

УДК 595.734 : 591.34 : 591.17

ДВИЖЕНИЯ ЛИЧИНОК ПОДЕНОК (ЕРНЕМЕРОПТЕРА) ПРИ ПЛАВАНИИ, ДЫХАНИИ И ЧИСТКЕ

Н. Ю. КЛЮГЕ, Е. А. НОВИКОВА, А. К. БРОДСКИЙ

Описаны характерные движения и позы личинок поденок при активном плавании и пассивном погружении, респираторные движения и некоторые способы чистки. Выделено семь способов плавания, различающихся положением ног, и три способа пассивного погружения. В наибольшей степени личинкам поденок свойственны дорсовентральные движения брюшка, за счет которых осуществляется плавание у наиболее примитивных видов и дыхание у некоторых видов, утративших подвижность жабр. Переход к донной жизни сопровождается утратой исходной специализации к активному плаванию.

Среди всех амфибиотических насекомых личинки поденок, населяющие самые разные пресноводные биотопы, выделяются большим экологическим разнообразием. Не менее значительно выражено разнообразие в их строении. Адаптивные морфологические черты личинок поденок хорошо описаны в работах по систематике; существует несколько попыток выделить экологические типы личинок поденок (Imanishi, 1938; Ulmer, 1939; Чернова, 1952). Поведение личинок, естественно, тесным образом связано с особенностями их строения и условиями обитания. Но в некоторых случаях личинки разных видов, имеющие принципиально сходное строение, обитающие в одном и том же биотопе и помещенные в одинаковые условия, ведут себя по-разному. В то же время иногда наблюдается сходство поведения у личинок, относящихся к разным экологическим типам. Все это заставляет особо рассмотреть разные типы движений личинок поденок и попытаться классифицировать их. В некоторых случаях этологические признаки оказываются более четкими и стабильными, чем иные морфологические признаки, и с успехом могут быть использованы в систематике для обсуждения филогенетических связей разных групп поденок и для диагностики видов по живым личинкам.

Хотя специалисты, работающие с поденками, постоянно наблюдают за поведением личинок, в литературе сведения о движении личинок поденок очень скудны. В книге «Поденки Северной и Центральной Америки» (Edmunds et al., 1976) в характеристиках родов есть пункт «Поведение личинок», но описания поведения приводятся без какой-либо системы, очень кратко и далеко не для каждого рода. Отсутствие в литературе систематизированных сведений о поведении личинок поденок может приводить к недоразумениям. Так, Рик (Riek, 1970) основывает свое представление о филогении поденок на том, что жабры первоначально являлись локомоторными органами, имели жесткие ребра по краям, слабую трахеацию и большую подвижность; по его мнению, такие «примитивные» жабры имеются у личинок рода *Ameletus*. Но именно у личинок этого рода жабры не способны к быстрым движениям, как и у других поденок, имеющих жабры с жесткими ребрами и слабой трахеацией (некоторые *Baetis*, *Isonychia*). Этот факт должен быть хорошо известен европейским, азиатским и американским исследователям, име-

ющим дело с живыми личинками рода *Ameletus*, но, видимо, Рик как австралиец не знал этого, поскольку поденки рода *Ameletus* в Австралии отсутствуют.

В настоящей работе мы сделали попытку классифицировать формы поведения, присущие личинкам некоторых палеарктических видов поденок при плавании, пассивном погружении, дыхательных движениях и чистке.

Исследованы личинки 120 наиболее массовых видов поденок европейской части СССР, северного Урала, Кавказа, Средней Азии, Казахстана, Сибири и Дальнего Востока. Наблюдения за движениями личинок проводились в естественных (в различных равнинных и горных водоемах) и в искусственных условиях. Личинок поденок помещали в сосуды с различными условиями содержания: стоячая либо циркулирующая вода; гладкие стенки либо наличие шероховатого субстрата; соответствующие природным либо отличные от них температурный и кислородный режимы. Таким образом были выявлены специфические для каждого вида типы движений и установлено, что они не зависят от конкретных условий содержания.

СПОСОБЫ ПЛАВАНИЯ

1. Плавание при помощи дорсовентральных движений брюшка.

1. Ноги вытянуты назад (рис. 1, 1, 2). Такая поза характерна для активно плавающих личинок «сифлонуридного» типа. Личинки этого типа хорошо приспособлены для плавания: тело имеет обтекаемую форму, грудь сравнительно небольшая, брюшко длинное, сильное, уплощенное дорсовентрально, способно совершать волнообразные движения в дорсовентральной плоскости. Хвостовые нити недлинные, густо опушены длинными волосками в одной плоскости, причём щетки опущены только с внутренней стороны. Такое строение хвостовых нитей позволяет использовать их как горизонтальный хвостовой плавник. Ноги небольшие, часто тонкие, способны, вытянувшись назад, прижиматься к вентральной стороне брюшка и таким образом не нарушать общую обтекаемую форму тела.

