

Новые данные по таксономии, распространению и биологии
архаичных двукрылых *Nymphomyia rohdendorfi*
Makarchenko, 1979 (Diptera, Nymphomyiidae)

New data on taxonomy, distribution and biology of archaic
Diptera *Nymphomyia rohdendorfi*
Makarchenko, 1979 (Diptera, Nymphomyiidae)

Н.М. Яворская*, Е.А. Макаренко**
N.M. Yavorskaya*, E.A. Makarchenko**

* Институт водных и экологических проблем ДВО РАН, ул. Дикопольцева 56, Хабаровск 680000 Россия. E-mail: yavorskaya@iver.as.khb.ru.

* Institute for Water and Ecological Problems, Far East Branch of Russian Academy of Sciences, Dikopoltseva Str. 56, Khabarovsk 680000 Russia.

** Биолого-почвенный институт ДВО РАН, пр. 100-летия Владивостока 159, Владивосток 690022 Россия. E-mail: makarchenko@biosoil.ru.

** Institute of Biology and Soil Science, Far Eastern Branch of Russian Academy of Sciences, Prosp. 100-letiya Vladivostoka 159, Vladivostok 690022 Russia.

Ключевые слова: Diptera, Nymphomyiidae, *Nymphomyia rohdendorfi*, таксономия, распространение, биология, российский Дальний Восток.

Key words: Diptera, Nymphomyiidae, *Nymphomyia rohdendorfi*, taxonomy, distribution, biology, Russian Far East.

Резюме. Приведены новые данные по таксономии, распространению и биологии наиболее массового на российском Дальнем Востоке вида нимфомийид *Nymphomyia rohdendorfi* Makar. Показана изменчивость в строении гениталий самок из типового местообитания (басс. Верхней Колымы) и водотоков басс. р. Амур, которая выражается в разной длине церок и форме внутренней лопасти гонококсита. Дана характеристика кладки яиц. Уточнена западная граница распространения вида, которая находится в басс. р. Зея, а не в басс. р. Бурея, как считалось ранее. Отмечено, что личинки и куколки населяют каменистые и гравийно-галечниковые грунты холодных предгорных и горных рек с быстрым течением, высоким содержанием кислорода в воде, гидрокарбонатной, маломинерализованной, ультрапресной водой и величиной pH от слабощелочной до слабощелочной. Максимальные значения численности личинок нимфомийид (912 экз./м²) зарегистрированы в р. Левая, а куколок (2224 экз./м²) — в р. Половинка Хабаровского района. Вылет имаго в бассейне р. Амур в разных районах происходит с конца мая до середины июля, в бассейне р. Верхняя Колыма — с третьей декады июня до второй декады июля. Впервые описан процесс роения и установлено, что жизненный цикл вида унивольтинный.

Abstract. New data on the taxonomy, distribution and biology of the most widely-distributed in the Russian Far East Nymphomyiidae species, *Nymphomyia rohdendorfi* Makarchenko, are presented. Variability of specimens in the structure of female genitalia from the Upper Kolyma River basin and Amur River basin is discussed. It is expressed in

varying length and shape of cerci and shape of inner lobe of gonocoxite. The characteristic of egg is given. The western border of distribution of the species is Zeya River basin, but not Bureya River basin, as previously thought. It is noted that the larvae and pupae inhabit rocky and gravel-pebble soils of cold submountain and mountain rivers with fast current, high oxygen content in the water, hydrocarbonate, low-mineralized, the ultrafresh water and with pH slightly acidic to slightly alkaline. The maximum value of the larval density (912 ind./m²) is registered in the Levaya River and the same of pupae (2224 ind./m²) in the Polovinka River of Khabarovsk region. Flight of adults in different parts of the Amur River basin occurs from late May to mid-July, and in the Upper Kolyma River Basin it is from the third decade of June until the second decade of July. The life cycle of this species univoltine. The process of adult swarming of *N. rohdendorfi* is described for the first time.

Введение

Настоящая работа продолжает серию статей по уникальным архаичным двукрылым насекомым семейства Nymphomyiidae российского Дальнего Востока и сопредельной территории [Макаренко, 1979, 2006, 2013, 2014 (Makarchenko, 1979, 2006, 2013, 2014); Макаренко, Макаренко, 1983 (Makarchenko, Makarchenko, 1983); Макаренко, Гундерина, 2012 (Makarchenko, Gunderina, 2012); Макаренко и др., 1989, 2014 (Makarchenko et al., 1989, 2014)].

Семейство установлено в 1932 г. японским диптерологом М. Токунагой [Tokunaga, 1932] на основе монотипического рода *Nymphomyia* Tokunaga с типовым видом *N. alba* Tokunaga, описанным из Ботанического сада Киотского университета (о-в Хонсю, Япония).

В настоящее время для мировой фауны нимфомийид известен один род *Nymphomyia*, включающий 9 видов, из которых 5 обитает в предгорных и горных водотоках российского Дальнего Востока — *Nymphomyia alba* Tokunaga, 1932, *N. kaluginae* Makarchenko, 2013, *N. kannasatoi* Makarchenko et Gunderina, 2014, *N. levanidovae* Rohdendorf et Kalugina, 1974, *N. rohdendorfi* Makarchenko, 1979 [Рохдендорф, Калугина, 1974 (Rohdendorf, Kalugina, 1974); Макаренко, 2013 (Makarchenko, 2013); Макаренко и др., 2014 (Makarchenko et al., 2014)]. Два из них, *N. alba* и *N. kannasatoi*, также населяют водотоки Японии [Makarchenko, 1996; Макаренко и др., 2014; Saigusa, 2014]. В Северной Америке обитают *N. walkeri* (Ide, 1965) (Канада, США) и *N. dolichozepea* Courtney, 1994 (США), в Индии (Западная Бенгалия) — *N. brundini* (Kevan, 1970), Гонконге и, возможно, в Японии — *N. holoptica* Courtney, 1994 [Courtney, 1994; Saigusa, 2014]. Кроме этого, неидентифицированные куколки *Nymphomyia* sp. обнару-

жены на Северном Алтае в Монголии [Hayford, Bouchard, 2012]. Один вид ископаемых нимфомийид, *Nymphomyia succina* Wagner, Hoffeins et Hoffeins, 2000, описан из балтийского и биттерфельдского янтаря [Wagner et al., 2000].

