

ЖИЗНЕННЫЙ ЦИКЛ РУЧЕЙНИКА
NEOPHYLAX USSURIENSIS (MART.)
(TRICHOPTERA, LIMNephILIDAE)

Т. С. Вшивкова

Биолого-почвенный институт ДВНЦ АН СССР, Владивосток

Для выяснения закономерностей динамики вещества и энергии в естественных пресноводных экосистемах важно изучение продуктивности отдельных массовых видов беспозвоночных и отдельных биоценозов в целом.

Одним из массовых, широко распространенных в южной половине Восточной Палеарктики видов сем. Limnephilidae является крупный ручейник *Neophylax ussuriensis* (Mart.). Биология его почти не изучена; известно лишь, что он фитофаг, типичный обитатель быстротекущих ручьев и речек (Лепнева, 1966). В некоторых водоемах личинки *N. ussuriensis* по численности и биомассе занимают одно из первых мест среди других представителей отряда (Леванидов, наст. сб.). Для определения продуктивности этого вида и ее удельного веса в общей продуктивности донных экосистем необходимо выяснение жизненного цикла *N. ussuriensis*.

Материал и методика

Сбор материала проводился в заповедниках Приморского края «Кедровая падь» и Уссурийском имени В. Л. Комарова, из рек Кедровой и Каменка в течение 1972—1976 гг.: с 1972 по 1973 г. ежемесячно, в последующие годы реже. Основные сборы сделаны в заповеднике «Кедровая падь» (202 пробы из 220). Всего промерено и взвешено около 1300 экз., в том числе 1060 из заповедника «Кедровая падь». Водные фазы собирали по стандартным гидробиологическим методикам (Леванидов, 1976). Имаго собраны сачком с прибрежной растительности, в воздухе и на свет лампы. Материал фиксировался 4%-ным формалином (количественные сборы) и 75-градусным этанолом (качественные сборы и имаго). Взвешивались в основном личинки из количественных проб, но в некоторых случаях привлекался материал из качественных сборов.

Разграничение личинок по стадиям проводили по методу

Мончадского и Кагановой (Каганова, Мончадский, 1930) по ширине головной капсулы, которая измерялась в самом широком месте (почти на уровне глаз) под микроскопом МБС-1 с помощью окуляр-микрометра, при увеличении $\times 8$ и $\times 32$. Длина тела измерялась от переднего края наличниково-лобного склерита до конца IX сегмента.

Жизненный цикл

В результате промеров головных капсул личинок были выделены четыре личиночные стадии (табл. 1). По литературным данным, личиночных стадий у ручейников обычно пять, иногда больше. По-видимому, в нашем материале не доставало первой стадии. Но в 1975—1976 гг. при дополнительных, более тщательных сборах, проведенных осенью и зимой, были обнаружены очень мелкие личинки (длина тела 1357—1500 мк, ширина головной капсулы 171—186 мк), которых с известной долей сомнения мы относим к I стадии *N. ussuriensis*. В дальнейшем это сомнение предполагается устранить путем выведения личинок из кладки.

Таблица 1

Математические характеристики ширины головной капсулы личинок							
Личиночные стадии	Пределы колебаний, мк	M	m	σ	CV, %	K	n
II	250—380	299,4	2,8	19	6,5	1,66	55
III	450—550	500,5	0,8	12,5	2,2	1,64	307
IV	700—980	826,2	3,26	55,06	6,9	1,4	376
V	1000—1460	1192	2,8	75,75	6,4	—	458

Примечание. M — средняя арифметическая; m — ошибка; σ — среднее квадратическое отклонение; CV — коэффициент вариации; K — знаменатель геометрической прогрессии; n — число объектов.

Данные по возрастным изменениям ширины головной капсулы *N. ussuriensis* укладываются в закономерности, полученные для других видов ручейников, заключающиеся в том, что увеличение головной капсулы от стадии к стадии происходит по закону геометрической прогрессии и знаменатель прогрессии несколько уменьшается с ростом личинок (Леванидова, Рубаненкова, 1965). Для *N. ussuriensis* знаменатель прогрессии лежит в пределах 1,4—1,66. Учитывая это, ширину головной капсулы личинки I стадии можно установить путем расчета:

$$M_1 = \frac{M_2}{K} = \frac{299,4}{1,66} = 180,36 \text{ (мк).}$$

где M_1 — средняя ширина головной капсулы личинок I стадии; M_2 — средняя ширина головной капсулы личинок II стадии; K — коэффициент геометрической прогрессии.