Личинки «сифлонуридного» типа обитают в различных водоемах — от стоячих луж до горных потоков, но при этом, как правило, держатся открыто, охотно переплывают с места на место.

При плавании личинка делает очень быстрые волнообразные движения брюшком с малой амплитудой. Ноги выпрямлены, вытянуты назад и прижаты к стернитам. В таком положении личинка быстро движется вперед. По нашим наблюдениям, личинка *Ameletus inopinatus* Etn. способна совершать короткие броски на 20—50 см за 1—2 с и легко преодолевает скорость течения 0,2—0,5 м/с.

Такой способ плавания свойствен личинкам семейства Siphonuridae (*Siphonurus*, *Parameletus*, *Ameletus*) родов *Isonychia*, *Metretopus*, многим представителям семейства Baetidae (*Cloeoninae*, большинство *Baetis*). Личинки *Isonychia* и *Baetis* при плавании сильно изгибают грудь, подгибая вниз голову и вытягивая назад ноги (рис. 1, 2).

2. Ноги направлены назад и в стороны (рис. 1, 3). Личинки имеют крупную грудь и маленькое брюшко. Вентральная сторона тела уплощена, ноги крупные, широко посаженные. Такое строение тела хорошо приспособлено для удержания на поверхности камня и плохо приспособлено для плавания; слишком короткое брюшко не может делать эффективных волнообразных движений, ноги не могут вытянуться назад.

При плавании личинка делает очень быстрые движения брюшком в дорсовентральной плоскости, при этом ее ноги выпрямлены и до предела отведены назад и в стороны. Так плавает *Pseudocloeon gnot* Kluge.

3. Ноги свисают свободно (рис. 1, 4). Такая поза характерна для самых разнообразных личинок, адаптированных к жизни на дне и подводных предметах. Личинки имеют более или менее уплощенное тело,