Наиболее широко распространён на Дальнем Востоке вид *N. rohdendorfi*, который первоначально был описан из бассейна Верхней Колымы [Макаренко, 1979 (Makarchenko, 1979)], а позднее обнаружен во многих районах бассейна Амура, Приморском крае, а по личинкам — и на других сопредельных территориях, в том числе на Хоккайдо [Makarchenko, 1996; Saigusa, 2014]. Однако получение дополнительного материала по выведению имаго из личинок и куколок, данных молекулярно-генетического анализа, а также результатов обработки бентосных проб изменило наше представление о распространении *N. rohdendorfi*, а также позволило уточнить диагноз вида и получить первые данные по его биологии, которые мы приводим ниже.

Материал и методы

Материалом для настоящей работы послужили энтомологические сборы и гидробиологические пробы бентоса, отобранные в 2010–2012 гг. и 2014–2015 гг. в 16 водотоках бассейнов рек Колыма и Амур — в Тенькинском районе Магаданской области, Хабаровском и Комсомольском районах Хабаровского края, Бурейском и Зейском районах Амурской области (рис. 1–2). Более подробно информация по местам сбора материала приведена ниже в таксономической части.

Имаго *N. rohdendorfi* ловили энтомологическим сачком. Количественные сборы нимфомийид в водотоках проводили с помощью бентометра В.Я. Леванидова [1976 (Levanidov, 1976)], с площадью захвата $0,16 \text{ м}^2$, складным бентометром в модификации Т.М. Тиуновой [2003 (Tiunova, 2003)] и скребком С.Е. Сиротского (площади захвата по $0,063 \text{ м}^2$), круглым бентометром с площадью налегания на грунт $0,087 \text{ м}^2$. Всего отобрано 37 проб зообентоса. Взрослых насекомых фиксировали в 70 %-м этаноле или жидкости Удеманса, пробы зообентоса — 4 %-м раствором формалина. В местах сбора материала проводились замеры основных гидрологических и гидрохимических параметров, характеризующих места обитания нимфомийид в водотоках. Эти данные представлены в табл. 1. Карта-схема выполнена в программе ArcGIS 10.1.

Таксономия

Nymphomyia rohdendorfi Makarchenko, 1979

Рис. 3–7.

Nymphomyia rohdendorfi Makarchenko, 1979: 1070; Макаренко, Макаренко, 1983: 92 (Makarchenko, Makarchenko, 1983:92); Courtney, 1994: 16; Makarchenko, 1996: 23; Макаренко, 1999: 82 (Makarchenko, 1999: 82); Макаренко,

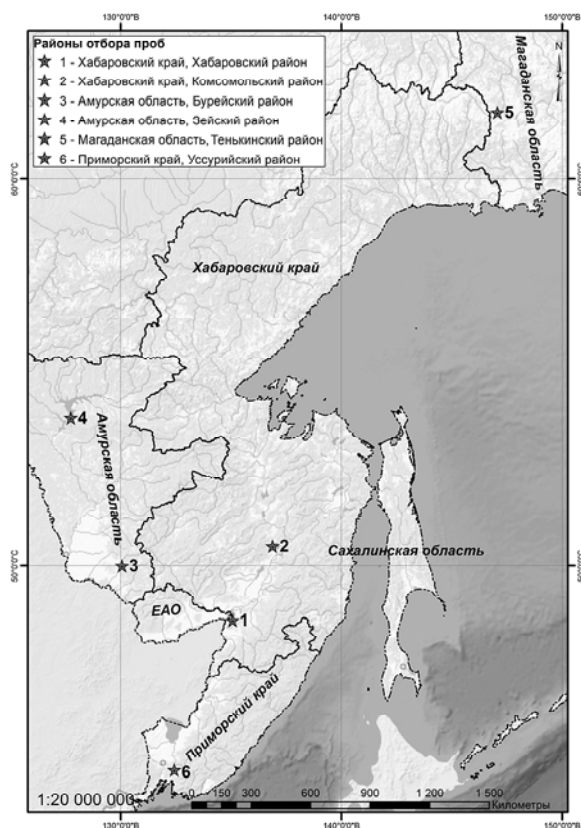


Рис. 1. Места сбора материала и обитания *Nymphomyia rohdendorfi* Makar. на российском Дальнем Востоке.

Fig. 1. Collection sites of material and habitats of *Nymphomyia rohdendorfi* Makar. in the Russian Far East.

Таблица 1. Гидрологическая и гидрохимическая характеристики обследованных водотоков — мест обитания *Nymphomyia rohdendorfi* Makar. (2010, 2012, 2014–2015 гг.)
 Table 1. Hydrological and hydrochemical characteristics of investigated watercourses as habitats of *Nymphomyia rohdendorfi* Makar. (2010, 2012, 2014–2015 years)

