

Ультрадианные ритмы активности мух-журчалок (Diptera, Syrphidae) в условиях Южного Зауралья

В. С. СОРОКИНА

Институт систематики и экологии животных СО РАН
630091 Новосибирск, ул. Фрунзе, 11

АННОТАЦИЯ

По результатам анализа суточного изменения обилия мух-журчалок выделены три основные границы ультрадианных периодов лёта журчалок – утренняя, дневная и вечерняя. Время прохождения и значимость границ отличаются в весеннее, летнее и осеннее время. С помощью классификации упорядоченных объектов выявлено шесть общих ультрадианных периодов, для каждого из которых приводится количественная характеристика населения журчалок. Наибольшее сходство видового состава и обилия сирфид прослежено ранним утром и поздним вечером. Выделено четыре ритма активности мух-журчалок: утренний, дневной, вечерний и утренне-вечерний. Для журчалок родов *Epistrophe* и *Mallota* свойствен отличный от остальных родов скачкообразный характер активности в течение дня.

ВВЕДЕНИЕ

Изучение суточной активности насекомых позволяет выделять группы с разными ритмами активности. Общая классификация ритмов активности насекомых отражена в работах В. Б. Чернышева [1, 2]. Автор проанализировал причины вариаций этих ритмов, которые заключаются главным образом в изменении либо физиологического состояния насекомого, либо условий среды. Кроме того, ритмы активности насекомых существенно зависят от географической широты и высоты над уровнем моря. В отношении сирфид подобных работ нет. Суточную активность журчалок, а именно зависимость лёта мух от климатических факторов среды, изучали многие [3–11]. В этих работах показано влияние освещенности, влажности, температуры воздуха и скорости ветра на активность всех журчалок одновременно. Однако активность мух этого семейства различается как на родовом, так и на видовом уровне, поэтому корректнее рассматривать влияние тех

или иных факторов среды на лёт журчалок в отдельности в соответствии с определенным ритмом. Выделение групп сирфид с различным ритмом активности проведено на территории Нижнего Приамурья [4]. Автор этой публикации отметил различную реакцию на действие климатических факторов дневных и утренне-вечерних сирфид. К утренне-вечерним сирфидам в условиях Нижнего Приамурья он отнес виды из родов *Platycheirus* и *Melanostoma*, объяснив такую активность питанием мух на анемофильных растениях [4, 12].

Для других территорий активность журчалок не изучена, и не ясно, сохраняются ли ритмы лёта у видов данной группы, изменяется ли население сирфид в целом во времени и каковы причины этих изменений. Цель настоящей работы – выявление в условиях Южного Зауралья групп сирфид с тем или иным ритмом активности в течение дня. Для решения ее поставлены следующие задачи: 1) изучить динамику лёта журчалок в разные сезоны; 2) выявить наличие ультрадианных периодов; 3) выявить сходство меж-

ду разными ультрадианными периодами; 4) определить эдификаторов этого сходства; 5) выявить типы ритмов активности сирфид в условиях Южного Зауралья.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Для анализа ритмов активности сирфид использованы результаты суточных учетов, проведенных с мая по сентябрь 2001–2002 гг. на территории Южного Зауралья. Большую часть исследуемого региона занимает Курганская область. В пределы Южного Зауралья включены подтаежная полоса Тюменской и Свердловской областей, граничащих с Курганской областью на севере [13].

Для расчетов использованы показатели, полученные на 28 суточных учетах. В каждом месяце в среднем проведено по 2–3 суточных учета по методикам В. А. Мутина [6]. Они заключаются в следующем: 1) на растениях определенного вида постоянный сборщик отлавливал всех антофильных насекомых непрерывно, не вынимая из сачка поштучно, в течение первых 10 мин каждого часа на протяжении светового периода суток, при этом сетка сачка находилась в вертикальном положении и мухи скапливались в углу сачка; 2) с цветков растений разных видов, а также всех замеченных среди травостоя в течение этого же времени постоянный сборщик отлавливал только сирфид. Первый метод позволяет выявить кроме динамики лёта насекомых в течение дня структуру антофильного комплекса определенного вида растений, однако не позволяет получить достоверные результаты относительно характера лёта сирфид в течение дня, поскольку на одном виде растений невозможно учесть все летающие в этот период виды журчалок. Второй метод позволяет собирать с разных растений всех замеченных сирфид на всей учетной площадке. Учетный участок – полоса протяженностью 100 м и шириной 5–10 м среди обильно цветущих травянистых растений или кустарников.

Кроме перечисленных методов применен дополнительный способ учета сирфид – кошение всех насекомых по травостою либо цветущим кустарникам в течение первых 10 мин каждого часа на протяжении свето-

вого периода суток на учетной полосе того же размера. При кошении производили 250 взмахов сачком. Насекомых из сачка вынимали после каждых 50 взмахов. Этот метод позволяет учитывать мелких двукрылых, которых сложно отлавливать индивидуально с цветков или листьев растений. Полную картину суточной динамики лёта сирфид может создать лишь комплексное использование различных методов учета.

Суточные учеты проведены на внепойменных и пойменных сырых лугах, на остепненных, мезофитных (приколочных) лугах, на залежах и в садах в окрестностях г. Курган, с. Лисье (Лебяжье-вский р-н), пос. Искра (Звериноголовский р-н) и пос. Богандинский (Тюменский р-н). Антофильные насекомые на протяжении светового периода суток собраны со следующих видов растений: *Salix cinerea*, *Salix triandra*, *Caltha palustris*, *Ranunculus repens*, *Sisymbrium loeselii*, *Cerasus vulgaris*, *Filipendula vulgaris*, *Spiraea crenata*, *Euphorbia virgata*, *Cenolophium nudatum*, *Heracleum sibiricum*, *Seseli libanotis*, *Taraxacum officinale*, *Tripolium pannonicum*. Всего за период учетов собрано и обработано 7570 экз. мух-журчалок.

Поскольку сирфиды относятся к дневным насекомым, использовано понятие “ультрадианные ритмы”, под которым понимаются ритмы с протяженностью менее суток [14].