Численность личинок *N. ussuriensis* в бентосе высока в течение всего года, кроме сентября и октября, когда они редки. Развитие личиночной популяции с осени до весны происходит таким образом, что в этот период имеются личинки II, III, IV и V стадий и соотношение количества личинок различных стадий в течение этого времени почти не меняется, исключение составляют III и IV стадии в период с января по март. Хотя относительное количество личинок почти постоянно, в популяции происходят глубокие качественные изменения, сводящиеся к росту и развитию личинок. Доказательством этого служит анализ изменения соотношений средних весов личинок смежных стадий (рис. 1). Пики кривой графика означают периоды массовых личиночных линек, а нижние ее значения соответствуют времени после линек. Действительно, личинка перед линькой на следующую стадию имеет максимальную массу, а в начале стадии — минимальную, следовательно, отношение средних масс личинок последующей стадии к предыдущей в этом случае будет наибольшим. Колебания соотношений средних масс личинок смежных стадий позволили нам предположить следующую вероятную картину развития личиночной популяции.

Вылупление личинок из яиц происходит порционно, каждая группа личинок растет более или менее равномерно и линяет почти в одно и то же время. Смежные стадии, подрастая, постепенно сменяют друг друга, поэтому явного роста популяции зимой не наблюдается (рис. 2, 3). Косвенные данные о характере относительного роста популяции и периодов личиночных линек можно получить при анализе рис. 2. Кривые III:II и V:IV по пикам и спадам соответствуют друг другу и противоположны кривой IV:III. Это естественно, так как переход личинок стадии III в стадию IV отражают пики кривой III:II и соответственно спады кривой IV:III, и т. д. Отсюда следует предположение, что при наличии материала по I стадии вероятная кривая II:I приняла бы вид, противоположный кривой III:II и аналогичный кривой IV:III. Если это так, то в январе личинки I стадии находятся в конце развития, а личинки II — в начале. Следовательно, вылупление из яиц последней порции возможно в ноябре — декабре.

Наиболее многочисленны в течение рассматриваемого периода личинки III и IV стадий. С января по март относительное количество личинок III стадии резко возрастает; количество личинок IV стадии увеличивается в феврале. Это можно объяснить тем, что с ноября по март в популяции происходит как бы накопление личинок III и IV стадий, а линьки на V стадию хотя и происходят, но не столь интенсивно. В марте линяют последние личинки II стадии, так как в последующее время они более не встречаются в бентосе. В апреле в популяции происходят изменения, указывающие на увеличение интенсивности питания и

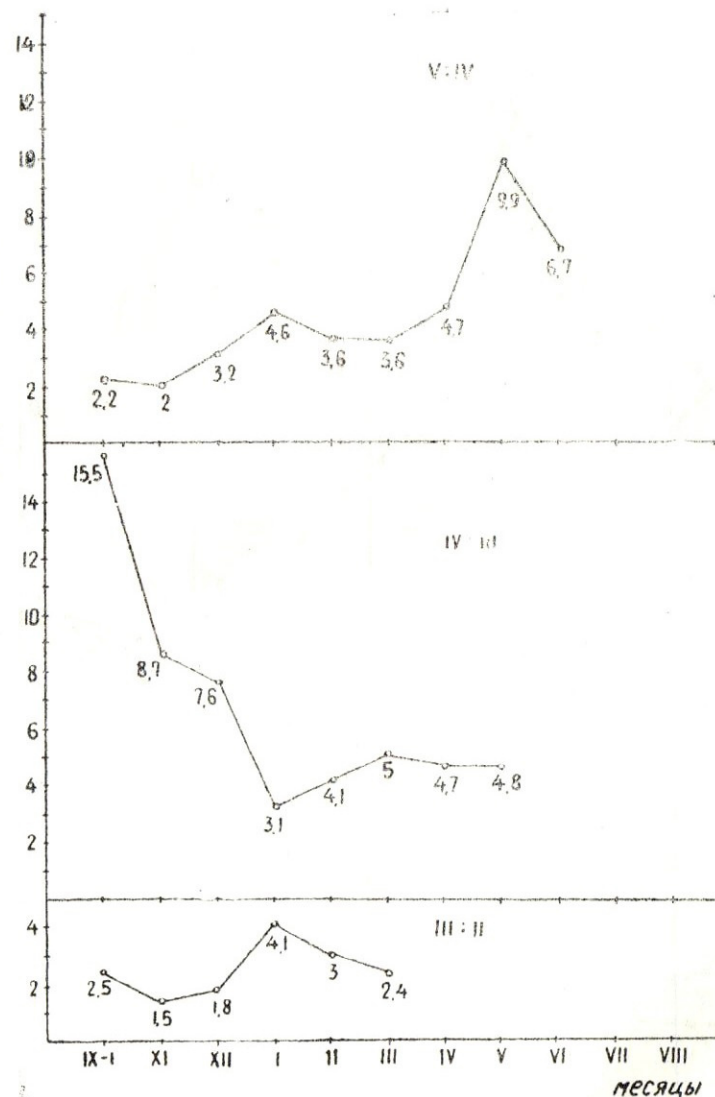
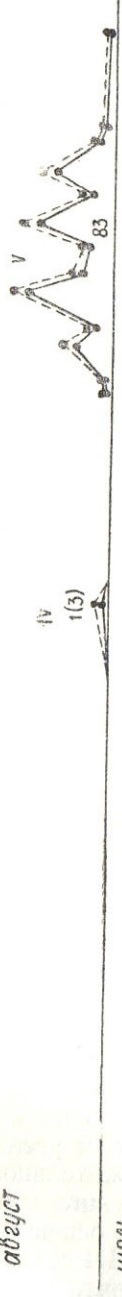