Название водотока. Дата	Место отбора; глубина, м	Температура воды, °С	рН	Грунт дна. Цвет воды
Бурейский район Амурской области Гидрокарбонатный класс, группа кальция, первый тип. УЭП — 41,2 μ S.				
Р. Пайканчик. 15.V.2014	Пережат; 0,30–0,35	7,6	6,9	Крупный и мелкий щебень с примесью средней и мелкой гальки. Светло-жёлтая.
Зейский район Амурской области Гидрокарбонатный или сульфатный класс, группа кальция, кальция–натрия, магния или натрия, а также смешанного типа, первый и второй типы воды.				
Р. Алленга. 30.VI.2015	Пережат; 0,20	8,5	–	Разноразмерная галька, песок. Прозрачная.
Р. Макча. 1.VII.2015	Пережат; 0,10	12,9	7,5	Средние камни. Светло-жёлтая.
Комсомольский район Хабаровского края Гидрокарбонатный класс, группа кальция, первый тип, переходящий во второй. Минерализация не более 170 мг/л, рН — 6,0–7,8.				
Р. Цуркуль. 7.VII.2010	Пережат; 0,40	9	–	Разноразмерная галька, песок. Прозрачная.
Р. Поха. 11.VII.2010	Пережат; 0,30	10	–	Разноразмерная галька, камни. Светло-жёлтая.
Ключ Налёдный. 7.VII.2010	Пережат; 0,10	9	–	Разноразмерная галька, песок. Светло-жёлтая.
Р. Большая Хурба. 7.VII.2010	Пережат; 0,50	8,5	–	Разноразмерная галька, песок. Прозрачная.
Р. Малая Хурба. 9.VII.2010	Пережат; 0,25	11	–	То же
Хабаровский район Хабаровского края Гидрокарбонатно-кальциевые ультрапресные воды. Минерализация от 21,0 до 70,4 мг/дм.				
Р. Половинка. 21.V.2014	Пережат; 0,10–0,20 Плёс; 0,10–0,25	12	6,0–7,0	Разноразмерная галька, песок. Светло-жёлтая.
Р. Половинка. 23.V.2015	Пережат; 0,15–0,35 Плёс; 0,15	9		
Р. Левая 23.V.2015	Пережат; 0,10 Плёс; 0,30	8	6,5–7,1	Валуны, разноразмерная галька, песок. Прозрачная.
Р. Матрёниха. 15.VI.2012	Пережат; 0,05	19	7,1	Крупные и средние камни, щебень, средняя и мелкая галька, глина. Светло-коричневая.
Р. Правая. 23.V.2015	Пережат; 0,20	9	6,9–7,2	Разноразмерная галька, песок. Светло-жёлтая.
Р. Правая. 13.VI.2015	Пережат; 0,10–0,15	15		
Р. Одыр. 19.VI.2015	Пережат; 0,10 Плёс; 0,20	13	6,8	Разноразмерная галька, песок. Прозрачная.
Руч. Золотой. 20.VI.2015	Пережат; 0,05 Плёс; 0,10	14	6,7	Щебень разноразмерный, средняя и мелкая галька, песок. Светло-жёлтая.
Р. Малиновский ключ. 20.VI.2015	Пережат; 0,05	15	–	Крупная галька, песок, местами ил. Светло-жёлтая.
Тенькинский район Магаданской области Гидрокарбонатные, маломинерализованные, ультрапресные, сумма растворённых солей менее 0,1 г/дм ³ . УЭП — 59–80 μ S.				
Р. Интриган. 18.VI.2014	Пережат; 0,15	6	7,6	Разноразмерная галька, песок. Прозрачная, жёлтая.
Р. Интриган. 18.VII.2014	Пережат; 0,25	8,8	7,2	
Р. Интриган. 17.VII.2015	Пережат; 0,15 Плёс; 0,25	–	–	

Примечания. В таблице приведены оригинальные данные, а также по: Гидрологическая изученность [1966], Тарасов и др. [1978]; Готов, Готова [2013]; Государственный водный реестр [2015]; Шестёркин и др. [2014]; Шестёркин, Шестёркина [2015]; Шестёркина и др. [2005]. Обозначения: «—» — нет данных; УЭП — удельная электропроводность.



р. Половинка



р. Одыр

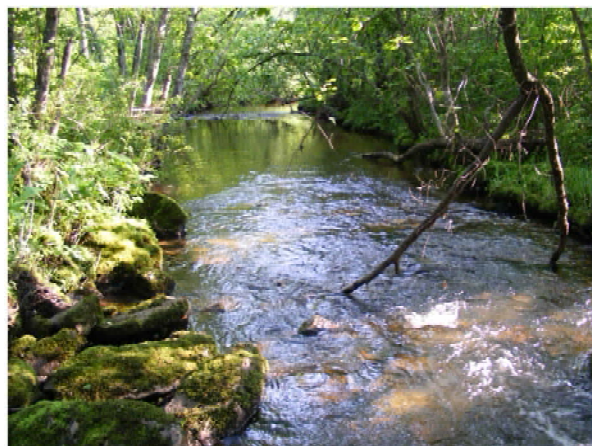


р. Левая



р. Интриган

(фото С. Давыдова)



р. Пайканчик



р. Макча

Рис. 2. Типичные места обитания *Nymphomyia rohdendorfi* в водотоках бассейнов рек Амур и Колыма.
 Fig. 2. Typical habitats of *Nymphomyia rohdendorfi* in watercourses of the Amur and Kolyma River basins.

2006: 739 (Makarchenko, 2006: 739); Макаренко, Гундерина, 2012: 20 (Makarchenko, Guderina, 2012:20).

Материал. *Типовой материал:* Магаданская область: голотип, ♂, извлечённый из экзувия зрелой куколки — Тенькинский р-н, окр. пос. Сибит-Тыэллах, руч. Анюрадат, басс. р. Колыма, верхнее течение, 3.VII.1977, Е. Макаренко и С. Кочарина; 6 зрелых куколок, 4 шкурки личинок — там же, где голотип, 3.VII.1977, Е. Макаренко и С. Кочарина. *Новый материал из типового местобитания* (весь материал собран С. Давыдовым): 1 зрелая куколка — Тенькинский р-н, окр. пос. Омчак, р. Интриган (басс. р. Верхняя Колыма), N 61°41,149', E 147°41.043', 18.VI.2014; там же: 1 зрелая куколка — N 61°39,436', E 147°43,119', 18.VII.2014; 6 куколок, 1♂, 1♀ — 17.VII.2015. *Новый материал из басс. р. Амур* (почти весь материал собран Н. Яворской, в иных случаях указан коллектор): **Хабаровский край, Хабаровский р-н:** 57 личинок, 71 куколка, 50 имаго (♂♂ и ♀♀) — р. Левая, 13.VI.2015; 39 личинок, 93 куколки — р. Правая, N 48°19,998', E 134°56.679', 23.V.2015; там же: 2 куколки, 3 экзувия куколки, 73 имаго (♂♂ и ♀♀) — 13.VI.2015; 51 личинка, 116 куколок — р. Половинка, 21.V.2014; там же: 5 имаго (♂♂ и ♀♀) — 19.VI.2014; 7 личинок, 139 куколок — 23.V.2015, 21 имаго (♂♂ и ♀♀) — 13.VI.2015; 16 имаго (♂♂ и ♀♀) — руч. Золотой, Большехехцирский заповедник, N 48°08,585', E 134°44,814', 20.VI.2015; там же: 1♂ — р. Малиновский Ключ, N 48°07,850', E 134°47,601', 20.VI.2015, 1 экзувий куколки, 31 имаго (♂♂ и ♀♀) — р. Одыр, N 48°06,608', E 134°52,386', 19.VI.2015; **Комсомольский р-н:** 1♂, 1♀ — ручей Наледный, 7.VII.2010; 1♂ — р. Малая Хурба, 9.VII.2010. **Амурская область, Бурейский р-н:** 14 личинок, 1♂ — р. Пайканчик, 15.V.2014, С. Сиротский; **Зейский р-н:** 2 экзувия куколки — р. Аллента, N 53°45,261', E 127°50,080', 6.VII.2014, С. Сиротский; там же: 1 личинка — 30.VI.2015, Е. Макаренко; 3 куколки, 9 имаго (♂♂ и ♀♀) — р. Макча, 1.VII.2015. *Другой использованный материал.* **Хабаровский край, Хабаровский р-н:** 2 зрелых куколки, 1 экзувий куколки, 1 личинка — ключ Фартовый, приток р. Кия (басс. р. Уссури), р-н имени Лазо, окр. пос. Переясловка, 10.VI.1982, Е. Макаренко и М. Макаренко; имаго в массе (♂♂ и ♀♀) — р. Половинка, окр. с. Новотроицкое, N 48°30,732', E 134°83,607', 6.VI.2010, 3.VI.2011, 3.VI.2012, Н. Яворская; там же: 10♂♂, 12♀♀ — р. Левая, окр. пос. Корсаково-2, N 48°20,095', E 134°57,010', 15.VI.2012, Н. Яворская, 1♂ — р. Матрёниха, N 48°20,386', E 135°00,048', 15.VI.2012, Н. Яворская; **Комсомольский р-н:** 1♂, 1♀ — р. Цуркуль, приток р. Силинка, 7.VII.2010, Н. Яворская, там же: 1♂ — р. Большая Хурба, 9.VII.2010, Н. Яворская, 1♂ — р. Поха, 12.VII.2010, Н. Яворская; **Вяземский р-н:** 1♂, 1♂ (in sorula), 3 личинки — р. Аван, 26.V.2011, С. Сиротский, там же: 4 личинки, 1 куколка — р. Вторая Седьмая, 26.V.2011, С. Сиротский; **Верхнебурейский р-н:** 2 зрелых куколки — руч. Сатанский (басс. р. Бурей), окр. пос. Чегдомын, 8.VII.1994, Е. Макаренко. **Приморский край:** 2 личинки — басс. р. Раздольная, р. Малая Каменка, 2.V.1982, Т. Вшивкова; 3 зрелых куколки, 24 личинки — р. Правая Комаровка, Уссурийский заповедник им. В.А. Комарова, 31.V.1984, Т. Вшивкова.