Выяснение границ ультрадианных периодов проведено с использованием программы классификации упорядоченных объектов [15]. В качестве меры сходства принят коэффициент Жаккара в модификации Р. Л. Наумова для количественных признаков [16]. В пределах каждого варианта оказалось по 10–13 десятиминутных отрезков каждого часа (общее число исходных вариантов составило 333). Исходные варианты суточных учетов усредняли в пределах трех сезонных периодов: за май, июнь–июль и август–сентябрь. Сначала для каждого часа в пределах этих периодов в отдельности рассчитаны хронологически упорядоченные матрицы коэффициентов сходства сирфидокомплексов. Затем ряд коэффициентов без права перестановки вариантов в ряду последовательно разделен на два, три и т. д. класса таким образом, чтобы общность внутри классов была

наибольшей, а сходство между ними наименьшим. При расчетах по этой программе используются оценки сходства не только между пробами соседних хронологических отрезков, но и каждой пробы со всеми остальными по анализируемому ряду. Это снижает вероятность проведения ошибочных границ в случае резкого отличия двух соседних вариантов при высоком сходстве последних в ряду проб, т. е. при случайных, не повторяющихся отличиях в ряду. Хронологический ряд сирфидокомплексов каждого периода разделен на шесть групп. Дальнейшее деление приводило к вычленению в качестве самостоятельных классов отдельных проб и поэтому признано нецелесообразным.

Доминирующими (преобладающими) видами (доминантами) считались виды, обилие которых составляет более 12 % суммарного [17]. К *лидирующим видам* (лидерам) отнесены три первых по обилию вида. *Обилие (численность)* – среднее число особей данного вида или группы видов, приходящееся на единицу времени (10 мин часа) в момент исследования [18]. Виды, среднее обилие которых в пересчете равно или больше единицы, считались *фоновыми*.

Математическая обработка материалов выполнена в банке данных Лаборатории зоологического мониторинга ИСиЭЖ СО РАН.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Границы ультрадианных периодов. Первая и наиболее ярко выраженная граница ультрадианных периодов мух-журчалок в июне-июле и в августе-сентябре проходит между 19 и 20 ч, а в мае она смещена на час раньше – между 18 и 19 ч (табл. 1). В мае после 18 ч резко возрастала численность *Chrysotoxum vernale*, *Syrphus ribesii*, *Eristalis arbustorum*, *Syrphid pipiens*. С июня по сентябрь возникновение границы после 19 ч обусловлено изменением обилия в сторону увеличения таких видов, как *Platycheirus clypeatus*, *P. fulviventris*, *P. immarginatus*, *Melanostoma scalare*, *Sphaerophoria scripta*. После значительного дневного перерыва вновь появлялись *Eristalis abusiva*, *Parhelophilus fruteatorum*.

Вторая значимая граница – утренняя, единая для мая и августа-сентября. Она про-

Т а б л и ц а 1
Границы ультрадианных периодов населения сирфид Южного Зауралья

Май	Раннее утро		Утро	Позднее утро	День	Вечер	Поздний вечер									
	Раннее утро	Утро					Вечер	Поздний вечер								
Июнь-июль	Раннее утро	Утро	Позднее утро	Позднее утро	День	Вечер	Вечер	Поздний вечер								
		утро						Поздний вечер								
Август-сентябрь	Раннее утро	Утро	Позднее утро	Позднее утро	День	Вечер	Вечер	Поздний вечер								
		Утро						Поздний вечер								
Часы	7 (с 6.30)	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22

ходит между 8 и 9 ч утра. Эдификаторами в этом случае явились *Melanostoma scalare*, *Platycheirus clypeatus*, *P. fulviventris*, *Sphaerophoria scripta*, *Chrysotoxum festivum*, *Eristalinus sepulchralis*. Эти виды начинали встречаться раньше 8 ч, но их обилие сильно возросло лишь после этого времени. В июне-июле граница смещена на час раньше и проходит между 7 и 8 ч. Ее возникновение обусловлено увеличением численности *Helophilus hybridus* почти втрое (с 0,7 до 2,3 особей/учет).

Следующая по степени общности граница, определяющая середину дня, в большей части сопровождается изменениями по многим видам одновременно. В каждый сезон эта граница приходится на разное время: в мае – между 13 и 14 ч, в июне-июле – между 12 и 13, в августе-сентябре – между 11 и 12 ч. В мае проявление дневной границы было вызвано значительным сокращением численности *Melanostoma scalare*, *Syrphus ribesii*, *Cheilosia pubera*, *Eristalis interrupta*, а вид *Platycheirus angustatus* вообще переставал встречаться. Вместе с тем после 13 ч в значительном количестве появлялись другие виды – *Parasyrphus nigratarsis*, *Ceriana conopsoides*, *Eristalis pseudorupium*, *Myathropa florea*, резко повышалось обилие *Dasysyrphus venustus* (с 0,8 до 4 особей/учет). В июне-июле дневная граница связана со сменой состава населения сирфид. После 12 ч не отмечены *Scaeva pyrastris*, *Cheilosia fraterna*, *Anasimyia lineata*, *Pipizella viduata*, ранее встречавшиеся в значительном количестве. Кроме того, существенно понижалось обилие таких видов, как *Chrysotoxum festivum*, *Cheilosia lasiopa*, *Ch. vulpina*, но увеличивалось обилие *Ceriana conopsoides*. В августе-сентябре дневная граница связана со значительным сокращением численности таких активных в ранние часы видов, как *Chrysotoxum festivum*, *Platycheirus fulviventris*, *Sphaerophoria scripta*, *Helophilus hybridus*, *Eristalis anthophorina*. После 11 ч росло обилие *Syrphus ribesii*, *S. vitripennis*, *Eristalis arbustorum*, *E. tenax*, *Syrpitta pipiens*.

