

УДК 591.342.5(28) : 591.5(571.6) : 595.734

**СУТОЧНЫЕ МИГРАЦИИ ДОННЫХ ЛИЧИНОК
НАСЕКОМЫХ В РЕЧНОЙ СТРУЕ.
1. МИГРАЦИИ ЛИЧИНОК ПОДЕНОК В РЕКЕ ХОР**

И. М. ЛЕВАНИДОВА и В. Я. ЛЕВАНИДОВ

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

Ранее нами было показано (Леванидова и Леванидов, 1962), что активные миграции типично донных личинок в речной струе есть закономерное явление, присущее многим видам и наблюдающееся как в реках Амур и Уссурь, так и в их притоках. Миграции приурочены к темному времени суток, подъем животных к поверхности происходит внезапно вскоре после захода солнца. К утру почти все личинки опускаются на дно, а нимфы веснянок исчезают из толщи воды во второй половине ночи.

Были замечены сезонные и суточные изменения в возрастном составе мигрирующих популяций отдельных видов, а также некоторые отличия в закономерностях миграций различных видов. Работа была выполнена на основе наших сборов в р. Хор в 1951—1961 гг., а также в р. Амур на нескольких профилях его нижнего течения в 1957—1960 гг. Независимо от нас О. А. Ключаревой наблюдались миграции бентоса в среднем течении р. Амур (Ключарева, 1962).

Чтобы подойти к выяснению конкретных причин, заставляющих различные донные организмы совершать ночные передвижения, необходимо было проследить закономерности миграций уже не на целых систематических группах, а на отдельных видах и попытаться связать их с жизненным циклом и биологическими потребностями животных.

Среди мигрирующих личинок наиболее широко как в видовом, так и в количественном отношении представлены поденки и веснянки. Настоящее сообщение посвящено закономерностям миграций у личинок поденок.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Сборы, послужившие материалом для статьи, сделаны авторами при участии Н. И. Куликовой и Л. С. Рубаненковой в р. Хор (приток Уссурь) в 1961 г. Видовой состав поденок, кроме Baetidae, определен О. Я. Байковой и И. М. Леванидовой; определения проверены, и в ряде случаев уточнены О. А. Черновой. Личинки Baetidae определены по эталонам Р. С. Казлаускас. Камеральная обработка выполнена при участии Л. С. Рубаненковой. Всем участникам работ авторы приносят искреннюю благодарность.

Цикл наблюдений за миграциями продолжался с 27 апреля по 27 октября 1961 г. За этот период нами взято 12 суточных серий в двух горизонтах — поверхностном и придонном (глубина в месте взятия проб колебалась от 3,5 до 5 м). Сборы производились горизонтальными сетками из газа № 14 с диаметром входного отверстия 20 см (новой нумерации)¹. Облов производился в 14 стандартных сроках; в некоторых сериях число обловов было увеличено до 19, с интервалом до 3 ч днем, до 30 мин ночью. Экспозиция сетки — 5 мин; коэффициент фильтрации ее был определен с помощью вертушки Жестовского, вмонтированной внутрь сетки. Скорость течения в реке определялась в пункте отбора проб, у поверхности и у дна. Уровень воды в реке в период наблюдений измерялся дважды в сутки на гидропосту, расположенном в 0,5 км выше от места установки сеток. На графиках приведены среднесуточные показатели уровня

¹ Подробнее методика взятия проб описана ранее (Леванидова и Леванидов, 1962).

Для выяснения корреляций между миграционной активностью личинок и их возрастом нами был произведен размерный анализ всех собранных личинок. С этой целью промерялась длина тела до основания хвостовых нитей и ширина головной капсулы между крайними точками глаз. Длина крупных экземпляров промерялась на миллиметровой линейке с точностью до 0,5 мм, головные капсулы, а также длина молодых личинок измерялись окулярным микрометром микроскопа МБС с точностью до 0,05 мм. Взвешивание личинок производилось на торсионных весах с точностью до 1 мг.

ВИДОВОЙ СОСТАВ МИГРИРУЮЩИХ ЛИЧИНОК ПОДЕНОК

Всего в уловах из толщи воды р. Хор в 1961 г. зафиксировано 45 видов поденок:

Ephemera amurensis Navas., *E. strigata* Etn., *Ephemera* sp., *Polymitarcys virgo* Oliv., *Potamanthus luteus* L., *Heptagenia kibunensis* Iman., *H. yoshidae* Takahashi, *H. soldatovi* Tshern., *H. arsenjevi* Tshern., *Rhithrogena unicolor* Tshern., *Rhithrogena* sp., *Epeorus latifolium* Ueno, *E. aesculus* Iman., *Cinygmula grandifolia* Tshern., *C. hirasana* Iman., *Acanthametropus nikolskvi* Tshern., *Metreopus alter* Bngtss., *Siphonurus zetterstedti* Bngtss., *Parameletus minor* Bngtss., *Ameletus montanus* Iman.? *Isonychia japonica* Ulm., *Baetis tricolor* Tshern., *B. thermicus* Ueno, *B. vernus* Curt., *Baetis* sp. N 3, *Baetis* sp. N 4, *Centroptilum pennulatum* Etn., *Pseudocloeon tuberculatum* Kazlauskas, *P. sibiricum* Kazlauskas, *Paraleptophlebia lunata* Tshern., *P. cothurnata* Tshern., *Torleva padunica* Kazlauskas, *Ephemerella basalis* Iman., *E. triacantha* Tshern., *E. latipes* Tshern., *E. levanidovae* Tshern., *E. tshernovae* Baik., *Ephemerella* sp. («naz» Iman.), *E. ignita* Poda², *E. taeniata* Tshern., *Chitonophora mucronata* Bngtss., *Chitonophora* sp. n., *Brachycercus magnus* Tshern., *Caenis maculata* Tshern., *C. miliaria* Tshern.