Рис. 1. Отношения средних масс личинок смежных стадий

развития личинок. Такие изменения вызваны, вероятно, увеличением интенсивности солнечной радиации и продолжительности светового дня, повышением температуры воды и интенсивным развитием диатомовых водорослей, служащих основным кормом личинок. Если в марте преобладают личинки III стадии, то в апреле наиболее многочисленна IV стадия. Почти в два раза увеличивается относительное количество личинок V ста-

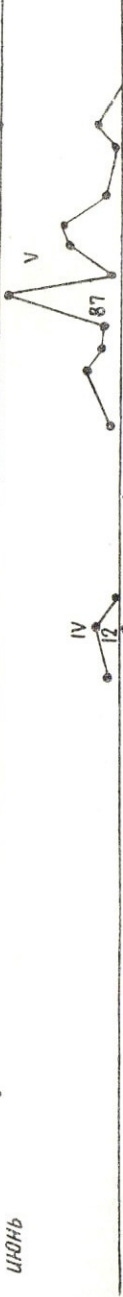
август



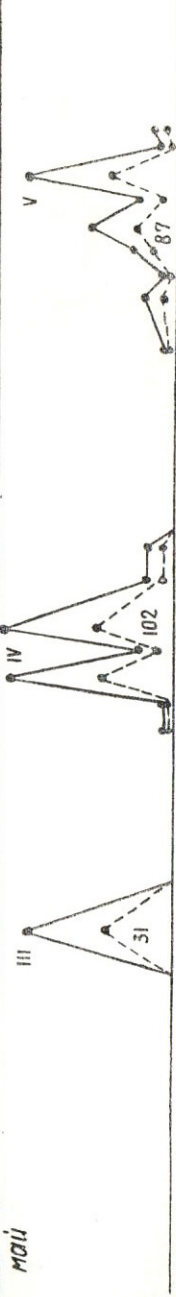
июль



июнь



май



апрель

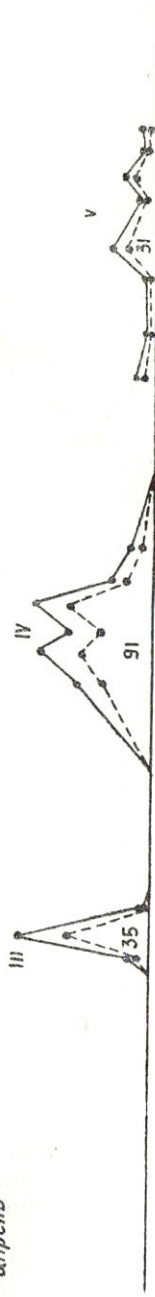
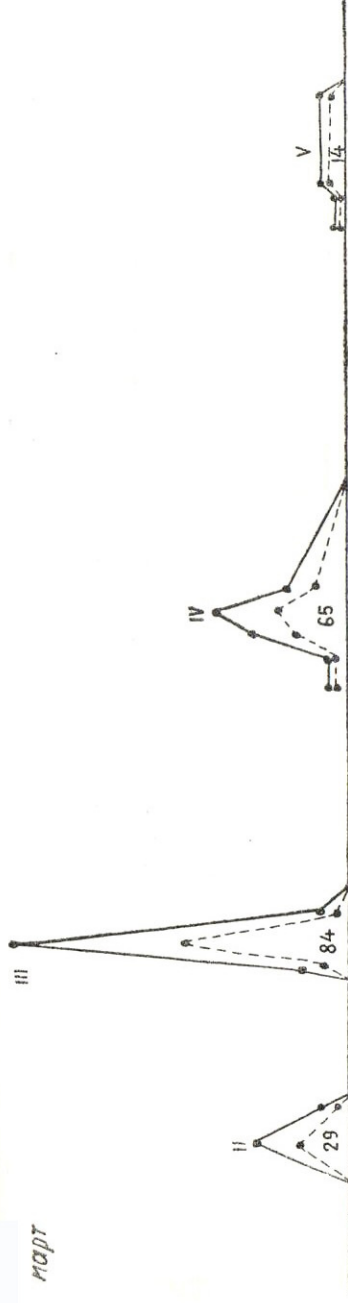
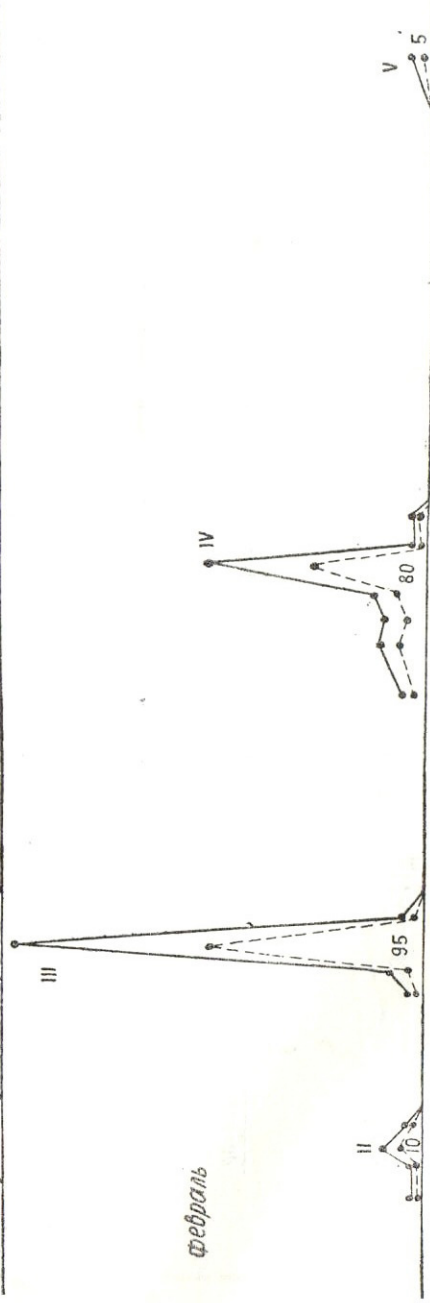


Рис. 2. (с. 76, 77, 78). Кривые промеров ширины головной капсулы личинок *N. ussuriensis*, *a* — в процентах, *b* — в экземплярах; римскими цифрами обозначены возрастные стадии личинок, арабскими — количество промеренных экземпляров; цифры в скобках — масса (мг) отдельных личинок