Кроме трех основных границ (утренней, вечерней и дневной), в каждом сезоне выявлены менее резкие границы утром и вечером, ограничивающие часовой промежуток. В мае и в августе-сентябре утренняя граница проходит в одно время – между 9 и

10 ч. Однако соотношение видов сирфид в каждом из этих периодов существенно отличается. В мае после 9 ч значительно повышалось обилие *Melanostoma scalare*, *Sphaerophoria scripta*, *Syrphus ribesii*, *Cheilosia pubera*, *Anasimyia interpuncta*. Не отмечены такие раньше встречавшиеся в значительном количестве виды, как *Epistrophe nitidicollis*, *Eupeodes corolle*, *Eristalis tenax*. В августе-сентябре проведение этой границы обусловлено, напротив, резким снижением численности *Melanostoma scalare*, *Sphaerophoria scripta*, *Chrysotoxum festivum*, *Platycheirus clypeatus*, *P. fulviventris*, *Eristalinus sepulchralis*. В отличие от них обилие *Myathropa florea* и представителей рода *Helophilus* существенно возрастает. В июне-июле граница, которая отделяет позднее утро, смещена на час раньше. Она проходит между 8 и 9 ч и совпадает с первой утренней границей мая и августа-сентября. Эдификаторами различий по этой границе можно назвать *Chrysotoxum festivum*, обилие которого повышается значительно – с 0,6 до 3 особей/учет, и несколько меньше у *Eristalis arbustorum* – с 0,6 до 1,2 особей/учет.

Кроме того, дополнительный разрыв делит вечер на два отрезка – ранний и поздний вечер. В мае последний из них совпадает с первой вечерней границей и замыкает период между 19 и 20 ч. После некоторого дневного перерыва после 19 ч в большом количестве вновь появлялись *Melanostoma scalare*, *Chrysotoxum vernale*, *Eupeodes latifasciatus*, *Helophilus parallelus*, *Platycheirus peltatus*, *Malotta megilliformis*, *Neoscia tenur*. Июньско-июльская граница позднего вечера между 20 и 21 ч характеризуется прекращением лёта практически всех сирфид, за исключением *Sphaerophoria scripta*. Существенно отличается по времени прохождения вечерняя граница в августе-сентябре. Она, как и дневная, значительно смещена на более раннее время и находится между 16 и 17 ч. После 16 ч не встречены представители рода *Eupeodes*, заметно понижалось обилие *Eristalis abusiva* и *E. arbustorum*. Вместе с тем численность *Syrpitta pipiens* увеличивалась вдвое (с 3 до 6 особей/учет), обильными становились представители рода *Neoscia*, после значительного периода отсутствия вновь значительно были активны мухи рода *Syrphus*.

Таким образом, время прохождения и значимость границ отличаются в весеннее, летнее и осеннее время. Границы раннего утра и позднего вечера в июне-июле смещены на более ранние и более поздние часы в сравнении с маем и августом-сентябром, что обусловлено удлинением светового дня и более высокими температурами воздуха. Период дневного прогревания воздуха весной и осенью растягивается, что сказывается на соответствующем смещении во времени утренней и дневной активности сирфид. В отличие от летних месяцев границы этих периодов сдвинуты на более позднее время, а вечерние границы проходят значительно раньше. Существенные отличия в прохождении дневных границ характерны для августа-сентября. Дневной период наступает и заканчивается раньше, чем в остальные месяцы.

Несмотря на различия в составе видов и соотношении их численности, сходство границ ультрадианных периодов населения мух-журчалок весеннего, летнего и осеннего периодов существенно. Утренние и вечерние границы формируются за счет перепадов численности и активности лета таких видов, как *Melanostoma scalare*, *Platycheirus clypeatus*, *P. fulviventris*, *P. immarginatus*, *Chrysotoxum festivum*, *Ch. vernale*, *Sphaerophoria scripta*, *Syrpitta pipiens*, *Helophilus parallelus*. Дневные границы связаны преимущественно с появлением в значительном количестве, а затем снижением активности представителей родов *Eupeodes*, *Epistrophe*, *Eristalis*, *Myathropa*, *Ceriana*, *Cheilosia*. Все это позволяет выделить для всех сезонов шесть ультрадианных периодов: 1) раннеутренний; 2) утренний; 3) позднеутренний; 4) дневной; 5) вечерний; 6) поздне-вечерний (см. табл. 1).

Количественная характеристика ультрадианных периодов населения мух-журчалок.

1. Раннеутренний период отличается самыми низкими показателями суммарного обилия и видового богатства, в том числе фонового (табл. 2). Наименьшее число видов встречено в мае – 4, наибольшее в августе-сентябре – 13 (фоновых – 6). В июне-июле зарегистрировано 8 видов, из которых 2 фоновых. Наиболее высокое среднее суммарное обилие характерно также для августа – сентября – 22 особи/учет, значительно меньшие показатели отмечены для июня – июля и мая –

2 особи/учет. В мае встречались только единичные экземпляры. В июне-июле доминировали *Helophilus hybridus* и *Eristalis arbutorum*, на долю которых пришлось 57 % от суммарного обилия журчалок. В августе-сентябре это *Sphaerophoria scripta*, *Platycheirus fulviventris*, *P. clypeatus*, *Eristalinus sepulchralis*, вместе составляющие 86 % населения.

2. Утренний период характеризуется повышением активности журчалок, резко увеличивается количество отмеченных видов и суммарного обилия (см. табл. 2.). Видовой состав становился богаче во всех сезонах. В целом отмечено от 20 до 30 видов в каждом из них. Суммарное обилие в сравнении с предыдущим периодом увеличивалось в 3–5 раз. В мае лидировали виды, которые единично встречались ранним утром, – *Melanostoma scalare*, *Syrphus ribesii*, и вновь входит в это число *Helophilus parallelus*. На их долю пришлось 45 % от суммарного обилия. Среди названных видов доминировал *Melanostoma scalare* (16 %). В июне-июле в число доминирующих видов, как и в раннеутреннем периоде, входит *Helophilus hybridus*, а из эристалин – *Eristalis abusiva* и *Eristalinus sepulchralis*. Вместе они составили 56 % суммарного обилия. Состав доминирующих видов в августе-сентябре сходен с таковым в предыдущем периоде. Вместе с журчалками родов *Sphaerophoria* (45 %) и *Platycheirus* (32 %) преобладал *Chrysotoxum festivum* (5 %). В этом сезоне число фоновых видов увеличивалось в 2,3 раза, в мае – в три, в июне-июле – всего в 1,5 раза.