При аналогичных работах, произведенных нами на том же профиле в 1954 г., довольно часто встречались в сборах не найденные в 1961 г. *Ephemerella lenoki* Tshern. и *E. thumalli* Tshern. (определения О. Я. Байковой).

Таким образом, всего в толще воды р. Хор обнаружено 47 видов поденок, что почти исчерпывает их видовой состав в этой реке. В 1961 г. наиболее многочисленными в потоке были следующие виды: *Ephemera amurensis*, *Ephemera* sp., *Siphonurus zetterstedti* и *Parameletus minor*. Весьма многочисленными в некоторые периоды были представители *Baetidae*, *Ephemerellidae*, а из семейства *Heptageniidae* — *H. arsenjevi* и *Rhithrogena unicolor*.

Из всего видового многообразия мигрирующих личинок поденок для более детального изучения закономерностей миграций мы остановились на представителях семейства *Ephemerellidae*, представляющих наибольший интерес благодаря особенностям биологии; они обитают у берегов и характеризуются ползающим образом жизни, к которому приспособлены крепкие цепкие ноги большинства видов (категория ползающих личинок прибрежной реки по О. А. Черновой, 1952). Вследствие этого личинки *Ephemerellidae* не должны легко подвергаться механическому смыву и не могут закономерно находиться в толще воды, подобно представителям группы активно плавающих поденок.

Из 10 видов *Ephemerellidae*, собранных в толще воды, лишь личинки трех наиболее многочисленных в бентосе (*E. taeniata*, *E. ignita* и *Ch. mucronata*) встречались в массовом количестве³.

Сравнительная численность этих видов в сборах (суммарно за весь сезон) такова:

	Всего	В том числе в поверхностном горизонте
<i>Ephemerella ignita</i>	1004	862
<i>E. taeniata</i>	909	680
<i>Chitonophora mucronata</i>	606	419

Ниже рассматриваются особенности миграций этих трех наиболее массовых видов.

² В предыдущей работе (Леванидова и Рубашенкова, 1965) этот вид обозначен как *Ephemerella sibirica* Tshern. Идентичность обоих видов показана Р. С. Казлаускасом (1964: 584).

³ Из прочих видов наиболее обычны в толще воды нимфы *E. basalis*.

СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА МИГРАЦИИ И ВОЗРАСТ МИГРИРУЮЩИХ ЛИЧИНОК

Всякое активное проявление жизнедеятельности организма должно рассматриваться как реализация им биологических потребностей, возникающих в конкретных условиях среды. Подходя с этой точки зрения к выяснению причин миграций, мы обратили особое внимание на анализ двух корреляций миграционной активности: с уровнем воды в реке и с возрастом личинок.

Кратко остановимся на методике определения возраста личинок. Как показали наши прежние исследования (1962), численность личинок различного возраста в толще воды далеко не одинакова. Напрашивается вывод о том, что миграционная активность личинок изменяется с возрастом; для уточнения этой закономерности требовалось выработать критерий разделения личинок на возрастные группы и связать сезонную динамику возрастного состава мигрантов с циклом развития личинок в водоеме.

Общепринятыми возрастными стадиями личинок являются периоды между линьками. Сведения о числе линек обуждаемых видов в литературе отсутствуют. Критерий ширины головной капсулы, применявшийся для различения возрастных стадий у хирономид (Константинов, 1950, 1951; Леванидов и Леванидова, 1962) и ручейников, оказался для личинок поденок недостаточно надежным вследствие захождения друг за друга крайних вариантов соседних стадий. Поэтому для выделения личиночных стадий поденок нами был принят критерий, сочетающий пластические признаки и степень развития крыловых чехликов⁴. Подробнее методика возрастного разделения личинок описана в другом месте (Леванидова и Рубаненкова, 1965). Там же приведена схема размерно-морфологических критериев шести возрастных групп, встречающихся в толще воды (от 2—3 мм длины). Выделенные группы явно разделяются одной линькой (кроме немногих сомнительных случаев), следовательно, представляют собой личиночные стадии. Число линек, предшествующих условно первой возрастной группе схемы, неизвестно. Последняя личиночная стадия является шестой по порядку. Далее в тексте возраст личинок сокращенно обозначается римскими цифрами, соответствующими возрастным группам этой схемы.

Все три вида характеризуются одногодичным жизненным циклом. Сезонная динамика миграций тесно связана с особенностями жизненных циклов, краткая характеристика которых дана в упомянутой выше работе.

Приводим сведения по сезонной динамике возрастного состава личинок в толще воды.

1. *Ephemera ignita*. Лёт этого вида — с начала августа⁵, молодое же поколение появилось в толще воды лишь в конце июня (немногочисленные личинки, а также личинки II и III групп), но уже в середине июля в толще воды численность личинок велика (рис. 1)⁶, причем представлены все возрастные стадии (ранние и последние — единично). Массовая миграция наблюдалась вплоть до конца 1-й декады августа, и все это время сохранялась возрастная неоднородность мигрирующих личинок. Так, 9—10 августа в сборе были все возрастные группы, кроме личинок (II группа — единично). Перерыв в наблюдениях до 19 сентября помешал установить дальнейший ход миграции, но в эти сутки ни в толще воды, ни в бентосе личинки *E. ignita* не были обнаружены, видимо, в связи с вылетом всей популяции.