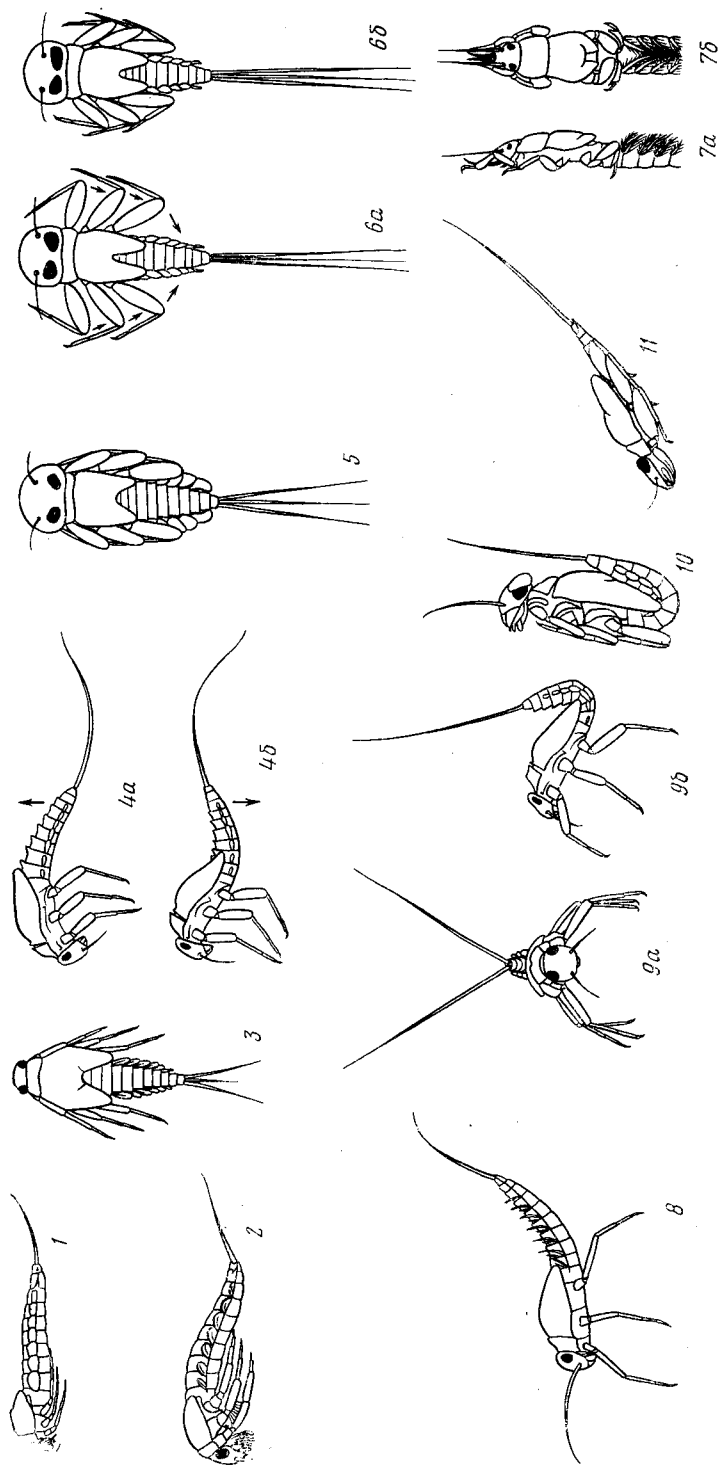


Рис. 1. Позы личинок поденок при плавании (1—7) и пассивном погружении (8—11): 1 — *Siphonurus palaearticus*; 2 — *Isonychia japonica*; 3 — *Pseudocloeon gnomi*; 4, 9 — *P. tuberculatum*; 5 — *Rithrogena* sp.; 6, 11 — *Ecdyonurus abracadabrus*; 7 — *Ephemera orientalis*; 8 — *Cloeon* sp.; 9 — *Baetis ursinus*

обычно сравнительно крупную грудь и небольшое брюшко. Ноги могут быть сильными, приспособленными для ползания или удержания на субстрате в быстром потоке. Хвостовые нити часто длинные, слабо опушенные или вообще не опушенные, плохо приспособленные для роли плавника.

Личинки большую часть времени ползают по дну, многие из них обитают в быстрых потоках, где цепко держатся на нижней стороне камней. Большинство из них плавают неохотно, некоторые в естественных условиях, возможно, вообще не плавают.

Будучи помещенными в сосуд с гладкими стенками и стоячей водой, все личинки этого типа совершают плавательные движения. Они энергично сгибают брюшко попеременно в дорсальном и вентральном направлениях с большой амплитудой и небольшой частотой. Грудь с головой при этом также меняют свой угол по отношению к направлению движения (рис. 1, 4). Ноги полусогнуты в сочленениях, направлены вентрально. Форма тела личинки, не приспособленная для плавания, и свободно свешивающиеся ноги, тормозящие продвижение, делают движения личинки малоэффективными; скорость продвижения вперед обычно невелика.

Этот способ плавания свойствен представителям разных семейств: Baetidae (*Acentrella*, сборная группа *Pseudocloeon*), Heptageniidae (*Heptagenia*, молодые личинки *Cinygmula* sp.), родов *Caenis*, *Ephemera*. Эдмундс с соавторами (Edmunds et al., 1976) указывают этот способ также для родов *Stenonema* и *Stenacron* (Heptageniidae). Личинки семейства Leptophlebiidae (*Leptophlebia*, *Paraleptophlebia*, *Habrophlebia*, *Euthraululus*) при плавании также не прижимают ноги к телу, но благодаря крупному брюшку их плавательные движения оказываются вполне эффективными. Сходно с личинками Leptophlebiidae плавают зрелые личинки *Heptagenia fuscogrisea* (Retz.). Личинки *Heptagenia* при изгибаниях брюшка делают заметные синхронные движения ногами.

4. Ноги сложены в плоскости тела (рис. 1, 5). Таким способом плавают некоторые быстринные личинки Heptageniidae. По форме тела и образу жизни они не отличаются от личинок тех видов этого семейства, которые плавают способом 1.3. Личинки плывут за счет дорсовентральных изгибаний брюшка, ноги их при этом сложены компактно: бедра до предела отведены назад и прижаты задними краями к бокам тела, голени сложены и прижаты к бедрам. В результате тело личинки вместе с ногами имеет вид плоской пластинки обтекаемых очертаний. Такую позу при плавании принимают личинки родов *Rhithrogena* и *Cinygmula* (по крайней мере, зрелые личинки).

5. Ноги прижаты к бокам (рис. 1, 7). Поза свойственна роющим личинкам. Эти личинки имеют цилиндрическую форму тела и короткие крепкие кривые ноги, приспособленные для рытья. Специфическое строение ног позволяет компактно складывать их при плавании. При этом все ноги полусогнуты и направлены сочленениями бедра и голени вверх; передние ноги направлены вперед, прижаты к бивням и друг к другу; средние ноги направлены вперед, прижаты к бокам брюшка. Благодаря мощному развитому брюшку и коротким густо опушенным хвостовым нитям личинка легко плывет, делая брюшком неторопливые волнообразные движения в дорсовентральной плоскости.

Мы наблюдали такую позу при плавании у различных видов рода *Ephemera*. Эдмундс с соавторами (Edmunds et al., 1976) указывают ее также для личинок рода *Hexagenia*.