3. Позднеутренний период характеризуется еще большим разнообразием видового состава журчалок и двукратным возрастанием суммарного обилия в мае и в июне-июле. В августе-сентябре при полуторакартном увеличении числа видов (с 30 до 42) численность сирфид уменьшается с 62 до 53 особей/учет. В дальнейшем это снижение продолжалось, так же как и числа фоновых видов, т. е. для осеннего сезона максимальная численность журчалок свойственна утреннему периоду. Это можно объяснить тем, что в августе – сентябре основная масса видов переставала встречаться, а обилие таких летне-осенних и полисезонных журчалок, как *Platycheirus clypeatus*, *P. fulviventris*, *Sphaerophoria scripta*, *Chrysotoxum festivum*, зна-

Краткая характеристика ультрадианных периодов сирфид* Южного Зауралья

Суточный период	Сезонный период		
	Май	Июнь-июль	Август-сентябрь
Раннеутренний	<i>Melanostoma scalarae</i>	<i>Helophilus hybridus</i>	<i>Sphaerophoria scripta</i>
	<i>Chrysotoxum vernale</i>	<i>Eristalis arbustorum</i>	<i>Platycheirus fulviventris</i>
	<i>Syrphus ribesii</i>		<i>Platycheirus clypeatus</i>
	<i>Eristalis interrupta</i>		<i>Eristalinus sepulchralis</i>
	2; 4; 0**	2; 8; 2	22; 13; 6
Утренний	<i>Melanostoma scalarae</i>	<i>Helophilus hybridus</i>	<i>Sphaerophoria scripta</i>
	<i>Helophilus parallelus</i>	<i>Eristalinus sepulchralis</i>	<i>Chrysotoxum festivum</i>
	<i>Syrphus ribesii</i>	<i>Eristalis abusiva</i>	<i>Platycheirus fulviventris</i>
			<i>Platycheirus clypeatus</i>
	10; 21; 3	9; 20; 3	62; 30; 14
Позднеутренний	<i>Melanostoma scalarae</i>	<i>Chrysotoxum festivum</i>	<i>Sphaerophoria scripta</i>
	<i>Sphaerophoria scripta</i>	<i>Helophilus hybridus</i>	<i>Chrysotoxum festivum</i>
	<i>Cheilosia pubera</i>	<i>Myathropa florea</i>	<i>Helophilus parallelus</i>
	<i>Syrphus ribesii</i>	<i>Eristalinus sepulchralis</i>	<i>Helophilus hybridus</i>
	19; 48; 7	16; 60; 9	53; 42; 15
Дневной	<i>Dasysyrphus venustus</i>	<i>Helophilus hybridus</i>	<i>Sphaerophoria scripta</i>
	<i>Sphaerophoria scripta</i>	<i>Eristalinus sepulchralis</i>	<i>Eristalinus sepulchralis</i>
	<i>Melanostoma scalarae</i>	<i>Eristalis abusiva</i>	<i>Eristalis arbustorum</i>
	<i>Anasimyia interpuncta</i>	<i>Syrirta pipiens</i>	<i>Syrirta pipiens</i>
	20; 55; 13	11; 68; 6	39; 46; 13
Вечерний	<i>Chrysotoxum vernale</i>	<i>Sphaerophoria scripta</i>	<i>Sphaerophoria scripta</i>
	<i>Syrphus ribesii</i>	<i>Helophilus hybridus</i>	<i>Syrirta pipiens</i>
	<i>Eristalis arbustorum</i>		<i>Eristalinus sepulchralis</i>
	<i>Syrirta pipiens</i>		<i>Helophilus parallelus</i>
	14; 13; 5	2; 10; 2	21; 26; 8
Поздневечерний	<i>Chrysotoxum vernale</i>	<i>Sphaerophoria scripta</i>	<i>Platycheirus fulviventris</i>
	<i>Helophilus parallelus</i>		<i>Sphaerophoria scripta</i>
	<i>Neoascia tenur</i>		<i>Platycheirus clypeatus</i>
	<i>Melanostoma scalarae</i>		<i>Platycheirus immarginatus</i>
	10; 16; 7	0,3; 1; 0	17; 11; 6

*В таблице приведены названия лидирующих видов (первых четырех по обилию) в среднем по периоду.

**Среднее суммарное обилие (особей/учет); всего отмечено видов; количество фоновых видов.

чительно росло. Число видов в мае возрас-
тало в 2,3 раза. По-прежнему доминировали
Melanostoma scalare (22 % от суммарного оби-
лия), *Sphaerophoria scripta* и *Cheilosia pubera*
(14 и 12 % соответственно). В июне-июле ви-
довое богатство по сравнению с предыдущим
периодом трехкратно повышалось (с 20 до
60). На протяжении летнего и осеннего сезо-
нов в это время лидировали *Chrysotoxum*
festivum (19 и 8 % суммарного обилия соот-
ветственно в июне-июле и августе-сентяб-

ре) и *Helophilus hybridus* (11 и 7 %). В июне-
июле помимо названных видов в число ли-
деров входят *Myathropa florea* и *Eristalinus*
sepulchralis, доля которых составила 13 %
населения. Кроме того, необходимо отметить
появление с 9 ч представителей родов *Eureo-*
des, *Epistrophe*, *Cheilosia*, *Eristalis*. В августе,
как и в мае, лидировали *Sphaerophoria scrip-
ta* (24 %) и *Helophilus parallelus* (7 %).

4. Дневной период отличается максималь-
ным разнообразием видов во всех сезонах.