Таксономические замечания. Как указывалось ранее [Макаренко, 1979 (Makarchenko, 1979); Макаренко, Гундерина, 2012 (Makarchenko, Guderina, 2012)], первописание *N. rohdendorfi* было выполнено по неокрепшим имаго самцу и самке, извлечённым из зрелых куколок. Поэтому при переописании вида из басс. р. Амур [Макаренко, Гундерина, 2012

(Makarchenko, Guderina, 2012)], где имаго собраны в большом количестве в крылатом и бескрылом состоянии, было проблематично проведение полноценного сравнения особей из верхнеколымской и амурской популяций. Это стало возможным только сейчас, после получения нового материала из типового местообитания — р. Интриган в бассейне Верхней Колымы, где были пойманы бескрылые самец и самка. При сравнении самцов *N. rohdendorfi* каких-либо отличий в строении гениталий особей с Верхней Колымы и басс. р. Амур мы не обнаружили, в то время как у самок оказались церки разной длины и формы, а также иной формы внутренние лопасти гонококситы. Так, особи верхнеколымской популяции имеют более длинные церки и округло-треугольную форму их «пятки», внутренние лопасти гонококситы расширены и округлой формы дистально, а проксимально сужаются. Самки из амурской популяции с более короткими церками и округлой «пяткой», а внутренние лопасти гонококситы примерно одной ширины или немного расширяются проксимально (рис. 3–6). Полученные результаты по изменчивости генитальных структур самок склоняют нас к обязательному проведению в будущем молекулярно-генетических исследований особей из басс. Верхней Колымы для сравнения с полученными ранее на амурском материале данными. Именно различия нуклеотидных последовательностей в изученном фрагменте гена COI *N. rohdendorfi* и *N. kannasatoi* Makarchenko et Guderina позволили безошибочно различить эти виды, которые не отличались по куколке и личинке, слабо дифференцировались по самцам и только по самкам заметно различались [Макаренко и др., 2014 (Makarchenko et al., 2014)]. Нуклеотидные последовательности являются специфическими для видов и могут служить в качестве дополнительного диагностического признака при их идентификации. В нашем случае, используя ДНК-анализ, мы сможем более уверенно говорить или о популяционной изменчивости вида, или о двух разных видах.

Среди обширного нового материала из бассейна р. Амур удалось также обнаружить копулирующие пары самцов и самок с яйцекладками, которые в виде венчика обрамляют анальные сегменты нимфомийид (рис. 7). В кладке 50–56 яиц. Длина яйца 248–268 мкм, ширина 48–60 мкм.

Распространение

Изучение нового материала и пересмотр имеющегося позволили уточнить распространение *N. rohdendorfi*, которое показано на рис. 1. Ранее мы считали, что этот вид достоверно обитает в бассейнах рек Колыма (верхнее течение) и Амур (от Комсомольского р-на Хабаровского кр. до басс. р. Бурей), а также в Приморском крае (басс. р. Раздольная) [Макаренко, Гундерина, 2012 (Makarchenko, Guderina, 2012)]. Однако, нахождение имаго *N. rohdendorfi* в