6. Передние ноги направлены вперед, средние и задние — назад и в стороны. Такая поза указана для хорошо плавающих личинок рода *Ametropus* (Edmunds et al., 1976).

II. Плавание при помощи движений ног (рис. 1, 6). Таким способом плавают некоторые быстринные личинки семейства Heptageniidae, сход-

ные по форме тела и образу жизни с личинками того же семейства, плавающими способом I.3 и I.4. При плавании брюшко личинки неподвижно. Все три пары ног делают синхронные движения вперед — назад. При этом ноги расставлены в стороны, полусогнуты в сочленениях бедра и голени. Крайнее заднее положение ног соответствует позе I.4 при плавании за счет движения брюшка. Расширенные бедра при этом работают как весла.

При помощи ног плавают личинки *Belovius*, *Iron*, *Cinygma*, молодые личинки *Heptagenia fuscogrisea*, многие личинки рода *Ecdyonurus*. Личинки *Ecdyonurus joernensis* Vgtn. при плавании интенсивно двигают и брюшком и ногами; их плавание напоминает способ движения личинок *Heptagenia* (поза I.3). Личинки *E. ziltzovae* (Vajk.), имеющие очень густо опушенные хвостовые нити, могут плавать двумя способами: при помощи одних только движений брюшка (способ I.3) или исключительно при помощи ног.

ПОЗЫ ПАССИВНОГО ПОГРУЖЕНИЯ

Если бросить личинку поденки в воду, она в некоторых случаях не пытается плыть, а застывает в одной позе и пассивно погружается на дно. Иногда личинка, проплыв некоторое расстояние, останавливается в толще воды и пассивно погружается на дно, не делая никаких движений. Особенно часто так поступают плохо плавающие личинки некоторых видов *Baetinae* и *Ephemerella*. Поза пассивного погружения специфична для вида или более крупной систематической группы. Ниже рассмотрены три способа пассивного погружения.

I. П а р а ш ю т и р о в а н и е (рис. 1, 8, 9). Личинка широко расставляет ноги, слегка согнутые в сочленениях и направленные в стороны и вниз. Брюшко поднято вверх, хвостовые нити разведены под большим углом. Во время падения личинка все время сохраняет одно и то же положение ногами вниз; если течение воды начинает переворачивать личинку, движениями брюшка и хвостовых нитей она восстанавливает свое положение. Первыми дна касаются ноги.

Такая поза указана для личинок рода *Pseudocloeon* (Edmunds et al., 1976). Следует, однако, иметь в виду, что род *Pseudocloeon* явно сборный. Из составляющих его групп видов поза парашютирования наблюдалась нами у *P. (Baetiella) tuberculatum* Kazl., *P. (B.) muchei* Braasch, а также у группы видов, которую можно условно обозначить как «*Acentrella*» — *Pseudocloeon sibiricum* Kazl., *P. fenestratum* Kazl., *Baetis* (или *Acentrella*) *lapponica* Vgtn. Указанные виды *Baetinae* при погружении чаще всего сгибают брюшко под острым углом к груди и благодаря тому, что длинные церки оказываются направленными несколько вперед, личинка поворачивается задними ногами вниз и приземляется прежде всего на задние ноги (рис. 1, 9).

Личинки рода *Cloeon*, хотя и являются хорошими пловцами, также могут пассивно парашютировать. При этом они сгибают брюшко под тупым углом к телу и приземляются на передние ноги (рис. 1, 8). Поза парашютирования характерна также для многих видов других семейств.

II. П а д е н и е в к о м п а к т н о й п о з е (рис. 1, 10). Личинка сгибает ноги в сочленениях и плотно поджимает их под себя. Брюшко загибается на спинную сторону и прижимается к тораксу. Сведенные вместе хвостовые нити оказываются направленными вперед. Личинка быстро погружается, не делая никаких движений. На дно она падает в произвольном положении: боком, спиной и т. п. Упав на дно, личинка некоторое время продолжает лежать неподвижно.

Таким способом погружаются личинки некоторых видов рода *Ephemerella* и дальневосточного вида *Baetis ursinus* Kazl. Наблюдалось, что личинки *Pseudocloeon sibiricum* Kazl. и *Ephemerella aurivillii* Vgtn., погружающиеся первым способом, время от времени погружаются в ком-

пактной позе. В Средней Азии нами был обнаружен особый подвид *Baetis ursinus*, личинки которого при пассивном погружении компактно складывают ноги, но не загибают брюшко на спину.