Количество фоновых видов возрастает почти вдвое только в мае (с 7 до 13). Суммарное обилие в среднем по периоду изменялось незначительно – с 19 до 20 особей/учет. В то же время, как и в июне–июле и в августе–сентябре, на фоне увеличения общего числа видов численность журчалок снижалась в 1,5 раза, а количество фоновых видов – в 1,2–1,5 раза. В дальнейшем общее обилие, число видов и количество фоновых видов с июня по сентябрь продолжали понижаться. В этом периоде в мае в число лидеров по-прежнему входят *Sphaerophoria scripta* (11 %) и *Melanostoma scalare* (10 %), а также *Dasy-syrphus venustus* (10 %) и *Anasimyia inter-puncta* (8 %). В августе–сентябре в этом качестве выступили *Sphaerophoria scripta*, *Eris-talinus sepulchralis* и *Syrirta pipiens*, среди которых, как и в мае, доминировал *Sphaero-phoria scripta* (28 %). На долю *Eristalinus se-pulchralis* и *Syrirta pipien* вместе пришлось 19 % суммарного обилия. Последние два вида лидировали также в июне–июле (21 %). Среди эристаллин в июне–июле преобладал *Eristalis abusiva* (17 %), в августе–сентябре – *Eristalis arbustorum* (11 %). В качестве доми-нанты для июня–июля выступил *Helophilus hybridus*, который лидировал и во всех вы-шеназванных периодах. На его долю при-шлось 12 % общего обилия. Необходимо от-метить, что в июне–июле только в это вре-мя появлялись такие виды, как *Epistrophe diaphana* (Ztt. 1843), *Leucozона laternarius* и *Ljeops vittatus*.

5. Вечерний период отличается значи-тельным сокращением общего и фоновых числа видов, а также суммарного обилия. Особенно резкое снижение этих показателей отмечено в июне–июле. Число видов сокра-щается почти в 7 раз (с 68 до 10), а оби-лие – в 6 раз (с 11 до 2). Продолжает доми-нировать *Helophilus hybridus* (30 %), к кото-рому присоединяется *Sphaerophoria scrip-ta* (45 %). Необходимо отметить, что последний вид лидировал только в июне–июле, тогда как в августе–сентябре преобладал постоян-но, а в мае – только в дневное время. В мае число видов в этом периоде по сравнению с предыдущим сократилось в 4 раза (с 55 до 13), обилие – в 1,4 раза (с 20 до 14 особей/учет) и число фоновых видов уменьшилось почти трехкратно (с 13 до 5). В качестве до-

минирующих видов вновь выступили *Chryso-toxum vernale* и *Syrphus ribesii*, которые пре-обладали и в утренние периоды. На их долю пришлось 29 % суммарного обилия. Помимо них также доминировал *Eristalis arbustorum* (21 %), а в число лидеров, кроме того, во-шел *Syrirta pipiens* (7 %). Для августа–сен-тября рассматриваемые параметры вдвое меньше. Состав лидирующих видов изменя-ется незначительно. К доминантам предыду-щего периода – *Sphaerophoria scripta*, *Syrirta pipiens*, *Eristalinus sepulchralis*, на долю ко-торых приходится 63 % суммарного обилия, – прибавился еще и *Helophilus parallelus* (8 %).

6. Поздневечерний период характеризу-ется обеднением видового состава в августе–сентябре (с 26 до 11) и особенно в июне–июле, когда активным остается один един-ственный вид – *Sphaerophoria scripta*. Лиди-рующие виды в августе–сентябре существен-но меняются. Продолжал преобладать толь-ко *Sphaerophoria scripta* (29 %), в остальном лидировали, как и в утренние часы, жур-чалки рода *Platycheirus*. На их долю прихо-дится 47 % суммарного обилия. В мае этот отрезок времени отличался двукратным уве-личением общего числа видов, тогда как сум-марное обилие понижалось в 1,4 раза. Доля доминирующего вида предыдущего перио-да – *Chrysotoxum vernale* в это время повы-шалась и составила 25 % суммарного обилия. Состав остальных лидеров менялся. В их чис-ло вошли *Melanostoma scalare* (13 %), фигу-рирующий в качестве доминанты почти во всех периодах, *Helophilus parallelus* (10 %), до-минирующий в утреннее время, и впервые отмеченный как лидер *Neoscia tenuis* (7 %).

Итак, границы ультрадианных периодов населения сирфид в большей степени совпа-дают в мае и августе–сентябре, несмотря на существенные различия в населении. Те же периоды отличаются по продолжительности и времени начала в июне–июле. С мая по сен-тябрь в течение дня происходила постепен-ная смена сирфидокомплексов, хотя каждый ультрадианный период характеризовался од-ними и теми же доминантами. Вместе с тем во все сезоны наиболее сходно население утренних и вечерних часов. Графически внут-рисуточную смену сирфидокомплексов мож-но изобразить в виде наклоненной колбы (рис. 1). В ее округлой части находится це-

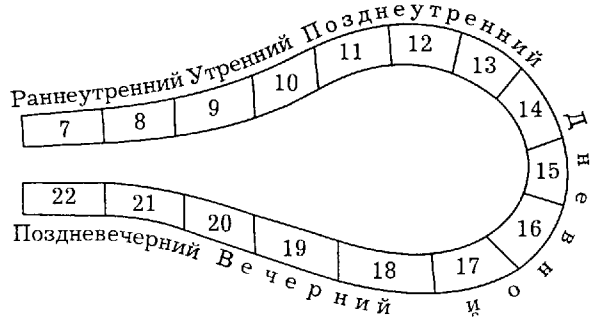


Рис. 1. Ультрадианные периоды населения мух-журчалок в условиях Южного Зауралья.

Цифрами обозначены часы, около схемы даны названия суточных периодов.

почка последовательно отличающихся комплексов журчалок, летающих поздним утром и днем. В ее приближенных частях по одной дуге находятся утренние комплексы, по другой – вечерние. Таким образом, наибольшее сходство видового состава и обилия сирфид прослеживалось ранним утром и поздним вечером при сравнительно малом обилии журчалок, и меньше похожи периоды остальных утренних и вечерних часов и дневного времени.