март



февраль



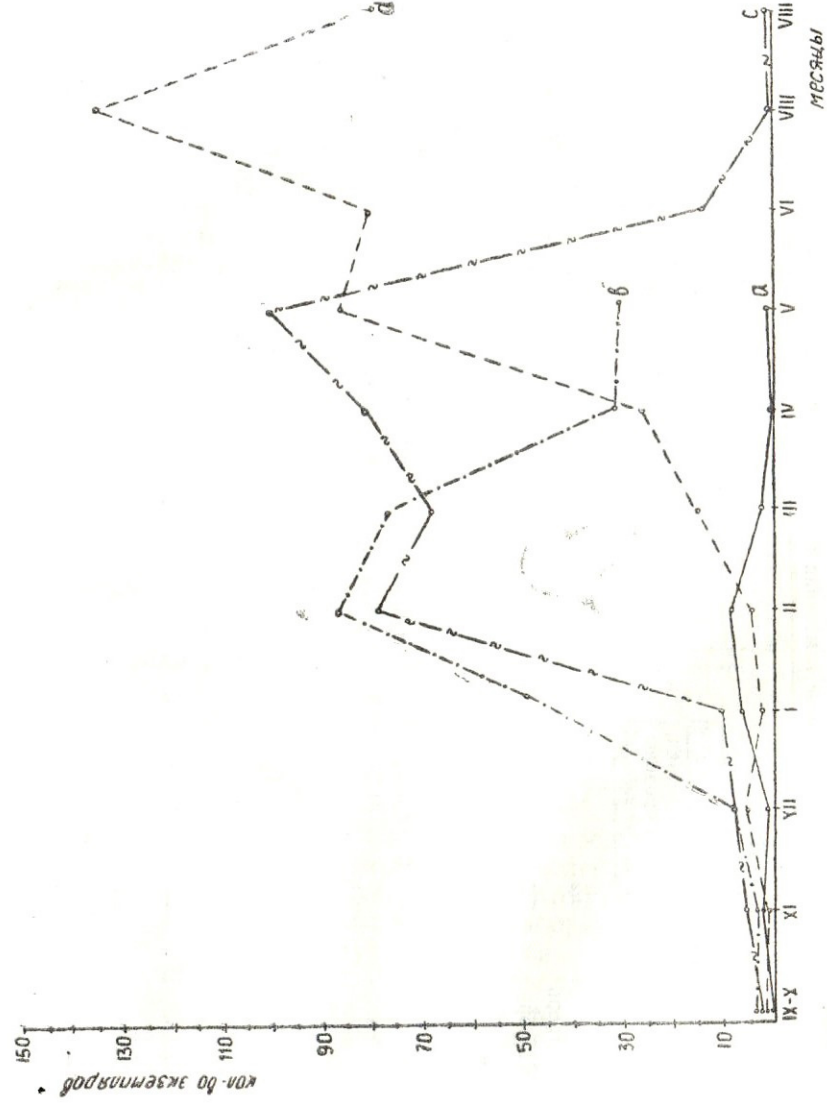
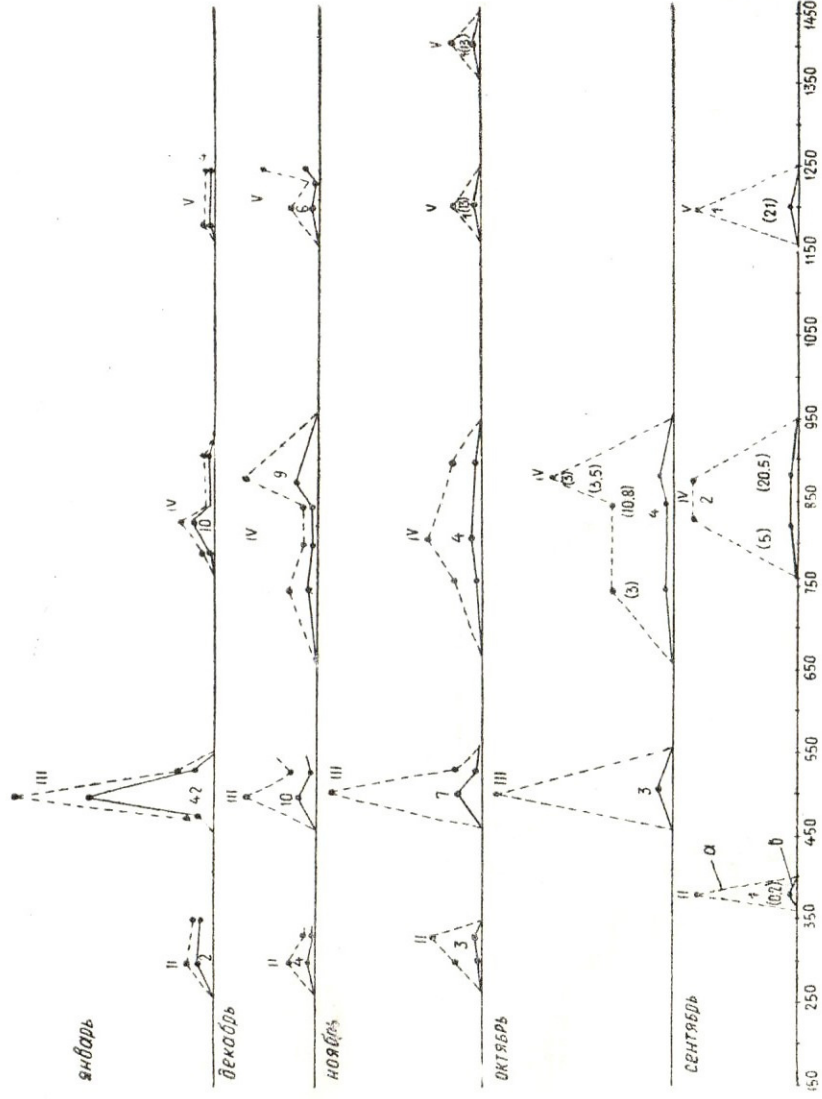


Рис. 3. Рост личинок *N. issurgiensis* в течение года: а — личинки II стадии; б — личинки III стадии; с — личинки IV стадии; д — личинки V стадии.