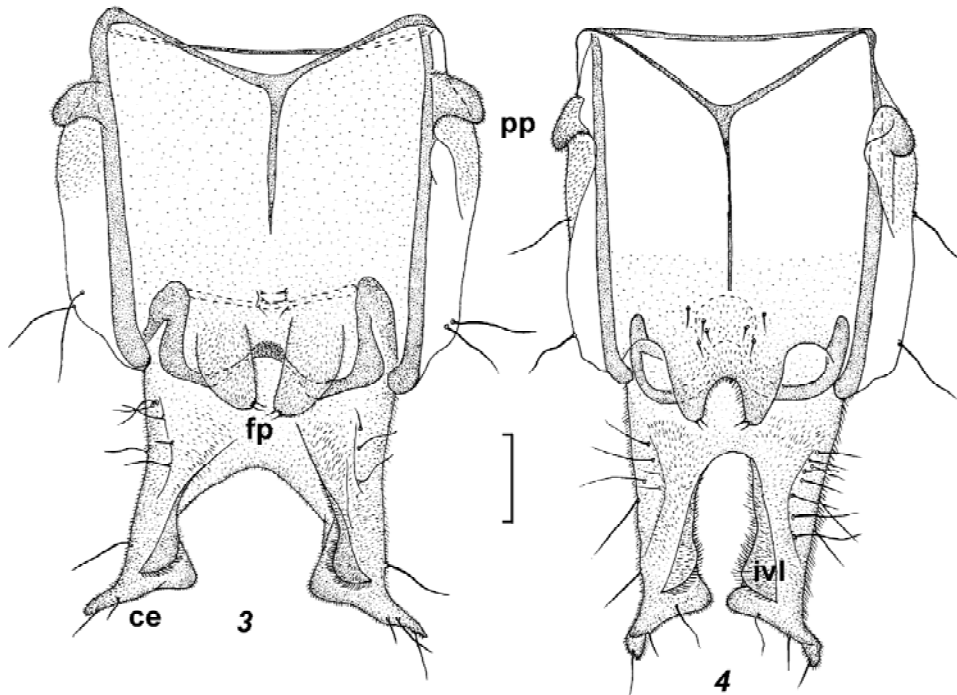


Рис. 3–4. Сегмент VIII и гениталии самки *Nymphomyia robdendorfi* (вид снизу) из р. Интриган (басс. Верхней Колымы). pp — паратергальные выросты, fp — пальцевидные выросты, ce — церки, h — «пятка» церки. Масштабная линейка — 50 мкм.

Figs 3–4. Female terminalia of *Nymphomyia robdendorfi* (ventral view) from Intrigan River (upper stream of Kolyma River). pp — paratergal projections, fp — fingerlike projection, ivl — inner ventral lobe of gonocoxite, ce — cerci, h — «heel» of cerci. Scale bar is 50 μ m.

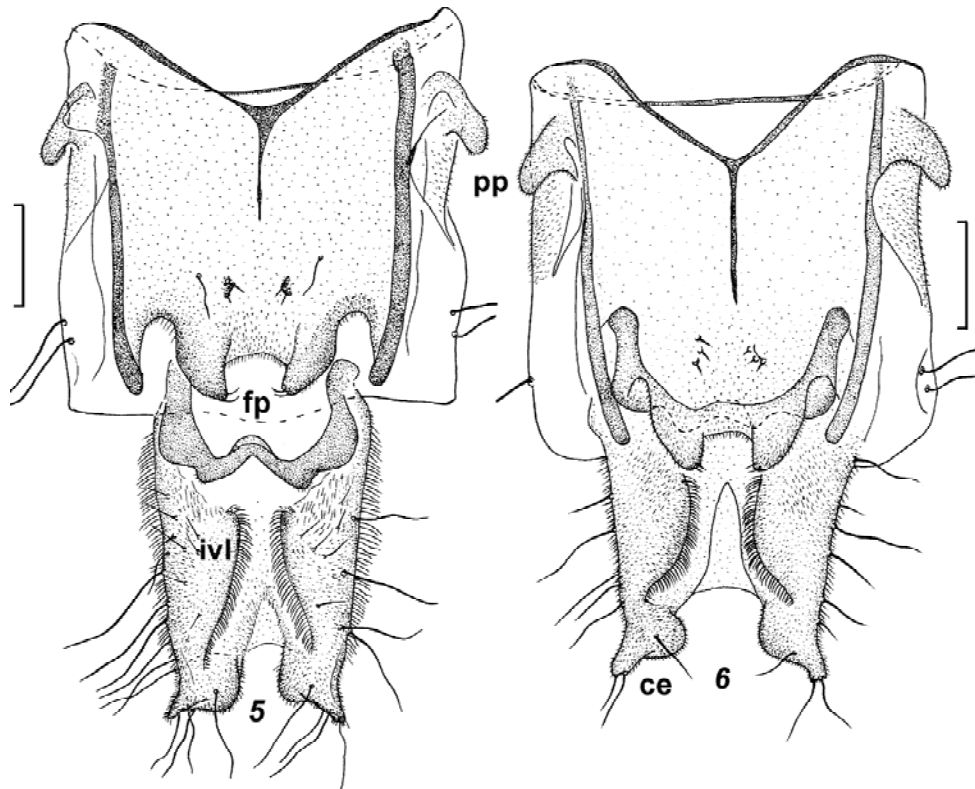


Рис. 5–6. Сегмент VIII и гениталии самки *Nymphomyia robdendorfi* Макаг. (вид снизу) из р. Половинка (5) и р. Макча (6) (басс. р. Амур). Обозначения те же, что на рис. 3–4. Масштабные линейки — 50 мкм.

Figs 5–6. Female terminalia of *Nymphomyia robdendorfi* Makar. (ventral view) from Polovinka River (5) and Makcha River (6). The designations are the same as in Figs 3–4. Scale bars are 50 μ m.

р. Макча, а также личинок и экзувиев куколок в р. Алленга (басс. р. Зея) изменило наше представление о западной границе распространения этого вида. Оказалось, что в басс. р. Зея обитает два вида — *N. kaluginae* Makarchenko и *N. rohdendorfi*. Остаётся открытым вопрос о видовой принадлежности личинок, собранных в бассейнах Верхнего Амура и Чаунской губы. Не исключено, что они также относятся к *N. rohdendorfi*, но утверждать это мы сможем лишь после идентификации вида по имаго и (или) после ДНК-анализа. То же касается и личинок, определённых ранее с о-ва Хоккайдо (Япония) как *N. rohdendorfi* [Makarchenko, 1996]. Некоторые сомнения также остаются в связи с находкой преимагинальных стадий развития *N. rohdendorfi* в р. Алленга, которые можно будет полностью развеять после нахождения в этой реке имаго.

Биология

Из всех известных нимфомийид наиболее хорошо изучена биология североамериканского вида *P. walkeri* [Cutten, Kevan, 1970; Kevan, Cutten, 1975; Mingo, Gibbs, 1976; Back, Wood, 1979; Adler et al., 1985; Harper, Lauzon, 1989]. Значительно меньше данных по биологии *N. alba* [Takemon, Tanida, 1994; Saigusa et al., 2009], *N. levanidovae* [Родендорф, Калугина, 1974 (Rodendorf, Kalugina, 1974); Макаренченко, Макаренченко, 1983 (Makarchenko, Makarchenko, 1983)] и *N. kannasatoi* [Макаренченко и др., 1989 (Makarchenko et al., 1989); Saigusa et al., 2009; Макаренченко и др., 2014 (Makarchenko et al., 2014)]. Для *N. rohdendorfi* первым автором ранее была приведена краткая информация о местах обитания личинок и куколок, их численности в некоторых водотоках басс. р. Амур [Яворская, 2012, 2015а–с (Yavorskaya, 2012, 2015a–c); Яворская, Сиротский, 2013 (Yavorskaya, Sirotskii, 2013); Яворская, Литовченко, 2014 (Yavorskaya, Litovchenko, 2014)]. Ниже мы приводим более подробные сведения об экологической характеристике вида и его биологии.