Ультрадианные ритмы активности мух-журчалок. Период суточной активности большинства видов сирфид длится с 8 до 20 ч. Однако пик численности каждого из них приходится на определенный период. Исходя из трех основных ультрадианных границ и сходства населения между периодами выделено четыре ритма активности мух-журчалок: утренний, дневной, вечерний и утренне-вечерний.

Максимальная активность журчалок с утренним ритмом приходится в среднем на 9–12 ч. Такой тип характерен для журчалок родов *Chrysotoxum*, *Cheilisia*, *Helophilus*, *Eupeodes*, а также *Myathropa florea* (рис. 2). Типичными утренними видами можно назвать представителей рода *Chrysotoxum*. Обилие журчалок этого рода в 9–10 ч значительно превосходило таковое в последующие часы, когда мухи встречались единично. Для остальных перечисленных родов характерно небольшое повышение численности и во второй половине дня – с 15 до 17 ч. Внутри рода *Helophilus* наибольшая активность во второй половине дня свойственна только *H. parallelus* – в 15 ч.

К дневным видам относятся журчалки, максимальная численность которых наблюда-

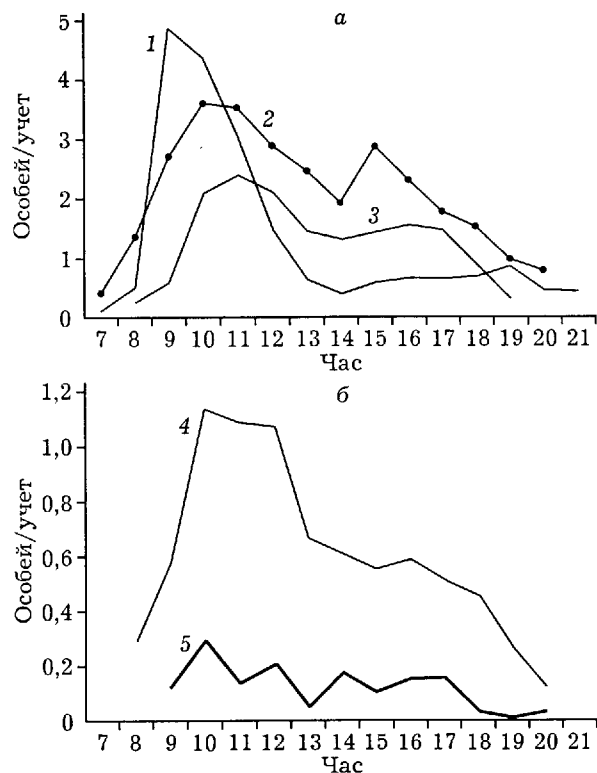


Рис. 2. Зависимость активности сирфид некоторых родов и видов от времени суток. а: 1 – *Chrysotoxum*, 2 – *Helophilus*, 3 – *Cheilisia*; б: 4 – *Myathropa florea*, 5 – *Eupeodes*.

лась во второй половине дня – в среднем с 12 до 16 ч. Это представители родов *Eristalis*, *Dasysyrphus* и *Eristalinus sepulchralis*, период активности которых растянут с 10 до 16, а также *Ceriana conopsoides* и журчалки родов *Xylota*, *Neoascia*, наиболее обильные в 12–13 ч (рис. 3). Отметим, что в условиях Нижнего Приамурья активность мух таких родов, как *Xylota* и *Neoascia*, приходилась на 12–13 ч [4]. Среди перечисленных журчалок самый короткий период лета – 8–9 ч – характерен для *Xylota* и *Ceriana conopsoides*, в то время как у остальных продолжительность лёта составила около 13 ч. Хотя большинство эристаллин имеют дневной ритм, такие виды, как *Eristalis anthophorina* и *E. tenax*, активнее всего в период с 9 до 12 ч. В это время зафиксировано их максимальное обилие, после численность заметно сокращалась.

Некоторые виды сирфид проявляли утренне-вечерний ритм активности. У таких журчалок наблюдалось два пика численности – утром и вечером (*Platycheirus*, *Melanostoma*), либо три – основные два утром и вечером и

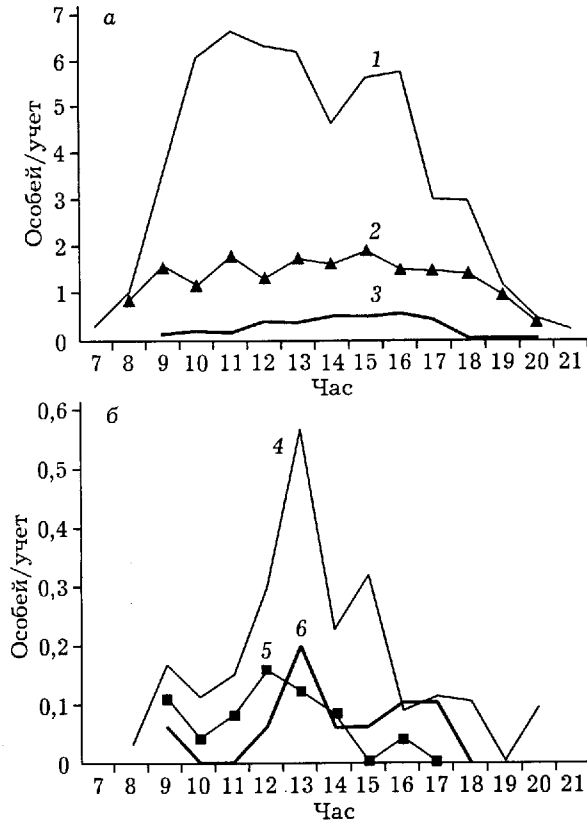


Рис. 3. Зависимость активности сирфид некоторых родов и видов от времени суток. а: 1 - *Eristalis*, 2 - *Eristalinus sepulchralis*, 3 - *Dasysyrphus*; б: 4 - *Neoscia*, 5 - *Xylota*, 6 - *Ceriana conorsoides*.

