляры начала IV возраста) и прогрессирующее зимой увеличение общей численности, процент личинок II возраста в течение всей зимы остается высоким. Возрастная неоднородность популяции выравнивается лишь к весне (Леванидов и Леванидова, 1962).

По данным И. А. Рубцова (1962), у некоторых мошек диапауза яиц охватывает лишь часть популяции и может длиться недели и месяцы. Следовательно, подобный тип жизненного цикла не является исключением среди амфиботических насекомых.

В заключение отметим, что приведенная выше схема жизненных циклов нуждается в дальнейшей разработке и уточнении и в отношении рассмотренных видов⁷ и в приложении к другим водным личин-

⁶ Личинки *E. taeniata* из Павленковских ключей р. Хор (температура воды зимой, вследствие грунтового питания, около 4°) раньше достигает предпоследней стадии, чем в протоке Большой и других протоках речного питания (наши данные и данные промеров Л. А. Слободчиковой, 1964).

⁷ Так, сборы Л. В. Кохменко, обработанные нами, показывают, что в холодноводных реках сроки их вылета несколько сдвигаются к более теплomu периоду лета.

кам Exopterygota. Однако нам представляется, что предлагаемый метод может в какой-то мере облегчить задачу расчетов сезонной динамики кормовых ресурсов водоемов.

ЛИТЕРАТУРА

- Боруцкий Е. В. и Гирса И. И., 1961. К методике определения размерно-весовой характеристики беспозвоночных организмов, служащих пищей рыб. IV. Вопр. ихтиол., вып. 17: 150—158.
- Каганова Б., Мончадский А. С., 1930. К вопросу об определении стадии и возраста у личинок Culicidae. Паразитол. сб. Зоол. муз. АН СССР, 1: 61—72.
- Ключарева О. А., 1952. Личинки ручейников (Trichoptera) бассейна Амура и их роль в питании рыб. Тр. Амурск. ихтиол. экспед., 1945—1949 гг., т. III, Изд-во Моск. о-ва испыт. природы: 361—380, М.
- Константинов А. С., 1950. Хируномиды бассейна р. Амур и их роль в питании амурских рыб. Тр. Амурск. ихтиол. экспед. 1945—1949 гг., т. I, Изд-во Моск. о-ва испыт. природы: 147—286, М.—1951. О количественном учете хируномид в пище рыб. Методика определения возраста личинок, Тр. Саратовск. отд. Каспийск. филиала Всес. н.-и. ин-та рыбн. х-ва и океаногр., т. 1: 177—184, Саратовск. обл. изд-во.
- Леванидов В. Я. и Леванидова И. М., 1962. Нерестово-выростные водоемы Тепловского рыбоводного завода и их биологическая продуктивность. Изв. Тихоокеанск. н.-и. ин-та морск. рыбн. х-ва и океаногр., т. 48: 3—66.
- Леванидова И. М. и Леванидов В. Я., 1962. К вопросу о миграции донных беспозвоночных в толще воды дальневосточных рек, Там же: 178—189.
- Рубаненкова Л. С., 1964. Размерная и весовая характеристика некоторых массовых донных беспозвоночных бассейна Амура, Там же, т. 55.
- Рубцов И. А., 1962. Краткий определитель кровососущих мошек фауны СССР, Изд-во АН СССР, М.
- Слободчикова Л. А., 1964. К вопросу о питании личинок веснянок и поденок при-токов Амура, Изв. Тихоокеанск. н.-и. ин-та рыбн. х-ва и океаногр., т. 55.
- Чернова О. А., 1940. Поденки (Ephemeroptera). Жизнь пресных вод СССР, т. 1, Изд-во АН СССР, Л.—1952. Поденки (Ephemeroptera) бассейна реки Амура и прилегающих вод и их роль в питании амурских рыб, Тр. Амурск. ихтиол. экспед. 1945—1949 гг., т. III, Изд-во Моск. о-ва испыт. природы: 229—360, М.
- Яблонская Е. А., 1947. Определение продукции личинок Chironomus plumosus Медвежьих озер, Автореф. дис., б-ка им. В. И. Ленина, М.
- Масан Т. Т., 1957. The Life Histories and Migrations of the Ephemeroptera in a Stony Stream, Transact. Soc. Brit. Entomol., vol. 12, pt. 5, III.
- Plescot G., 1958. Die Periodizität einiger Ephemeropteren der Schwechat, Wasser und Abwasser.

ON THE METHODS OF STUDYING LIFE CYCLES OF AMPHIBIOTIC INSECTS

I. M. LEVANIDOVA and L. S. RUBANENKOVA

*Pacific Research Institute of Fishery Management
and Oceanography (Vladivostok)*

Summary

Life cycles, methods of age discrimination of larvae, size-weight characteristic at different developmental stages are described for aquatic insects serving as food for fishes. It was found that the age of Trichoptera larvae could be determined by the width of their head capsules while the criterion of the development of wing cases is required in addition in case of Ephemeroptera larvae and other Exopterygota. Ephemera sibirica Tshern., E. taeniata Tshern., Chitonophora mucronata Bngtss., Platyphylax nigrovittatus McL. have annual life cycle in the South of the Far East of USSR.