2. *Chironomus nigropallens*. Лёт начался в конце мая и закончился, видимо, в конце июня или начале июля, так как уже 11 июля не было собрано ни одной мигрирующей личинки старого поколения; не было их и в бентосе. Представители молодого поколения среди мигрантов отмечались единично, начиная с середины июня; 19 сентября собраны 2 личинки IV группы. Массовая миграция перезимовавших ли-

⁴ Степень развития крыловых чехликов личинок поденок была предложена в качестве возрастного критерия Плескот (G. Plescot, 1958).

⁵ О сроках вылета всех видов заключали по наличию в водоеме личинок. Ближих к лине в субимаго.

⁶ Рисунки 1, 2 и 3 построены на основе суммы фактических уловов, полученных из 14 стандартных суточных сборов (дополнительные сборы некоторых серий не принимались во внимание).

чиннок наблюдалась нами в первой же весенней серии 27 апреля (рис. 2). Возрастной состав мигрирующей популяции был очень неоднородным (табл. 1). Высокая численность личинок различного возраста наблюдалась в толще воды до 1 июня. К половине июня остались лишь личинки последних двух стадий, причем численность мигрантов значительно сократилась.

Таблица 1

Возрастной состав мигрирующих личинок
(в процентах от общей численности)

№ серии	Даты	Возрастные группы					
		I	II	III	IV	V	VI
Ephemerella ignita							
VII	22.VI	17	17	50	16	—	—
VIII	11.VII	1	7	20	60	—	12
IX	24.VII	4	6	11	77	—	2
X	9.VIII	1	7	18	25	27	22
Средн. от общей численности (в %)		2	7	17	—	59	15
Chitonophora mucronata							
I	27.IV	—	2	31	49	18	—
II	7.V	—	—	22	21	54	3
III	13.V	—	—	8	30	48	14
IV	24.V	—	—	1	28	39	32
V	1.VI	—	—	8	33	52	8
VI	14.VI	—	—	—	10	38	52
Средн. от общей численности (в %)		—	<1	13	32	41	14
Ephemerella taeniata							
VIII	11.VII	16	84	—	—	—	—
IX	24.VII	—	100	—	—	—	—
X	9.VIII	<1	99	1	—	—	—
XI	19.IX	—	—	100	—	—	—
I	27.IV	—	—	—	10	76	14
II	7.V	—	—	—	5	77	18
III	13.V	—	—	—	6	62	32
IV	24.V	—	—	—	—	40	60
VI	14.VI	—	—	—	—	20	80
Средн. от общей численности (в %)		<1	39	2	4	43	12

3. *Ephemerella taeniata*. Вылет имаго начался в первой половине мая и в основном закончился в 3-й декаде этого месяца, хотя единичные экземпляры взрослых нимф ловились в середине июня (рис. 3).

Молодое поколение появилось в сборах из толщи воды 11 июля (табл. 1); в конце июля миграция была немногочисленна (личинки II группы); первая мощная ночная миграция *E. taeniata* отмечена 9 августа, причем почти все личинки в толще воды относились ко II группе. 19 сентября миграция была малочисленна (личинки III группы). Зимой личинки интенсивно питаются и растут, достигая к весне последних возрастных стадий.

Массовая весенняя миграция подросших личинок наблюдалась с 27 апреля (1-я серия) до 11 мая, после чего численность личинок в толще воды резко упала, видимо, в связи с дружным вылетом имаго.

Рис. 1, 2 и 3 отражают сезонную динамику всех мигрантов. В табл. 1 представлен удельный вес отдельных возрастных групп.

Приведенные выше материалы позволяют заключить следующее. Динамика численности мигрантов находится в прямой зависимости не от общей численности популяции в каждый данный момент, а от ее возрастной структуры, но процентное соотношение возрастных групп личинок в толще воды не отражает такового в бентосе.

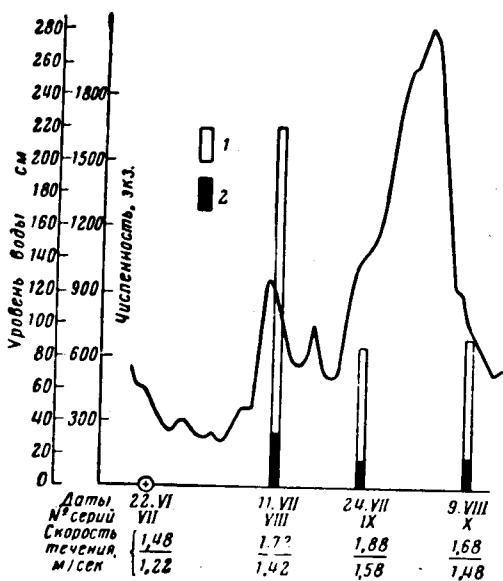


Рис. 1. Сезонная динамика численности личинок *E. ignita* в толще воды р. Хор в 1961 г. (на 1 м² сечения реки за 5 мин)

1 — поверхностный горизонт, 2 — придонный; кружками на рис. 1, 2 и 3 обозначена единичная встречаемость личинок; скорость течения: в числителе — у поверхности, в знаменателе — у дна

Естественно, что вследствие элиминации численность популяций личинок в водоеме убывает вместе с их ростом. Несмотря на это, среди мигрантов наблюдается обратная картина — нарастание численности от младших возрастных групп к старшим (табл. 1). Несмотря на наличие в водоеме, личиночки меньше 1,7 мм длины с шириной головной капсулы < 0,45 мм вообще в сетки не попадались, тогда как более мелкие циклопы ими улавливались.

Таким образом, миграционная активность личинок усиливается с возрастом, что отчасти может вызываться возрастающей с ростом скученностью и потребностью к расселению. Несколько меньшая численность мигрантов последней личиночной стадии, видимо, связана с вылетом части популяции.