Сезонные изменения массы и длины личинок *Neophylax ussuriensis* (Mart.)

Месяц	II стадия		III стадия		IV стадия		V стадия (личинки и предкуколки)	
	Масса, мг средняя, пределы колебаний	Длина, мм средняя, пределы колебаний	Масса, мг средняя, пределы колебаний	Длина, мм средняя, пределы колебаний	Масса, мг средняя, пределы колебаний	Длина, мм средняя, пределы колебаний	Масса, мг средняя, пределы колебаний	Длина, мм средняя, пределы колебаний
Сентябрь-октябрь	0,2	2	0,5	2,8 2,5—3	7,8	5,1 4—6	17	2
Ноябрь	0,5	1,87 1,6—2,2	0,75 0,5—2	4,47 2,5—9	3—20,5	5,58 4,5—6,8	13—21	5
Декабрь	0,35 0,2—0,5	1,7 1,4—2	0,63 0,5—1,1	2,98 2,1—3,8	2,5—10	5,35 4,5—6,3	13	2
Январь	0,39 0,2—0,6	1,47 1,3—2	1,59 0,6—4,1	3,7 2,1—5	4,77	5,45	15,3 8—22	6
Февраль	0,5	1,71 1,5—2,2	1,52 0,5—3	3,5 2,2—4,5	4,96	5,45	23	3
Март	0,5	1,5 1—2,3	1,21 0,5—3	2,78 1,3—3,9	6,3	3,3—7,7	22,9 19—26,5	5
Апрель	—	—	1,09 0,5—2,4	2,94 1,7—4,8	6	4,46	21,81 11,5—69,5	16
Май	—	—	1,09 0,5—2,5	3,1 2—4,2	5,2	4,61	24,25 3,5—72	26
Июнь	—	—	—	—	1,7—16	2,5—7,5	49,28 6,5—131,5	87
Июль	—	—	—	—	4,98	4,83	45,41 6,5—139,5	81
Август	—	—	—	—	6,75	5,53	57,73 11—142,5	135
	—	—	—	—	3	5,7	62,1 25—119,5	80

80

лии. Кроме этого, хотя средняя масса личинок V стадии почти не изменяется, максимальная масса увеличивается от 26,5 мг (в феврале) до 69,5—72 мг (в марте и апреле) (табл. 2). Увеличения средней массы не наблюдается, видимо, потому, что в это время происходит переход части личинок IV стадии в V. В течение мая значительно увеличивается количество личинок V стадии, IV стадия еще многочисленна, III стадия полностью переходит в IV. В это время в сборах начинают попадаться предкуколки и куколки. Предкуколки впервые найдены 12 мая, куколки — 15 мая. Вероятно, переход личинок в стадию предкуколки начинается несколько раньше указанной даты, возможно в конце апреля. В мае общий процесс роста так ускорен (особенно для молодых личинок), что в июне личинки III стадии уже не встречаются, а количество личинок IV стадии сокращается. В июле популяция состоит в основном из личинок V стадии, предкуколок и куколок. Изменения относительного количества личинок V стадии, куколок и предкуколок с мая по сентябрь иллюстрируются табл. 3. Таким образом, именно в июне совершается характерный «скачок» в развитии молодых личинок. В июле начинается лёт имаго

Таблица 3

Процентное соотношение количества личинок V стадии, предкуколок и куколок в пробах с мая по сентябрь

Месяц	Личинки V стадии	Предкуколки	Куколки	п
Май	83,7	16,3	—	86
Июнь	76,1	22,7	1,2	88
Июль	42,8	42,8	14,4	145
Август	4,5	41,3	54,2	179
Сентябрь	8,3	—	91,7	12

(первые сборы 15 июля). В августе относительное количество куколок увеличивается, а личинки V стадии становятся малочисленными. Наличие в сборе 1 августа единственной личинки IV стадии с массой (3 мг), которая характеризует начало этой стадии, трудно объяснить. Это может быть или запоздавшая в развитии прошлогодняя личинка, или личинка нового поколения, успевшая к этому времени достигнуть IV стадии. После 24 августа в сборах уже не попадают предкуколки, последние куколки собраны 21 сентября. Наблюдения за лётным имаго прекратились после 26 сентября, поэтому конец лета установлен не был, однако в коллекциях Лаборатории энтомологии Биолого-почвенного института обнаружены 1♂ и 2♀, собранные в Уссурийском заповеднике 12 октября 1966 г.