Личинки и куколки *N. rohdendorfi*, как и у большинства других представителей семейства, населяют холодные предгорные и горные реки с быстрым течением, с высоким содержанием кислорода в воде, низкой удельной электропроводностью и величиной рН от слабокислой до слабощелочной, поселяясь в основном на каменистом и гравийно-галечниковом грунте, которые в мае–июне часто покрыты водорослями (рис. 2). Личинки и куколки собраны в водотоках, когда температура воды в них достигала 6 °С, при величине рН от 6,0 до 7,5. В более холодной воде нимфомийиды не встречались. Можно предположить, что в ранних личиночных возрастах они находятся в подрусловом потоке и только в последнем возрасте перед окукливанием «поднимаются» в водоток. Личинки IV возраста и куколки *N. rohdendorfi* в пробах встречались в мае–июне, имаго — в июне. Общая биомасса личинок и куколок на протяжении исследований 2014–2015 гг.

Таблица 2. Численность личинок, куколок и имаго *Nymphomyia rohdendorfi* Makar. в обследованных водотоках (2010–2012 гг., 2014–2015 гг.)

Table 2. Density of larvae, pupae and adults of *Nymphomyia rohdendorfi* Makar. in investigated watercourses (2010–2012, 2014–2015 years)

Название водотока	Дата	Численность (N), экз./м ²		
		Личинки	Куколки	Самцы, самки
Бурейский район Амурской области				
Р. Пайканчик	15.V.2014	224	–	–
Зейский район Амурской области				
Р. Алленга	30.VI.2015	16	–	–
Р. Макча	1.VII.2015	–	48	144
Комсомольский район Хабаровского края				
Р. Цуркуль	7.VII.2010	–	–	19
Ручей Налёдный	7.VII.2010	–	–	9
Р. Большая Хурба	9.VII.2010	–	–	6
Р. Малая Хурба	9.VII.2010	–	–	16
Р. Поха	11.VII.2010	–	–	16
Хабаровский район Хабаровского края				
Р. Левая	15.VI.2012	–	–	184
	23.V.2015	912	1136	–
	13.VI.2015	–	–	800
Р. Матрёниха	15.VI.2012	–	–	8
Р. Одыр	19.VI.2015	–	–	496
Р. Половинка	3.VI.2011	–	–	27
	3.VI.2012	–	–	32
	21.V.2014	816	1856	–
	19.VI.2014	–	–	80
	23.V.2015	112	2224	–
Р. Правая	13.VI.2015	–	–	336
	23.V.2015	624	1488	–
	13.VI.2015	–	32	1168
Руч. Золотой	20.VI.2015	–	–	256
Р. Малиновский ключ	20.VI.2015	–	–	16
Тенькинский район Магаданской области				
Р. Интриган	18.VI.2014	–	11	–
Р. Интриган	18.VII.2014	–	11	–
Р. Интриган	17.VII.2015	–	69	23

в реках Половинка, Левая и Правая была относительно низкая и составляла, соответственно, 0,20 и 0,64 г/м². Показания численности *N. rohdendorfi* за период исследований приведены в табл. 2 и их максимальные значения для личинок в Хабаровском районе достигали в мае 912 экз./м² (р. Левая), а для куколок — 2224 экз./м² (р. Половинка).

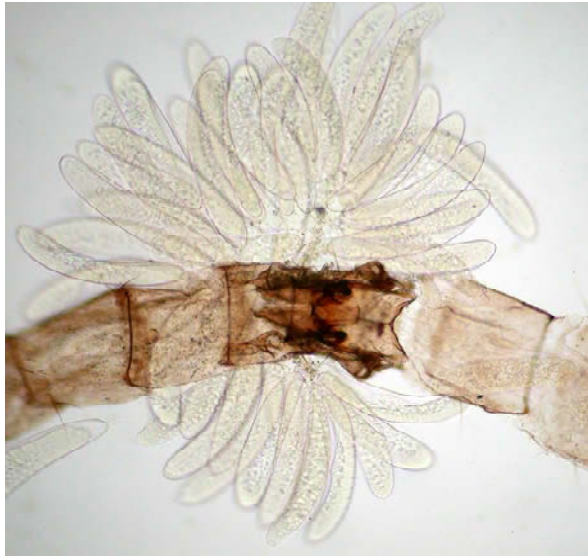


Рис. 7. Кладка яиц на анальных сегментах копулирующей пары *Nymphomyia rohdendorfi*.

Fig. 7. Eggs on the anal segments of the *Nymphomyia rohdendorfi* male and female in copula.

Куколки *N. rohdendorfi* в реках Половинка, Левая и Правая (Хабаровский район) преобладали в конце мая. В р. Макча (Амурская область) вместе с куколками в пробах были обнаружены бескрылые имаго, что подтверждает вылет нимфомийид уже в начале июня при прогреве воды в реке до 12 °С. В р. Интриган (басс. верхней Колымы) куколки отмечены в июне—июле при температуре воды 6–11,8 °С, имаго — в июле при температуре воды 11,8–14,4 °С.

Вылет имаго *N. rohdendorfi* в водотоках Хабаровского района происходит с конца мая до конца второй декады июня, массовый вылет заканчивается в начале июня; в реках Комсомольского района — с начала до середины июля при температуре воздуха от 17 до 25 °С, воды — от 8 до 16 °С.