ВЛИЯНИЕ ДИНАМИКИ УРОВНЯ ВОДЫ В РЕКЕ НА МАСШТАБ МИГРАЦИЯ ЛИЧИНОК

Изменение уровня воды отражается на организмах как непосредственно (затопление или осушение прибрежной полосы), так и путем изменения скорости течения. Рассматривая влияние динамики уровня, мы имеем в виду оба фактора. Скорость течения во время наблюдений указана на графиках; уровень нанесен от условного 0.

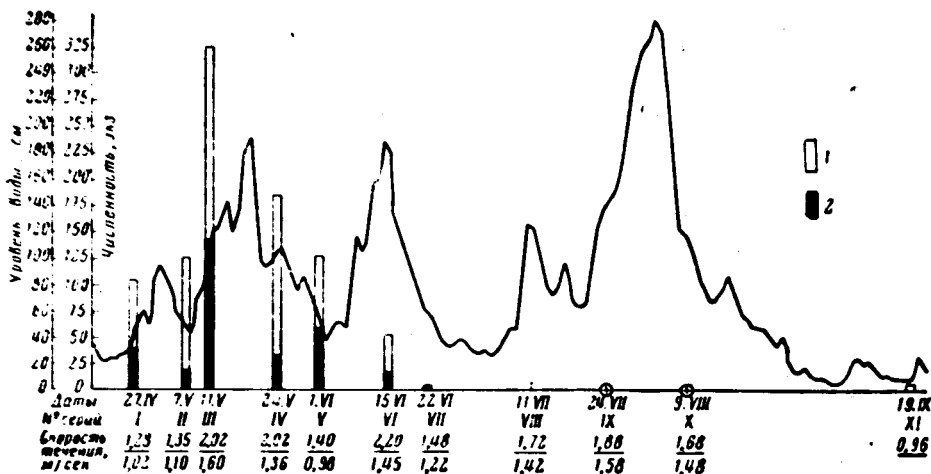


Рис. 2. Сезонная динамика численности личинок *Ch. micronata* в толще воды р. Хор в 1961 г. (на 1 м² сечения реки за 5 мин)
Обозначения см. на рис. 1

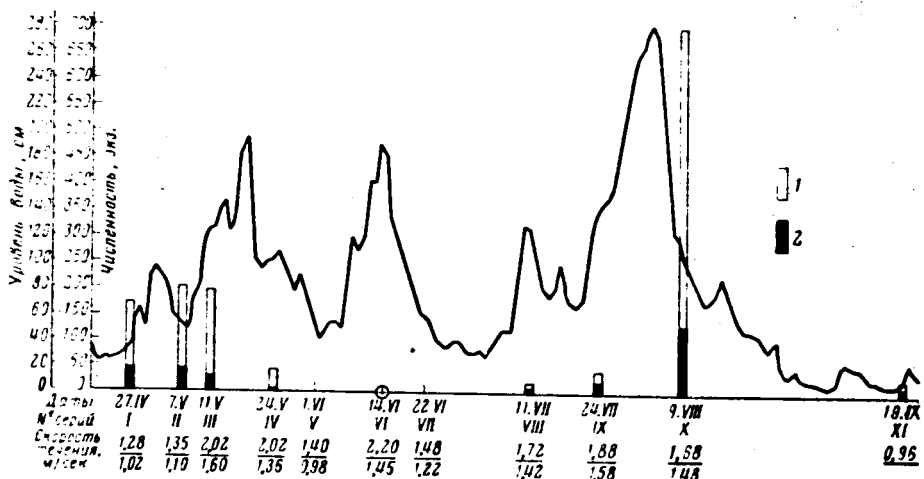


Рис. 3. Сезонная динамика численности личинок *E. taeniata* в толще воды р. Хор в 1961 г. (на 1 м² сечения реки за 5 мин)
Обозначения см. на рис. 1

Ранее уже отмечалось (Леванидова и Леванидов, 1962), что колебания уровня в реке, нарушая условия среды, в общем способствуют усилению миграций. Однако вследствие сложных взаимодействий различных факторов обнаружить эту корреляцию в каждом отдельном случае не всегда возможно, тем более, что влияние колебаний уровня может затушевываться фактором возрастного состава популяции. Наиболее четко корреляция с уровнем выражена у *Ch. micronata* (см. рис. 2) в весенние месяцы, когда в период с 27 апреля по 1 июня в популяции сохранялся высокий процент средних возрастных групп. У *E. ignita*, личинки которой приурочены к заливам и мелководью, начало массовой миграции совпало с резким подъемом уровня (см. рис. 1),

в следующих двух сериях при таком же примерно уровне миграции были вдвое меньшими по численности и одинаковы как при подъеме воды, так и при падении. У *E. taeniata* первая миграция молодого поколения (рис. 3) была отмечена в серии 9—10 августа. Мы не знаем, что происходило в максимальный пик за 6 дней до этого, но 24 июля при уровне воды более высоком, чем 9 августа, миграция была малочисленна, что объясняется ранним возрастом личинок. В период между 24 июля и 9 августа основная масса личинок перешла во II возрастную группу, характеризующуюся большей миграционной активностью.

Из вышесказанного ясно, что рассматривать корреляцию численности мигрантов с уровнем целесообразнее на суммарной численности всех мигрирующих в толще воды личинок, что будет показано в другом месте. Сейчас отметим лишь, что при этом выявлена значительно более четкая зависимость масштаба миграций от уровня и скорости течения. Эту корреляцию мы рассматриваем главным образом как результат изменения условий обитания донных животных в неблагоприятную сторону под влиянием паводка. Подобное же мнение высказывает относительно личинок мошек И. А. Рубцов (1962), считающий, что отделение от субстрата и дальнейшие пассивные миграции их в речной струе вызываются различными нарушениями условий обитания. При этом наименьшая активность оседания наблюдается в период паводка, минимальные же миграции свойственны межennom периоду. В какой-то мере корреляция зависит и от усиления механического смыва личинок, не приспособленных к быстрому течению, в периоды подъема воды.