III. Планирование (рис. 1, 11). Так можно назвать способ погружения личинок семейства Heptageniidae. Личинка прижимает ноги к бокам тела таким же образом, как при плавании в позе I.4. Таким образом форма личинки становится уплощенной и обтекаемой. Брюшко слегка изогнуто вверх. Личинка опускается в наклонном положении, головой вниз. Постоянное положение тела сохраняется благодаря незначительным движениям брюшка. Первым дна касается передний край головы, после чего личинка сразу начинает двигать ногами и цепляется ими за субстрат. Одинаковым способом погружаются личинки всех Heptageniidae (*Heptagenia*, *Ecdyonurus*, *Cinygmula*, *Rhithrogena*, *Belovius*, *Iron*, *Cinygma*).

ДЫХАТЕЛЬНЫЕ ДВИЖЕНИЯ

I. Движения жабрами. По-видимому, у всех поденок жаберные листки имеют собственную мускулатуру и способны совершать какие-либо движения. По характеру совершаемых движений жабры всех поденок четко делятся на подвижные и малоподвижные. Подвижные жабры способны совершать ритмические колебания, благодаря которым создается ток воды. Малоподвижные жабры могут лишь различным образом менять свое положение, но совершенно не способны к ритмическим колебаниям и никогда не создают тока воды. Промежуточные состояния между подвижными и малоподвижными жабрами нам не известны. Подвижность жабр — хороший систематический признак на уровне родов и подсемейств.

Подвижными жабрами обладают виды следующих групп: из семейства Siphonuridae — *Siphonurus*, *Parameletus*; из семейства Baetidae — подсемейство Cloeoninae; из подсемейства Heptageniinae — *Heptagenia*, *Ecdyonurus*; все палеарктические представители семейства Leptophlebiidae (*Leptophlebia*, *Paraleptophlebia*, *Habrophlebia*, *Choroterpes*, *Euthraululus*), представители родов *Metretopus*, *Arthroplea*, *Ephemera*, *Caenis*, *Neoperphmera*, *Ephemerella* (s.l.) и др.

Малоподвижными жабрами обладают виды следующих групп: из семейства Siphonuridae — *Ameletus*; из семейства Baetidae — подсемейство Baetinae; из подсемейства Heptageniinae — *Cinygmula*, *Rhithrogena*, *Epeorus*, *Belovius*, *Iron*; *Isonychia*, *Oligoneuriella*. Кроме того, малоподвижны жаберные крышки Caenidae и Neoperphmeridae и последние жаберные листки некоторых личинок с подвижными жабрами.

Движение жаберных листков у личинок *Ephemera danica* Müll., *Ecdyonurus venosus* F. и *Cloeon dipterum* L. подробно описано в работах Истэма (Eastham, 1937, 1939, 1958) и Сайта (Saita, 1975).

II. Движения брюшком. Некоторые личинки поденок с малоподвижными жабрами, оказавшись в стоячей или медленно текущей воде с недостаточным содержанием кислорода, способны совершать дыхательные движения брюшком.

1. Дорсовентральные движения (рис. 2, 1). Личинка, сидящая на субстрате, поднимает вверх сначала основание брюшка, затем волнообразным движением поднимает все брюшко; после этого она резко опускает брюшко волнообразным движением, начинающимся с опускания основания брюшка. При этом создается ток воды, направленный назад.

У личинок рода *Ameletus* (*A. inopinatus*, *A. parvus* Kluge и др.) в движении брюшка принимают участие и задние ноги — вместе с брюшком поднимается и опускается задняя часть груди. У *Isonychia japonica* (Ulm.) при дыхательных движениях брюшка ноги и грудь неподвижны. Замечено, что *Ameletus inopinatus* совершает один удар брюшком за 1—2 с. При температуре воды 12—14° личинка делает серию в 5—