небольшой третий в дневное время. Последний ритм активности свойствен представителям родов *Syrphus*, *Anasimyia*, *Parhelophilus*, *Volucella*, а также *Episyrphus balteatus*, *Sphaerophoria scripta* (рис. 4, 5). Несмотря на то что периоды повышения численности этих журчалок несколько не совпадают, почти для всех них наибольшее обилие приходится на утреннее (с 9 до 12 ч) и вечернее (с 17 до 21 ч) время. Однако *Sphaerophoria scripta* и журчалки рода *Parhelophilus* максимальны после утреннего подъема между 15 и 17 ч. В условиях Нижнего Приамурья представители рода *Syrphus* обильны были, напротив, в дневное время (10-13 ч).

Самое раннее и позднее время активности характерно для *Platychyirus* и *Melanostoma*. Утренне-вечерний ритм журчалок этих родов объясняют пищевым рационом большинства видов, основу которого составляет пыльца анемофильных растений [4, 12]. Пыльники таких растений (осок и злаков) раскры-

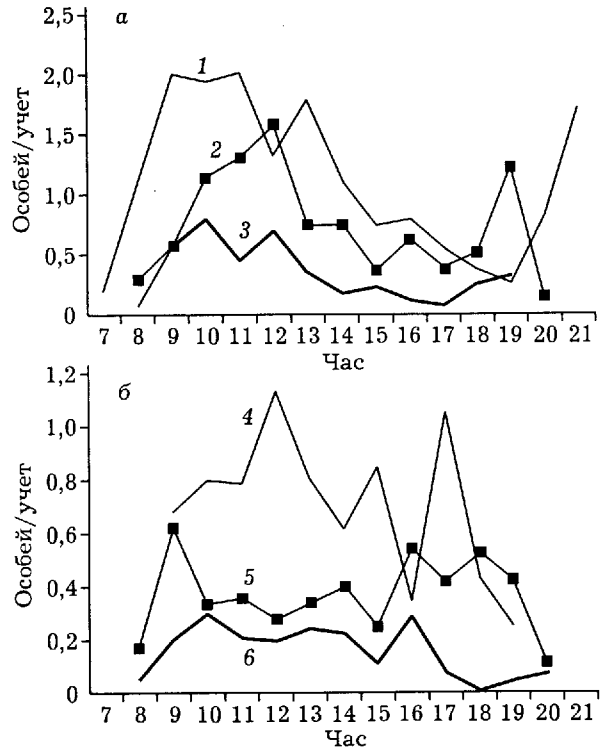


Рис. 4. Зависимость активности сирфид некоторых родов и видов от времени суток. а: 1 - *Platychyirus* + *Melanostoma*, 2 - *Syrphus*, 3 - *Episyrphus balteatus*; б: 4 - *Anasimyia*, 5 - *Volucella*, 6 - *Parhelophilus*.

ваются в утренние часы, и большая влажность пыльцы утром и вечером, по мнению этих авторов, способствует повышению аттрактивности пыльцы для сирфид в это время. В наших исследованиях ход численности *Platychyirus* и *Melanostoma* в течение дня оказался разным на сырых пойменных лугах в мае и внепойменных лугах в августе, хотя

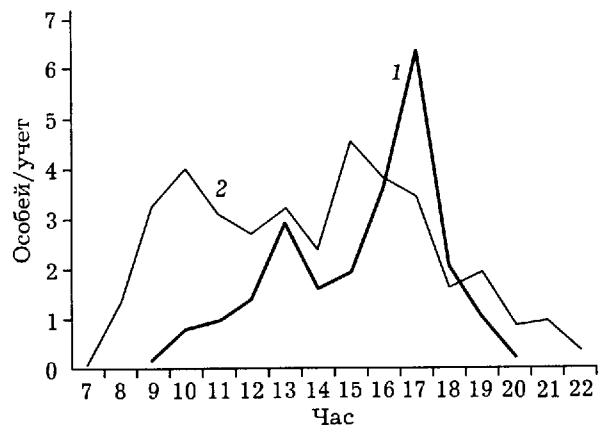


Рис. 5. Зависимость активности *Syritta pipiens* (1) и *Sphaerophoria scripta* (2) от времени суток.

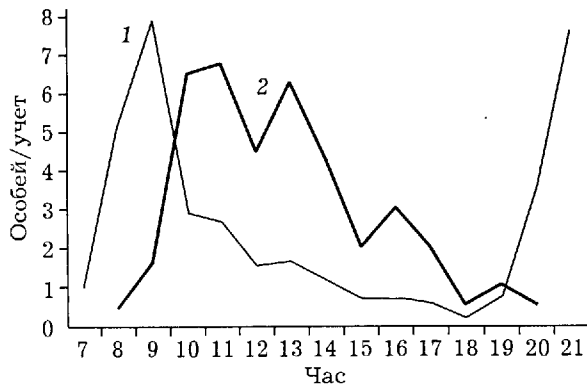


Рис. 6. Зависимость активности сирфид родов *Platycheirus* и *Melanostoma* от времени суток на сырых внепойменных (1) и сырых лугах речных пойм (2).

активность журчалок этих сезонных периодов во многом совпадает (рис. 6). На пойменном лугу в мае сбор журчалок осуществлялся с цветков калужницы болотной, а в августе – с разнотравья, в том числе и с болотницы болотной (осоковые). Вероятно, активность журчалок во многом зависит от времени цветения всех кормовых растений, а не только осоковых.

Следует отметить, что, несмотря на утренне-вечерний ритм активности представителей рода *Volucella*, максимальная численность разных видов наблюдалась в разное время. Так, *V. bombylans* в большем количестве встречался с 8 до 9 ч, тогда как *V. pellucens* обильнее в вечернее время – с 16 до 18 ч. *V. bombylans* в Нижнем Приамурье также был отмечен в раннее время – 5 ч 30 мин [4].