СУТОЧНАЯ ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ И ВОЗРАСТНОГО СОСТАВА МИГРИРУЮЩИХ ЛИЧИНОК В ПОВЕРХНОСТНОМ ГОРИЗОНТЕ РЕКИ ХОР

Анализ приведенных на графиках (рисунки 4, 5 и 6) результатов позволяет наметить следующие ясно выраженные общие закономерности.

В светлые часы суток в верхнем горизонте (как и в придонном) численность личинок очень невелика. С наступлением сумерек численность личинок в толще воды резко увеличивается, причем массовое появление их в поверхностном горизонте носит характер внезапности и происхо-

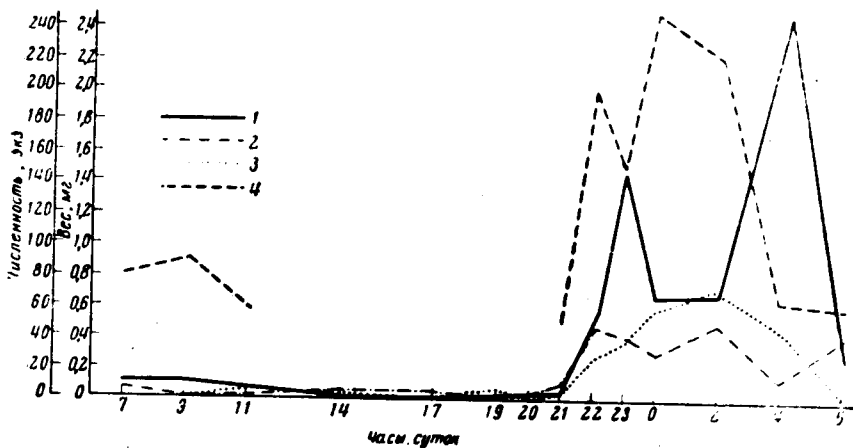


Рис. 4. Суточная динамика численности личинок *E. ignita* в поверхностном горизонте р. Хор в 1961 г. (фактический улов одной сети за 5 мин)
1 — 11—12 июля, 2 — 24—25 июля, 3 — 9—10 августа, 4 — средний вес личинок в мг 11—12 июля

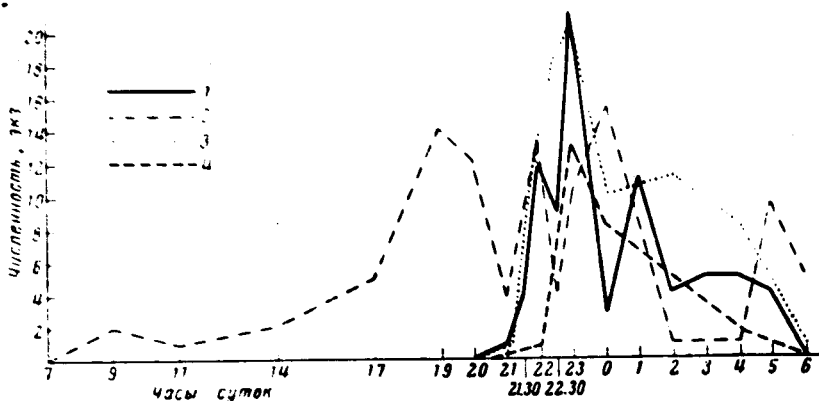


Рис. 5. Суточная динамика численности личинок *Ch. micronata* в поверхностном горизонте р. Хор в 1961 г. (фактический улов одной сетки за 5 мин)
1 — 7–8 мая, 2 — 11–12 мая, 3 — 24–25 мая, 4 — 1–2 июня

дит обычно в течение получаса. У всех трех видов EphemereLLidae это массовое всплывание в большинстве случаев происходило в 22 ч, тогда как в 21 ч 30 мин личинки ловились единично.

В ряде случаев намечается корреляция между моментом всплывания личинок и длиной светового дня. В сборах из придонного горизонта численность личинок, как правило, была ниже, чем из поверхностного, составляя в большинстве случаев $1/4$ — $1/5$ от уловов в верхнем слое воды. На профиле в р. Амур (наши неопубликованные материалы) в начале и в конце суточной миграции численность личинок в придонном горизонте обычно бывает выше.

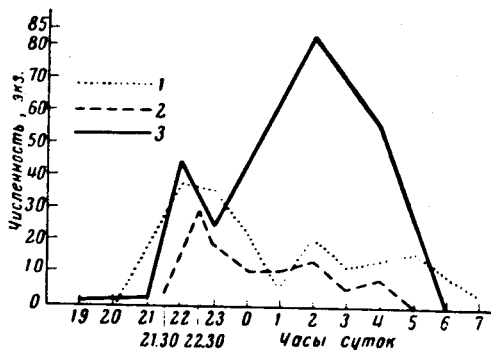


Рис. 6. Суточная динамика численности личинок *E. taeniata* в поверхностном горизонте р. Хор в 1961 г.

1 — 27–28 апреля (фактический улов одной сетки за 15 мин); 2 — 7–8 мая, то же за 5 мин; 3 — 9–10 августа (то же за 5 мин)

У всех трех видов численность личинок в поверхностном горизонте часто имеет два, а иногда три пика. При этом колебания численности происходят в небольшом интервале времени, поэтому в ряде случаев отсутствие в материалах второго пика может объясняться недостаточной частотой наблюдений во второй половине ночи⁷. Обычно, чем многочис-

⁷ Уотерс (Waters, 1962) предположительно связывает это явление с изменением интенсивности лунного света.