Анализ материала показывает, что жизненный цикл ручейника *N. ussuriensis* одногодичный. Разновозрастность личиночной популяции на протяжении большей части года вызвана

Сравнение средних размеров ширины головной капсулы и средней массы личинок и предкуколок (V стадия)

Месяц	Средняя масса личинок V стадии, мг		Средняя масса предкуколок, мг		Средние размеры ширины головной капсулы личинок V стадии, мк		Средние размеры ширины головной капсулы предкуколок, мк	
		n		n		n		n
Май	48,24	39	88,06	14	1222	72	1264	14
Июнь	36,7	22	87,7	18	1150	67	1248,5	20
Июль	47,75	50	72,9	51	1145	62	1186	62
Август	42,83	6	65,43	56	1142,5	8	1180	74

длительностью периода вылета имаго и продолжительностью откладки яиц (около 2,5 мес.) и, как результат этого, асинхронностью развития личинок. Личинки, вылупившиеся из яиц, отложенных в начале лета, развиваются быстро и уже к сентябрю достигают последних стадий. Часть популяции, происходящая от яиц, отложенных позднее, зимует в грунте на ранних стадиях развития (в стадии яйца или личиночки). Эти отставшие в развитии личинки в течение осени и зимы постепенно, по мере роста, появляются в бентосе, чем и объясняется разновозрастность личинок в этот период. Такой тип развития встречается и у других водных насекомых, в частности у подёнки *Ephemerella triacantha* Tshern. (Леванидова, 1972) и у некоторых хирономид.

В течение большей части года значительная часть популяции состоит из личинок ранних возрастов, потребляющих относительно малое количество пищи. Интенсивное развитие этой части поколения и, следовательно, резкое увеличение потребления пищи начинаются в мае с повышением температуры воды до 10°. Одновременно с этим личинки старших возрастов, которые до этого поедали большую часть кормовых ресурсов популяции, переходят в стадию предкуколки, перестают питаться и, следовательно, исключаются из числа потребителей, в связи с чем пищевая конкуренция фитофагов ослабляется.

Неравномерность развития личиночной популяции следует рассматривать как адаптацию данного вида к условиям среды, позволяющую ему полнее использовать жизненное пространство и пищу в насыщенных биоценозах Приморья.

Размерно-массовые отличия ранне- и поздне развивающихся личинок

Установив наличие задержки развития части популяции *N. ussuriensis*, мы задались целью выяснить, влияют ли длительность развития и различия в условиях среды в разные периоды года на биологические показатели личинок одной и той же стадии. С этой целью сравнили среднемесячные показатели ширины головной капсулы и массу личинок V стадии и предкуколок с мая по август. Было установлено, что средняя ширина головной капсулы тех и других уменьшается к августу, то же самое наблюдается и для средней массы. Поскольку с мая начинается постепенная смена ранних по развитию личинок поздними, то это явление можно объяснить тем, что размеры головной капсулы и масса личинок ранних сроков развития относительно больше. Развитие ранних личинок происходит более продолжительное время в период, когда температуры воды высокие и условия оптимальные; в результате эти личинки к концу развития достигают больших размеров и массы, чем поздние (табл. 4).

С этой точки зрения можно объяснить многопиковость вариационной кривой для личинок последней стадии в мае, июне, июле и августе. Обычно у насекомых, имеющих одногодичный цикл развития и развивающихся равномерно, такая кривая имеет две вершины, которые отражают разницу в средней ширине головной капсулы самцов и самок (размеры головной капсулы самцов обычно несколько меньше). В нашем же примере можно выделить для каждого месяца по четыре пика, из которых первые два укладываются в пределах 1000—1150 мк, а два последующих—1150—1400 мк. Вершины пиков для всех этих месяцев в общем совпадают. Естественно предположить, что первой группе пиков соответствуют личинки поздние по развитию, а второй—ранние. В мае, когда V стадия представлена в основном личинками ранними по развитию, вариационная кривая дает два пика в пределах наибольших величин. Аналогичное явление описано для личинок хирономид *Syndiamesa pivosa*. В этом случае различия в средних показателях ширины головной капсулы имели место у личинок весенней и летней генераций. В. Я. Леванидов и И. М. Леванидова (1962) объясняют относительно большие размеры и массу личинок зимующей (весенней) генерации тем, что продолжительность их пребывания в водоеме значительно больше, чем летней, и, кроме того, личинки весенней генерации развиваются при более низких температурах воды.