Роение имаго удалось наблюдать на р. Половинка. Оно происходило на высоте 1–6 м над поверхностью воды. Насекомые держались практически над урезом воды, предпочитая одно–двухметровую береговую зону водотока. Брачные танцы начинались после 19 часов и активно продолжались до заката солнца (21 часа 30 минут). В тихую солнечную погоду роение наблюдалось массовое и активное, в ветреную и немного пасмурную — единичное и очень слабое, причём нимфомийиды летали, главным образом, на высоте 0,5–1 м над поверхностью воды. Во время проливного дождя и сильного ветра насекомые не роились. При слабом ветре рой «разлетался» и примерно через 5–7 минут вновь образовывался на высоте более 1 м над рекой и быстро поднимался вверх. Максимальный размер роя, состоящего из тысяч особей самцов и самок, в диаметре достигал около 2 м и имел шарообразную форму. Роящиеся насекомые издавали еле слышный шуршащий звук. Нимфомийиды копулировали в воздухе около 15 ми-

нут, затем опускались на прибрежные камни и в воду, после чего теряли крылья. В бентосных пробах за 20.VI.2015 г. единично попадались имаго уже без крыльев. То есть, копулирующие пары какое то время ещё живут на камнях в воде и кладка яиц в это время прикреплена к анальному концу тела самки, а иногда и самца (рис. 7).

Полученные результаты проведённых бентологических исследований р. Половинка с апреля по ноябрь 2014 и 2015 гг., рек Левая и Матрёниха с мая по ноябрь 2012 г., а также рек Левая и Правая с мая по октябрь 2015 г. показали, что жизненный цикл *N. rohdendorfi* в басс. р. Амур унивольтинный.

Благодарности

Авторы глубоко благодарны Е.В. Хаменковой, С.О. Давыдову (г. Магадан), Т.С. Вшивковой (г. Владивосток), С.Е. Сиротскому (г. Хабаровск) за предоставленный материал по нимфомийидам, данные по гидрологии и гидрохимии некоторых водотоков и их фотографии, а также А.В. Остроухову за изготовление карто-схемы (г. Хабаровск).

Работа частично выполнена при поддержке финансовых средств, выделенных по программе Дальний Восток ДВО РАН (№15-1-6-004 э и № 15-1-1-005 э).

Литература

- Adler P.H., Light R.W., Cameron E.A. 1985. Habitat characteristics of *Palaeodipteron walkeri* (Diptera, Nymphomyiidae) // Entomological News. Vol.96. No.5. P.211–213.
- Back C., Wood D.M. 1979. *Palaeodipteron walkeri* (Diptera, Nymphomyiidae) in Northern Quebec // Canadian Entomologist. Vol.111. P.1287–1291.
- Courtney G.W. 1994. Biosystematics of the Nymphomyiidae (Insecta, Diptera): life history, morphology, and phylogenetic relationships // Smithsonian Contributions to Zoology. No.550. P.1–39.
- Cutten F.E.A., Kevan D.K.McE.1970. The Nymphomyiidae (Diptera), with special reference to *Palaeodipteron walkeri* Ide and its larva in Quebec, and a description of a new genus and species from India // Canadian Journal of Zoology. Vol.48. No.1. P.1–24.
- Glotov V.E., Glotova L.P. 2013. [Peculiarities of formation and economic usage of water resources of Magadanskaya Oblast'] // Izvestiya Samarskogo nauchnogo centra RAN. Vol.15. No.3 (3). P.910–915. [In Russian].
- Harper P.P., Lauzon M. 1989. Life cycle of the nymph fly *Palaeodipteron walkeri* Ide 1965 (Diptera, Nymphomyiidae) in the white mountains of southern Quebec // Canadian Entomologist. Vol.121. P.603–607.
- Hayford B., Bouchard W. 2012. First record of Nymphomyiidae (Diptera) from Central Asia with notes on novel habitat for Nymphomyiidae // Proceedings of the Entomological Society of Washington. Vol.114. No.2. P.186–193.
- Hydrological studies. 1966. Amur. Vol.18. No.1. Leningrad. 487 p. [In Russian].
- Kevan D.K.McE., Cutten-Ali-Khan F.E.A. 1975. Canadian Nymphomyiidae (Diptera) // Canadian Journal of Zoology. Vol.53. P.853–866.
- Levanidov V.Ya. 1976. [Biomass and structure of bottom biocenosis of small rivers of Chukotka peninsula] // Presnovodnaya fauna Chukotskogo Poluoostrova. Trudy BPI DVNC AN SSSR. T.36. Vladivostok: BPI DVNC AN SSSR. P.104–122. [In Russian].