леннее всплывающие личинки, тем резче выражены эти две волны подъема их к поверхности. Первая волна у *E. taeniata* приходилась на 22 ч и 22 ч 30 мин (рис. 6), у *E. ignita* (рис. 4) из числа трех серий хорошо выраженная двугоршинность была лишь в одной, и первый пик приходился на 23 ч; у *Ch. mucronata* (рис. 5) во всех случаях, кроме одного, первая волна отмечена в 23 ч. После первого пика каждый раз наблюдается резкое падение численности личинок в верхнем горизонте. Во второй половине ночи наблюдалась новая волна подъема личинок.

Таблица 2
Суточная динамика среднего веса личинок в сборах
(в миллиграммах)

Виды	Даты	Периоды суток			
		до 17	19—21	22—2	4—6
<i>Ch. mucronata</i>	27—28.IV	0,9*	1,8	2,9	2,8
		7	14	47	21
<i>E. ignita</i>	11—12.VII	0,8	1,0	1,9	1,7
		25	5	331	268
»	24—25.VII	2,1	2,5	3,3	3,5
		16	10	153	53
» <i>taeniata</i>	27—28.IV	8,0	8,7	19,8	22,2
		1	17	123	32

* В числителе — средний вес в миллиграммах, в знаменателе — число взвешенных особей

Однако здесь имелись значительные вариации как в продолжительности периода низкой численности, так и в сроках наступления второй волны, а также в соотношении численности личинок в обоих пиках. Наиболее общей закономерностью хода миграции является наступление резкого «спада» ее в 0 ч.

Исчезновение личинок из верхнего горизонта происходит с наступлением дня, причем для *E. ignita* этот момент в июле наступал между 6 и 7 ч, в августе — между 5 и 6 ч. (у *E. taeniata* — несколько раньше).

Таблица 3
Суточная динамика возрастного состава личинок в сборах

Периоды суток, часы	<i>Ch. mucronata</i>						<i>E. taeniata</i>			
	Численность за период	Средн. вес экз., мг	Возрастные группы личинок, %				Численность за период	Средн. вес экз., мг	Возрастные группы личинок, %	
			III	IV	V	VI			V	VI
7—14	5	1,7	—	—	—	—	—	—	—	
17	5	3,0	—	—	—	—	—	—	—	
19—21	30	3,3	55	50	25	19	29	19,8	36	27
22—2	43	4,4	9	30	54	67	46	21,2	46	69
4—6	15	3,2	36	20	21	14	12	16,7	18	4
Всего:			100	100	100	100	—	—	100	100

Было замечено, что многочисленные личинки, находящиеся в толще речной струи в дневное время, в большинстве своем мельче, чем личинки, мигрирующие ночью⁸. Неравномерный размерный состав обуславливал различия в средних весах личинок одного и того же вида в дневных и ночных сборах. Анализ средних весов личинок в пробах показал, что и в темный период суток вес не остается постоянным, а увеличивается ночью и уменьшается в вечерние и предутренние часы. В табл. 2 приведены данные по

⁸ Средние нимфы, поднимающиеся днем к поверхности реки для метаморфоза, естественно, в счет не идут.

средним весом для тех серий, где количество материала было достаточным для анализа; при этом сутки разбиты на периоды, для которых вычислены средние показатели.

С целью получения более детальной картины возрастного распределения личинок в течение ночи были специально проанализированы сборы *E. taeniata* и *Ch. mucronata* в ночь с 10 на 11 мая⁹. Кроме обычных промеров, каждую личинку взвешивали и определяли ее возрастную группу. Численность личинок каждой стадии (суммарно за всю ночь) принималась за 100%; в таблице приведена доля (в процентах) личинок каждой возрастной группы в периодах суток.

Приведенные данные показывают, что миграция личинок старших возрастов приходится главным образом на период с 22 до 2 ч включительно, тогда как наибольший процент личинок средних возрастных групп мигрирует в вечерние и утренние часы.

Чтобы выяснить, не зависит ли распределение мигрирующих личинок по времени суток от того, на каком этапе одной и той же стадии они находятся, сравнивался средний вес личинок одноименных стадий, а также численность недавно перелинявших личинок в сборах за разные часы. Результат оказался отрицательным.

КОРРЕЛЯЦИЯ МЕЖДУ СУТОЧНОЙ ДИНАМИКОЙ МИГРАЦИЯ ЛИЧИНОК И СУТОЧНЫМ РИТМОМ ИХ ЖИЗНЕДЕЯТЕЛЬНОСТИ

Ранее (1962) нами уже высказывалось соображение о том, что суточный ритм миграций связан с большей биологической активностью донных личинок насекомых в темное время суток, однако вопрос о суточной ритмике водных личинок не может считаться достаточно выясненным.

Ряд авторов указывает на значительно большую двигательную активность донных беспозвоночных, связанную с различными их жизненными проявлениями, в темное время суток. Так показано, что реколонизация очищенных от фауны участков дна происходит главным образом в ночное время (Moon, 1940). Лишь 13% личинок *Ecdyonurus* sp. и 11% *Baetis* sp. заселяли участки днем. Описан негативный фототаксис *Heptagenia interpunctata* (Woodsedalek, 1912). Установлено, что личинка личинок поденок происходит ночью (Gros, 1923).