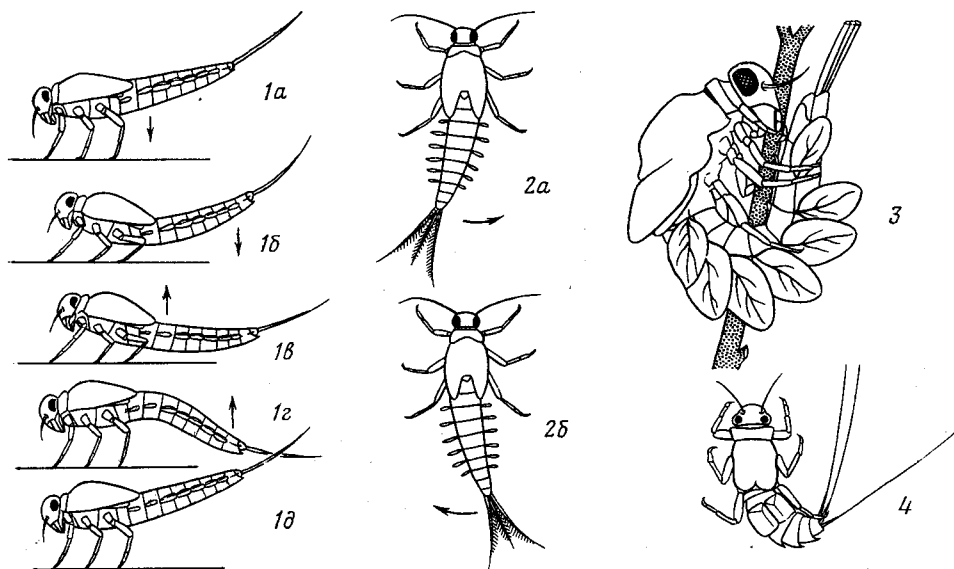


Рис. 2. Дыхательные движения (1, 2) и движения чистки (3—4) личинок поденок: 1 — *Ameletus* sp., 2 — *Baetis rhodani*, 3 — *Parametetus* sp., 4 — *Caenis rivulorum*

15 ударов и повторяет ее через несколько секунд. С повышением температуры серии ударов удлиняются, а интервалы между ними сокращаются.

2. Латеральные движения (рис. 1, 2). Личинка качает брюшком из стороны в сторону. Такие качания характерны для личинок подсемейства *Vaetinae*. У ряда видов (*Baetis rhodani* Pict. и др.) при этом грудь и ноги неподвижны, а брюшко изгибается из стороны в сторону. У других видов (*B. gracilis* Bog. et Tab., *B. niger* L., *B. muticus* L. и др.) латеральных изгибаний брюшка не происходит, а все тело качается из стороны в сторону за счет движений ног. Личинки *Vaetinae* часто покачивают брюшком не только в стоячей воде, но и в потоке.

ДВИЖЕНИЯ ЧИСТКИ

Наши наблюдения над характерными движениями чистки личинок поденок ограничиваются двумя видами.

Личинки *Parametetus* sp. ротовыми органами очищают стерниты брюшка, подогнув брюшко к груди и придерживая его конечностями одной стороны тела, в то время как конечностями другой стороны они держатся за субстрат (рис. 2, 3).

Личинки *Caenis rivulorum* Etn. чистят брюшко сверху и снизу, а жаберные крышки — только сверху, проводя по ним задними ногами поочередно от основания к концу брюшка и сгибая брюшко соответственно вправо или влево (рис. 2, 4). Потом по очереди левой и правой ногами II пары личинки чистят задние ноги, после чего передними — средние. Ими же личинки очищают антенны и голову. Передние ноги они чистят ротовыми органами. Совершая дыхательные движения, личинки периодически очищают жабры от мусора поочередно быстрым взмахом правой верхней (третьей) жабры из-под крышки вправо, левой верхней — влево.

Взаимосвязь разных типов движений некоторых личинок поденок показана на рис. 3. В наибольшей степени для личинок поденок характерны