- Makarchenko E.A. 1996. Some Remarks on Distribution of the Far Eastern Nymphomyiidae (Diptera) // Makunagi. Acta Dipterologica. No.19. P.22–25.
- Makarchenko E.A. 1979. [*Nymphomyia rohdendorfi* sp.n. — a new representative of archaic Diptera (Nymphomyiidae) from Upper Kolyma] // Zoologicheskii zhurnal. Vol.58. No.7. P.1070–1073. [In Russian].
- Makarchenko E.A. 2006. [Fam. Nymphomyiidae] // Opredelitel nasekomykh Dalnego Vostoka Rossii. Vol.6. No.4. Vladivostok: Dal'nauka. P.734–739. [In Russian].
- Makarchenko E.A. 2013. [New data on the taxonomy and distribution of nymphomyiids (Diptera, Nymphomyiidae) of the Far East of Russia and East Siberia] // Chteniya pamyati Aleksey Ivanovicha Kurencova. No.24. Vladivostok: Dal'nauka. P.122–126. [In Russian].
- Makarchenko E.A. 2014. [*Nymphomyia kaluginae* sp.n. — a new representative of archaic Diptera (Nymphomyiidae) from the basin of Amur river, Russian Far East] // Evraziatskii entomologicheskii zhurnal. Vol.12. No.3. P.291–296. [In Russian].
- Makarchenko E.A., Chubareva L.A., Makarchenko M.A. 1989. [New data on the distribution, caryology and bionomy of archaic nymphomyiids (Diptera, Nymphomyiidae) of the Far East of the USSR] // Sistematika i ekologiya rechnyh organizmov. Vladivostok. P.15–19. [In Russian].
- Makarchenko E.A., Gunderina L.I. 2012. [Morphological and molecular-genetic re-description of *Nymphomyia rohdendorfi* Makarchenko, 1979 (Diptera, Nymphomyiidae) from the basin of Amur river, Russian Far East] // Evraziatskii entomologicheskii zhurnal. Vol.11. Suppl.2. P.17–25. [In Russian].
- Makarchenko E.A., Gunderina L.I. Sato S. 2014. [Morphological and molecular-genetic re-description of *Nymphomyia kannasatoi* sp.n. (Diptera, Nymphomyiidae) from Japan and South Sakhalin Island with data on the bionomy of the species] // Evraziatskii entomologicheskii zhurnal. Vol.13. No.6. P.535–544. [In Russian].
- Makarchenko E.A., Makarchenko M.A. 1983. [Archaic nymphomyiids (Diptera, Nymphomyiidae) of the Far East of the USSR] // Dvukrylye nasekomye, ih sistematika, geograficheskoe rasprostranenie i ekologiya. Leningrad: Zoologicheskij institut AN SSSR. P.92–95. [In Russian].
- Mingo T.M., Gibbs K.E. 1976. A record of *Palaeodipteron walkeri* Ide (Diptera, Nymphomyiidae) from Maine: a species and family new to the United States // Entomological News. Vol.87. P.184–185.
- Rodendorf B.B., Kalugina N.S. 1974. New record of nymphomyiids (Diptera, Nymphomyiidae) in Primorie // Entomologicheskoe obozrenie. Vol.53. No.3. P.686–694.
- Saigusa T. 2014. Family Nymphomyiidae // Nakamura T., Saigusa T., Suwa M. (Eds): Catalogue of the Insects of Japan. Vol.8, Diptera. Part 1: Nematocera-Brachycera Aschiza. The Entomological Society of Japan. Fukuoka: Touka Shobo. P.80–81.
- Saigusa T., Nakamura T., Sato S. 2009. Insect Mist- swarming of *Nymphomyia* species in Japan // Fly Times. No.43. P.2–8.
- Shestyorkin V.P., Shestyorkina N.M. 2015. [Microelements in water of small rivers, tributaries of Nozhne-Bureinskoe water reservoir] // Sovremennye problemy vodohranilishh i ih vodosborov: trudy V Mezhdunarodnoj nauchno-prakticheskoy konferencii. 29–31 maya 2015 g., Perm. T.2: Himicheskij sostav i kachestvo vody. Geoekologiya i vodnaya ekologiya. Perm. P.183–187. [In Russian].
- Shestyorkin V.P., Sirotskij S.E., Shestyorkina N.M. 2014. [Peculiarities of chemical composition of waters of small rivers of Bureya river basin] // Ekosistemy malyh rek: bioraznootobrazie, ekologiya, ohrana. Materialy lekcij II Vserossijskoj shkoly-konferencii, 18–22 noyabrya 2014 g. IVVV im. I.D. Paparina. T.2. Yaroslavl: Filigran. P.416–419. [In Russian].
- Shestyorkina N.M., Forina Yu.A., Shestyorkin V.P. 2005. [Hydrochemistry of small rivers of Bolshoi Khehtsyr Mountain Range] // Biogeohimicheskie i geoekologicheskie processy v ekosistemah. Vyp.15. Vladivostok: Dal'nauka. P.201–208. [In Russian].
- State water register. URL: <http://www.textual.ru/gvr/> (access data: 15.10.2015).
- Takemon Y., Tanida K. 1994. New data on *Nymphomyia alba* (Diptera, Nymphomyiidae) from Japan with notes on the larvae and the micro-habitat // Aquatic Insects. Vol.16. P.119–124.
- Tarasov M.N., Lapshina T.P., Bashmakova O.I. 1978. [Hydrochemistry of rivers near BAM route]. Leningrad: Gidrometeoizdat. 76 p.
- Tionova T.M. 2003. [Methods of collection and primary treatment of quantitative samples] // Metodicheskie rekomendacii po sboru i opredeleniyu zoobentosa pri gidrobiologicheskikh issledovaniyah vodotokov Dalnego Vostoka Rossii: Metodicheskoe posobie. M.: VNIRO. P.5–13. [In Russian].
- Tokunaga M. 1932. A remarkable Dipterous insect from Japan, *Nymphomyia alba*, gen. et sp.nov. // Annotationes Zoologicae Japonensis. Vol.13. P.559–569.
- Wagner R., Hoffeins C., Hoffeins H.W. 2000. A fossil nymphomyiid (Diptera) from the Baltic and Bitterfeld amber // Systematic Entomology. Vol.25. P.115–120.
- Yavorskaya N.M. 2012. [Zoobenthos structure and evaluation of ecological condition of Sosninskii brook and Polovinka river, Bolshehehtsirskii Nature Reserve, Habarovskii Krai] // Frisman E.Ya. (Red.): Sovremennyye problemy regionalnogo razvitiya: materialy IV mezhdunarodnoy nauchnoy konferencii. Birobidzhan. 9–12 oktyabrya 2012 g. Birobidzhan: IKARP DVO RAN — FGBOU VPO «PGU im. Sholom-Aleyhema». P.177–179. [In Russian].
- Yavorskaya N.M. 2015a. [To bionomy of archaic diptera *Nymphomyia rohdendorfi* Makarchenko, 1979 (Diptera, Nymphomyiidae) of Amur river basin] // Materialy konferencii s mezhdunarodnym uchastiem «Regiony novogo osvoiniya: Sovremennoe sostoyanie prirodnih kompleksov i voprosy ih ohrany», 11–14 oktyabrya 2015 g., Habarovsk. Habarovsk: IVEP DVO RAN. P.123–125. [In Russian].
- Yavorskaya N.M. 2015b. [Community structure of benthic invertebrates of Levaya river, basin of Amur river, Khabarovskii Krai] // Amurskij zoologicheskij zhurnal. Vol.7. No.1. P.14–19. [In Russian].
- Yavorskaya N.M. 2015c. [Community structure of benthic invertebrates of Marionikha small river, in seasonal changing of water level] // Voda: khimiya i ekologiya. No.6. P.43–48. [In Russian].
- Yavorskaya N.M., Litovchenko Zh.S. 2014. [Benthic invertebrates of Pokha river, basin of Nizhnii Amur river] // Frisman E.Ya. (Ed.): Sovremennyye problemy regionalnogo razvitiya: materialy V mezhdunarodnoj nauchno-prakticheskoy konferencii Birobidzhan, 9–11 sentyabrya 2014 g. Birobidzhan: IKARP DVO RAN — FGBOU VPO «PGU im. Sholom-Aleyhema». P.157–158. [In Russian].
- Yavorskaya N.M., Sirotskij S.E. 2013. [Ecological condition of water sources of Khabarovskii Krai and Evreiskaya Autonomnaya Oblast by zoobenthos characteristics] // Biogeohimiya i gidroekologiya nazemnyh i vodnyh ekosistem. Vyp.20. Habarovsk: IVEP DVO RAN. P.176–203. [In Russian].