Непосредственные количественные наблюдения над двигательной активностью личинок поденок из ручьев Великобритании показали наличие нескольких пиков активности в течение суток, весьма напоминающих полученные нами пики миграционной активности (Harker, 1953). Так, у личинок *Ecdyonurus torrentis* X—XI стадии пики активности наступают 6 раз в сутки в следующие часы: 3—4, 5—7, 11—12, 16—17, 20—21, 23—01. Средняя продолжительность каждого периода активности — 2 ч. Активность достигала максимума быстро, обычно в течение 1 ч, а падала медленно, в течение 2—3 ч. Общая активность за период темного времени суток в феврале и ноябре значительно превышала таковую за светлый период, в мае же наивысший пик, отмеченный в 5—7 ч, приходился на светлое время. Подобную периодичность обнаружили также личинки *Heptagenia lateralis* и *Baetis rhodani*. Харкер установил, что ритм активности одинаков у личинок *E. torrentis* разных поколений одного года, но имеет индивидуальные отличия для каждого ручья. Этот автор пришел к выводу, что на степень активности, кроме светового фактора, влияют температура и стадия развития личинок.

Подобных наблюдений над дальневосточными поденками не производилось, но можно полагать, что Харкером вскрыты общие закономерности для группы, хотя сроки наступления и продолжительность периодов активности индивидуальны у разных видов и в разных водоемах.

Внезапность как начала активных периодов, по наблюдениям Харкера, так и появления личинок в верхнем горизонте р. Хор, более плавное окончание обоих процессов, несколько пиков в ходе этих явлений, приводят к мысли, что волны вертикальной миграции находятся в непосредственной связи с периодами суточной активности личинок. Совпадение наблюдается и в сроках наступления первого пика активности

⁹ Днем в этой серии были пойманы единичные экземпляры, средний вес их приведен в табл. 3.

гемной части суток (по Харкери, 20—21 ч) и момента массового подъема личинок к поверхности в р. Хор (22 ч «декретного» времени, или 21 ч солнечного).

Однако при этом не исключается возможность двойного толкования природы взаимосвязи этих явлений. Одно исходит из признания активной природы миграций, которые, как и другие проявления жизнедеятельности, связанные с движением, совершаются в основном в периоды двигательной активности личинок. Второе возможное объяснение состоит в том, что личинки в толщу воды попадают пассивно, увлекаемые течением, причем ритмика их появлений и исчезновений связана с большей легкостью их смыва в периоды двигательной активности, когда личинки выходят из укрытий¹⁰. Против последнего предположения можно возразить следующее. Если личинки оказываются в толще речной струи в результате смыва током воды, то должна существовать постоянная корреляция между численностью личинок в толще и высотой уровня в реке. При этом, поскольку, по данным Харкера, периоды активности имеются у поденок и в дневное время, пики численности личинок в толще воды должны были бы возникать и днем, чего в р. Хор не наблюдается.

Наряду с активными мигрантами, какая-то часть личинок попадает в толщу воды в результате смыва. Особенно это относится к слабым пловцам среди водных личинок.

В периоды резкого подъема уровня численность влекаемых личинок, естественно, возрастает, причем главным образом за счет ранних стадий — плохих пловцов, приуроченных к биотопу водной растительности заливов.

КОРРЕЛЯЦИЯ МЕЖДУ СУТОЧНЫМ РИТМОМ МИГРАЦИИ И ОСВЕЩЕННОСТЬЮ; ИНДИВИДУАЛЬНАЯ ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТЬ МИГРАЦИИ

Реализация миграционных потребностей в темное время суток должна рассматриваться как адаптация, поскольку в толще воды в светлое время личинки наиболее доступны для хищников. Видимо, поэтому в более мутной воде Амура и Уссури относительная численность донных личинок в толще воды в дневное время значительно выше, чем в р. Хор (Леванидова и Леванидов, 1962). Повышенной мутностью в сильный паводок 10—11 мая 1961 г. на р. Хор, возможно, объясняется и возникновение двух дополнительных подъемов численности личинок *Ch. micropata* в не свойственное им время — в 19 и 5 ч (рис. 5).

Отрицательный фототаксис личинок следует рассматривать в качестве механизма, осуществляющего адаптации, однако, как будет показано ниже, бесспорно наличие и иного регулятора.

Существование нескольких ночных волн численности, а также выявленная нами несходность размерного и возрастного состава мигрантов в течение ночи свидетельствуют о том, что индивидуальная миграция личинок длится значительно меньшее время, чем общая ночная миграция. Последнее тоже является адаптацией, так как при скорости течения 1—3 м/сек и продолжительности миграции 8—9 ч происходило бы опустошение донных биоценозов в верхних участках русла.

Подъем к поверхности и уход из толщи, осуществляемые личинками ночью, видимо, с освещенностью не связаны.

Весьма интересны в этом аспекте эксперименты Харкера над личинками поденок, показавшие, что смена дня и ночи, хотя и обуславливает суточный ритм, но не непосредственно. Так, различные экспериментальные искажения естественной суточной освещенности

¹⁰ Так полагает, в частности, Уотерс (Т. F. Waters, 1962), изучавший снос водных беспозвоночных в ручье.

шенности почти не отражаются на суточной ритмике этих животных, хотя могут ослаблять или усиливать уровень их активности. Оказалось, что суточный ритм не есть врожденное свойство, хотя достаточно однажды подвергнуть новорожденных личинок определенной смене света и темноты, чтобы «внушить» им этот ритм на всю жизнь.

Эксперименты Харкера, как и наши данные о волнах миграций, приуроченных к определенным периодам суток, подтверждают наличие у многих беспозвоночных какого-то физиологического механизма, позволяющего им точно «определять» время суток. Адаптивное значение этой способности очевидно и во многих других случаях. Так, мы наблюдали, что зрелые личинки *Pteronarcys reticulata* и некоторых других веснянок выходят на берег для линьки в имаго между 23 и 1 ч. Первые часы после линьки насекомые совершенно беспомощны, но к наступлению дня, с которым связаны главные опасности, линьковые покровы их успевают отвердеть. В поставленных нами экспериментах личинки веснянок *Arcynopteryx*, *Isoptera* и других линяли в имаго тоже ночью. В противоположность этому, поденки, которые почти сразу после линьки способны к полету, причем линька происходит быстро, большей частью линяют в крылатую фазу в светлое время суток.