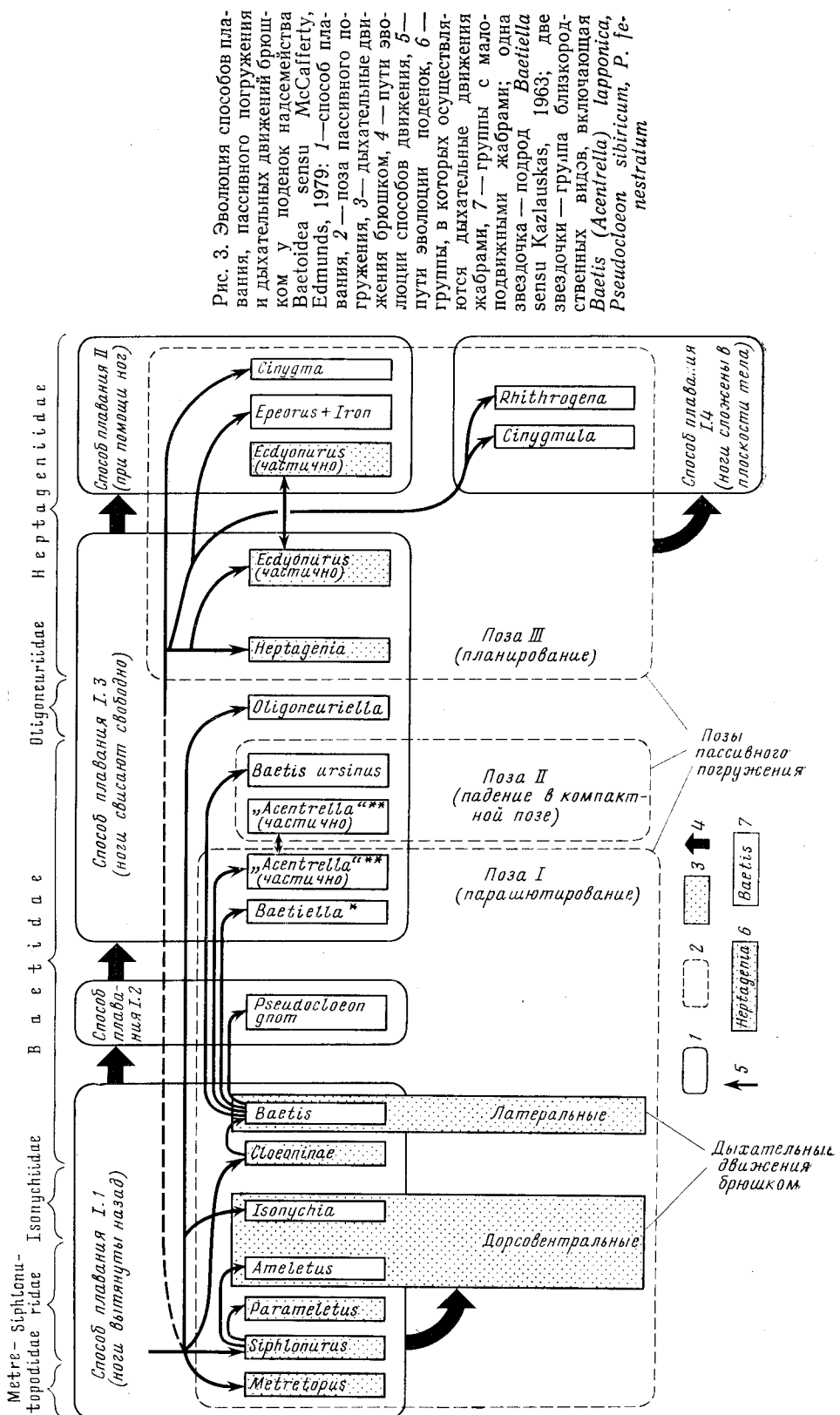


Рис. 3. Эволюция способов плавания, пассивного погружения и дыхательных движений брюшком у поденок надсемейства Baetoidea sensu McCafferty, Edmunds, 1979: 1—способ плавания, 2—поза пассивного погружения, 3—дыхательные движения брюшком, 4—пути эволюции способов движения, 5—пути эволюции поденок, 6—группы, в которых осуществляются дыхательные движения жабрами, 7—группы с малоподвижными жабрами; одна звездочка — подрод *Baetiella* sensu Kazlauskas, 1963; две звездочки — группа близкородственных видов, включающая *Baetis* (*Acentrella*) *lapponica*, *Pseudocloeon sibiricum*, *P. fenestratum*

дорсовентральные движения брюшка. Если личинка при плавании совершает ритмические движения брюшком, то всегда только в дорсовентральной плоскости (в отличие, например, от личинок веснянок, которые плавают, изгибая брюшко латерально). Латеральные движения брюшка встречаются у поденок редко и они не связаны с плаванием. Например, личинки *Paraleptophlebia*, оказавшись на суше, ползут, извиваясь в латеральной плоскости.

Судя по имеющимся данным, наиболее древним и исходным для других типов плавания было передвижение при помощи брюшка с вытянутыми назад ногами (способ I.1), характерное для специализированных активно плавающих личинок. Такие личинки принадлежат к наиболее примитивной из современных групп поденок — семейству Siphonuridae. Мезозойские личинки *Mesobaetis* Br. et al., *Proameletus* Sin., *Ephemeroptosis* Eichw., *Epeoromimus* Tsh. имели такой же облик, как и современные сифлонуриды, и вполне могли плавать таким же способом. Пермские личинки *Kukalova* Dem., *Jarmila* Dem., *Oboriphlebia* Hubb. et Kuk. по габитусу, форме ног и опушению хвостовых нитей также принципиально не отличались от сифлонурид, поэтому характерный для последних способ плавания мог возникнуть еще до окончательного обособления отряда Ephemeroptera.

Наиболее примитивным состоянием жабр, по-видимому, следует считать подвижные жабры с густой трахеацией и тонкими краями. Подвижные жабры мы встречаем в большинстве крупных систематических групп поденок, тогда как малоподвижные жабры имеются лишь в отдельных специализированных группах. Вероятно, при адаптации личинок к жизни в быстрых потоках жаберные листки утратили свою подвижность независимо в разных группах реофильных видов: *Ameletus* (Siphonuridae), *Isonychia* (Isonychiidae), Baetinae (Baetidae), у наиболее реофильных Heptageniidae. У личинок с подвижными жабрами способность к дыхательным движениям брюшка не обнаружена. Личинки с малоподвижными жабрами, имеющие различное происхождение, выработали разные дыхательные движения брюшком. Так, личинки родов *Ameletus* и *Isonychia* при дыхательных движениях просто воспроизводят свои плавательные движения, но менее энергично и зафиксировавшись ногами на субстрате. Дыхательные движения у личинок подсемейства Baetinae — совершенно особый тип движений, присущий только этой группе.