Некоторые морфологические отличия личинок различных возрастных стадий

С. Г. Лепневой было дано описание только личинки V стадии. Исследуя морфологию личинок II, III, IV и V стадий, нам удалось установить, что, кроме различных размеров ширины

головной капсулы, они обладают еще рядом отличительных признаков. Так, происходит увеличение числа жаберных нитей от стадии к стадии (табл. 5). Кроме того, наличие на первом абдоминальном сегменте колбасовидных выростов характерно лишь для личинок IV и V стадий (рис. 4); у личинок II и III стадий подобные выросты не обнаружены.

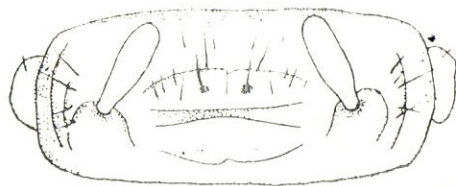


Рис. 4. Первый абдоминальный сегмент с колбасовидными выростами на вентральной стороне

Найденных нами личинок I стадии мы относим к *N. ussuriensis* на основании следующих признаков:

а) ширина головной капсулы соответствует рассчитанной теоретически;

Таблица 5

Количество и расположение абдоминальных жабр у личинок *Neophylax ussuriensis* (Mart.)

Сегмент	III стадия			IV стадия			V стадия		
	Дор-заль-ные	Плей-раль-ные	Вент-раль-ные	Дор-заль-ные	Плей-раль-ные	Вент-раль-ные	Дор-заль-ные	Плей-раль-ные	Вент-раль-ные
II	—	—	—	1	—	1	1	1	1
III	1	—	—	1	—	1	1	1	1
IV	1	—	—	1	—	1	1	1	1
V	1	—	—	1	—	1	1	—	1
VI	1	—	—	1	—	—	1	—	1
VII	1	—	—	1	—	—	1	—	1

б) домики найденных личинок и личинок II стадии *N. ussuriensis* не отличимы морфологически;

в) время нахождения их в бентосе соответствует тому, когда они должны быть многочисленны (10—11 ноября 1975 г., 11 января 1976 г.).

Среднеспинка состоит из трех частей: центрального склерита и двух боковых склеритов треугольной формы. В процессе онтогенеза, очевидно, происходит слияние боковых и расщепление центрального склеритов (рис. 5).



Выводы

Жизненный цикл *N. ussuriensis* одногодичный. Вылет имаго длится около 2,5 месяца. Вследствие растянутости вылета родителей развитие личинок происходит разновременно. Личинки, вылупившиеся из яиц, отложенных в начале лета, развиваются быстро и к зиме достигают последних стадий; часть популяции, происходящая от яиц, отложенных позднее, зимует в стадии яйца или личинки. В мае происходит ускоренное развитие этой части личинок. К июлю уже вся личиночная популяция состоит исключительно из личинок V стадии и предкулоков.

Личинки II, III, IV и V стадий различаются не только по величине головной капсулы, но имеют и другие морфологические отличия, в частности число абдоминальных жабр увеличивается от стадии к стадии.

Личинки, которые мы относим к I стадии *N. ussuriensis*, найдены в бентосе в ноябре и январе.



Рис. 5. Среднеспинки личинок *N. ussuriensis*: а — I стадия; б — II стадия; в — III стадия; г — V стадия

ЛИТЕРАТУРА

Каганова Б., Мончадский А. С. К вопросу об определении стадии и возраста у личинок *Culicidae*. — «Паразитологический сборник Зоологического музея Академии наук СССР», 1930, вып. 1, с. 61—72.

Леванидов В. Я. Биомасса и структура донных биоценозов малых водо-

токов Чукотского полуострова. — В кн.: Пресноводная фауна Чукотского полуострова. Владивосток, 1976.

Леванидов В. Я. Биомасса и структура донных биоценозов реки Кедровой. — Наст. сб.

Леванидов В. Я., Леванидова И. М. Нерестово-выростные водоемы Тепловского рыболовного завода и их биологическая продуктивность. — «Изв. ТИНРО», 1962, т. 48, с. 3—66.

Леванидова И. М., Рубаненкова Л. С. О методике изучения жизненных циклов амфибиотических насекомых. — «Зоол. журнал», 1965, т. 44, вып. 1, с. 34—45.

Леванидова И. М. Подёнки Камчатского полуострова (эколого-фаунистический обзор). — «Изв. ТИНРО», 1972, т. 82, с. 93—115.

Лепнёва С. Г. Фауна СССР. Ручейники. Т. 2, вып. 2. М. — Л., «Наука», 1966, 560с.