Суточная возрастная неоднородность мигрирующих личинок, на наш взгляд, объясняется тем, что суточный ритм активности, выявленный Харкером, не идентичен у личинок разных стадий.

Преобладание в дневных сборах очень молодых личинок может указывать также на возможность появления их в толще в результате случайного смыва.

В заключение отметим, что на численность и видовой состав мигрирующих в толще воды р. Хор личинок влияют многолетние колебания гидрологического режима рек. Численность мигрирующих амфибиотических насекомых, в том числе поденок, в 1954 г. (маловодный период) была выше, чем в 1961 г. (многоводный период). Это обстоятельство объясняется общим снижением количества донных беспозвоночных в реке в многоводный период.

Большой удельный вес прибрежных личинок *E. ignita* среди мигрантов 1961 г., по-видимому, связан с постоянными резкими колебаниями уровня в реке в многоводный год.

Сборы бентоса в толще воды других притоков Амура показывают, что миграции донных беспозвоночных всюду подчинены общим закономерностям.

ЛИТЕРАТУРА

- Казлаускас Р. С., 1964. Загрязнение и самоочищение реки Оки. Тр. Зоол. ин-та АН СССР, Изд-во «Наука»: 164—175, М.
- Ключарова О. А., 1962. Скат и суточные вертикальные миграции донных беспозвоночных р. Амур. Тезисы докл. IV экол. конф., т. V: 97—98, Киев.
- Константинов А. С., 1950. Хиროномиды бассейна р. Амур и их роль в питании амурских рыб. Тр. Амурск. ихтиол. экспед. 1945—1949 гг., т. I: 147—286, Изд-во Моск. о-ва испыт. природы—1951. О количественном учете хиროномид в пище рыб. I. Методика определения возраста личинок. Тр. Саратовск. отд. Каспийск. филиала Всес. н.-и. ин-та морск. рыбы. х-ва и океаногр., т. I: 177—184.
- Леванидова В. Я. и Леванидова И. М., 1962. Нерестово-выростные водоемы Теплового рыболовного завода и их биологическая продуктивность. Изв. Тихоокеанск. н.-и. ин-та рыбы. х-ва и океаногр., т. XLVIII: 3—66.
- Леванидова И. М. и Леванидов В. Я., 1962. Суточные миграции донных личинок насекомых в водном потоке на примере реки Хор. Изв. Тихоокеанск. н.-и. ин-та морск. рыбы. х-ва и океаногр., т. XLVIII: 178—189.
- Леванидова И. М. и Рубаненкова Л. С., 1965. К методике изучения жизненных циклов амфибиотических насекомых. Зоол. ж., т. XLIV, вып. 1.
- Рубцов И. А., 1962. Краткий определитель кровососущих мошек фауны СССР. Изд-во АН СССР, М.
- Чернова О. А., 1952. Поденки (Ephemeroptera) бассейна реки Амура и прилежащих вод и их роль в питании амурских рыб. Тр. Амурск. ихтиол. экспед. 1945—1949 гг., т. III: 229—360.
- Harker J. E., 1953. The Diurnal Rhythm of Activity of Mayfly Nymphs, J. Exper. Biol., vol. 30, No. 4: 525—533.
- Gros A., 1923. Etudes sur les premières stades des Ephemères du Jura Français, Ann. Biol. Lacust., 12: 53—87.
- Moore H. P., 1940. An Investigation of the Movements of Freshwater Invertebrate Faunas, J. Animal Ecol., vol. 9, No. 1: 76—83.
- Plescot G., 1958. Die Periodizität einiger Ephemeropteren der Schwechat, Wasser und Abwasser, 1—32.

- Waters T. F., 1962. Diurnal Periodicity in the Drift of Stream Invertebrates, *Ecol.*, vol. 43, No. 2: 316—320, U. S. A.
- Woodsalek J. E., 1912. Natural History and General Behaviour of the Ephemeridae Nymphs *Heptagenia interpunctata* (Say), *Ann. Entomol. Soc. Amer.*, 5.

DIURNAL MIGRATIONS OF BENTHAL INSECT LARVAE IN THE RIVER STREAM

1. MIGRATIONS OF EPHEMEROPTERA LARVAE IN THE KHOR RIVER

I. M. LEVANIDOVA and V. Ya. LEVANIDOV

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

Summary

Diurnal migrations of benthic invertebrates into the water mass were studied in the Khor River, a large tributary of the Ussuri River. The first place in the catches in the upper river horizon was taken by Ephemeroptera by their abundance and diversity of species composition (45 species); of them especially abundant were the following species *Ephemera amurensis* Navas, *Ephemera* sp., *Siphonurus zetterstedti* Bngtss., *Parameletus chelifer* Bngtss., *Rhithrogena unicolor* Tschern., *Ephemerella taeniata* Tschern., *E. sibirica* Tschern., *Chitonophora mucronata* Bngtss.

Migration regularities were analysed in three latter species. The mass appearance of larvae in the upper horizon coincided with the onset of twilight. Up to three maxima of abundance were observed during the night; there are but few larvae in the water mass by day. The upward migration into the water mass seems to take place during the periods of motor activity of the larvae which occurs during evening and night hours. The heterogeneity of the age composition of larvae at various periods of night suggests that the duration of the individual migration of larvae is much less than the total duration of the nocturnal migration (8—9 h). This can explain the fact that despite the mass character of the migration upper regions of the rivers are not devoid of larvae.