При переходе личинок поденок разных систематических групп к донной жизни (к ползанию по илистому грунту, обитанию на камнях в быстром потоке и пр.) личинка приобретает новые адаптивные черты и утрачивает исходную специализацию к активному плаванию. Большинство личинок, утративших плавательную специализацию, при плавании уже не может воспроизводить движения своих предков. Тем не менее, будучи вынужденными плыть, они пытаются производить движения активно плававших предков в той степени, в которой это возможно. Так независимыми путями разные поденки приходят к способу плавания I.3. Этот способ плавания, очевидно, очень невыгодный с точки зрения гидродинамики. Промежуточное положение между I.1 и I.3 занимает способ плавания *Pseudocloeon gnom*. Эта личинка имеет форму тела, типичную для малоподвижных обитателей потоков, но ее способ плавания больше, чем у других донных личинок, сходен с плаванием активно плававших предков.

Следующим этапом в эволюции плавания была выработка таких движений, которые позволяют наиболее рациональным образом использовать для плавания форму тела, приспособленную к донной жизни. Так, личинки двух близкородственных родов Heptageniidae — *Cinygmula* и *Rhithrogena* приспособились при плавании принимать ту же позу, что и при пассивном погружении — планировании; это делает их тело более обтекаемым.

Другие представители семейства Heptageniidae — *Cinygma*, *Ecdyonurus* и *Epeorus* (s. l.) независимыми путями перешли от покачивания свисающих ног в такт движениям брюшка при плавании к плаванию за счет движений ног. Расширенные бедра личинок Heptageniidae, приспособленные к удержанию на камне в потоке, делают такой способ плавания вполне выгодным. Следует отметить, что форма тела и ног у всех групп Heptageniidae примерно одинаковая, но способы плавания резко различаются; представители наиболее примитивного рода *Heptagenia* используют свою форму тела наименее выгодным образом.

Специализированные роющие личинки используют особенности своих копательных ног для компактного складывания их при плавании (способ плавания I.5).

ЛИТЕРАТУРА

- Чернова О. А., 1952. Поденки (Ephemeroptera) бассейна р. Амур и прилежащих вод и их роль в питании амурских рыб.— Тр. Амурск. ихтиол. экспед. 1945—1949 гг., 3. М., 1—229.
- Eastham L. E. S., 1937. The gill movements of nymphal *Ecdyonurus venosus* (Ephemeroptera) and the currents produced by them in water.— J. Exptl. Biol., 14, 219.— 1939. Gill movements of nymphal *Ephemera danica* (Ephemeroptera) and the currents caused by them.— Ibidem, 16, 18—33.— 1958. The abdominal musculatur of nymphal *Cloeon dipterum* L. (Insecta: Ephemeroptera) in relation to gill movement and swimming.— Proc. Zool. Soc. London, 131, 279.
- Edmunds G. F., Jensen S. L., Berner L., 1976. The mayflies of North and Central America.— Minneapolis: Univ. of Minnesota Press, 1—330.
- Imanishi K., 1938. Mayflies of Japanese torrents. IX. Life forms and life zones of Mayflies Nymphs. I. Introduction.— Annot. Zool. Japan., 17, 1, 23—36.
- Riek E. F., 1976. The classification of the Ephemeroptera.— Proc. 1st Int. Conf. on Ephemeroptera, 1970, Leiden. Brill, 160—178.
- Saita A., 1979. Analysis of abdominal movements in nymphal Ephemeroptera by means of high-spread cinematography.— Proc. 2nd Int. Conf. on Ephemeroptera, 1975, Warszawa — Krakow, 281—294.
- Ulmer G., 1939. Eintagsfliegen (Ephemeropteren) von den Sunda-Inseln.— Arch. Hydrobiol., Suppl. 16, 443—692.

Биолого-почвенный факультет
ЛГУ

Поступила в редакцию
22 марта 1982 г.

MOVEMENTS OF LARVAE OF THE EPHEMEROPTERA DURING SWIMMING, RESPIRATION AND CLEANING

N. Yu. KLYUGE, E. A. NOVIKOVA, A. K. BRODSKY

Faculty of Biology and Pedology, State University of Leningrad

Summary

Characteristic movements and postures of the larvae during active swimming and passive submerging, respiratory movements, and some movements of cleaning are described. Seven types of swimming which differ by the position of legs and three types of passive submerging are distinguished. The larvae are characterized to the greatest extent by the dorso-ventral abdomen movements which provide for the swimming in the most primitive species and the respiration in some species which lost the mobility of gills. The transition to the benthic way of life is accompanied by the loss of initial specialization to the active swimming.