С вечерним ритмом активности в Южном Зауралье известен один вид – *Syrirta pipiens*. Общая продолжительность лёта мух этого вида составила 12 ч (см. рис. 5). С 9 до 13 ч обилие этого вида постепенно росло, затем, после общего спада численности, резко повышалось и максимального значения достигало в 17 ч. Это время вечернего периода активности в августе–сентябре, когда *Syrirta pipiens* был многочисленным.

Следует отметить скачкообразный характер суточной активности журчалок родов *Epistrophe* и *Mallota* (рис. 7). *Epistrophe* на протяжении всего светового дня появлялись только в трех интервалах времени – в 9–11, 13–15 и 17–19 ч. В промежуточные часы мухи не встречались. Общая продолжительность лета *Epistrophe* составила 11 ч. Для

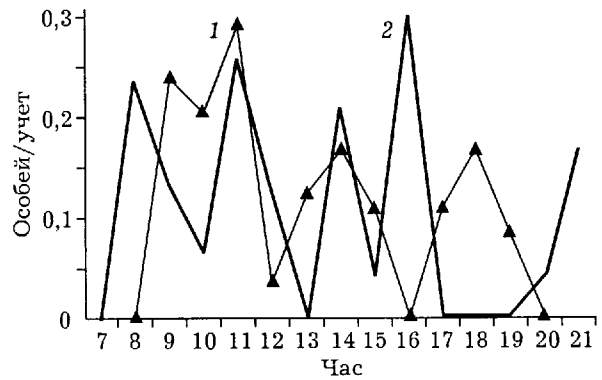


Рис. 7. Зависимость активности сирфид родов *Epistrophe* (1) и *Mallota* (2) от времени суток.

представителей рода *Mallota* в целом характерен 14-часовой период лёта – с 8 до 21. На протяжении этого периода журчалки активными были в определенный час. Ход численности сирфид этого рода принимает вид пятивершинной кривой (см. рис. 7). Особенностью активности *Mallota* является появление мух поздним вечером – в 21 ч, после трехчасового перерыва.

ВЫВОДЫ

1. В весенне-летний период независимо от месяца происходит смена сирфидокомплексов во времени.

2. Получены три основные границы ультрадианных периодов лёта сирфид – утренняя, вечерняя и дневная. Дополнительные границы, которые делят утро, день и вечер на два отрезка, обусловили выделение шести ультрадианных периодов.

3. В весенний, летний и осенний сезоны время прохождения и значимость границ отличаются, а также наблюдаются различия в составе видов журчалок и соотношении их численности. Несмотря на это, сходство между границами ультрадианных периодов населения мух-журчалок весеннего, летнего и осеннего периодов существенно.

4. Эдификаторами различия утренних и вечерних границ оказались *Melanostoma scalare*, *Platycheirus clypeatus*, *P. fulviventris*, *P. immarginatus*, *Chrysotoxum festivum*, *Ch. vernale*, *Sphaerophoria scripta*, *Syrirta pipiens*, *Helophilus parallelus*. Дневные границы связаны с увеличением численности, а затем с ее резким понижением представителей ро-

дов *Eupeodes*, *Epistrophe*, *Eristalis*, *Myathropa*, *Ceriana*, *Cheilisia*.

5. Наибольшее сходство видового состава и обилия сирфид прослеживалось ранним утром и поздним вечером, меньше похожи периоды остальных утренних и вечерних часов и дневного времени.

6. На основании значимых ультрадианных границ периодов лёта сирфид и сходства между периодами выделено четыре ритма активности мух-журчалок: утренний, дневной, вечерний и утренне-вечерний. Для журчалок родов *Epistrophe* и *Mallota* свойствен отличный от всех скачкообразный характер активности в течение дня.

За помощь в работе и участие в интерпретации полученных результатов искренне благодарю д-ра биол. наук Ю. С. Равкина, а также И. Н. Богомолу и Л. В. Писаревскую за математическую обработку данных.

ЛИТЕРАТУРА

1. В. Б. Чернышев, Суточные ритмы активности насекомых, М., Изд-во МГУ, 1984, 216.
2. В. Б. Чернышев, Экология насекомых, М., Изд-во МГУ, 1996, 304.
3. А. К. Багачанова, Фауна и экология мух-журчалок (Diptera, Syrphidae) Якутии, Якутск, 1990, 33–41.
4. Д. И. Грицкевич, Сиб. экол. журн., 2000, 7: 4, 431–435.
5. Л. В. Зиминая, Бюл. МОИП, Отд. биологии, 1957, 62: 4, 51–62.
6. В. А. Мутин, Систематика и эколого-фаунистический обзор отдельных отрядов насекомых Дальнего Востока, Владивосток, 1983, 100–109.
7. В. А. Мутин, Систематика, зоогеография и кариология двукрылых насекомых (Insecta: Diptera), 1992, 119–121.
8. R. Bankowska, Ann. Zool., 1961, 22: 15, 285–353.
9. N. Grosser, Entomologische Nachrichten, 1979, 23, 150–153.
10. C. T. Maier, G. P. Waldbauer, Ann. Entomol. Soc. of Amer., 1979, 72: 2, 237–245.
11. D. H. Morse, Ecology, 1981, 62: 1, 81–88.
12. В. А. Мутин, Двукрылые фауны СССР и их роль в экосистемах, 1984, 79–81.
13. Н. А. Уткин, Простейшие и беспозвоночные Курганской области, Курган, 1999, 363.
14. Большой энциклопедический словарь. Биология, М., Большая Российская энциклопедия, 2001, 864.
15. В. Л. Куперштох, В. А. Трофимов, Алгоритм статистической обработки информации, Новосибирск, 1974, 88–89.
16. Р. Л. Наумов, Птицы природного очага клещевого энцефалита Красноярского края, Автореф. дис. ... канд. биол. наук, Моск. обл. пед. ин-т, 1964, 29.
17. H.-D. Engelmann, Beitrag zur Arbeitstagung, 1978, 18, 378–380.
18. В. Н. Беклемишев, Биоценологические основы сравнительной паразитологии, М., Наука, 1970, 502.

Ultradian Activity Rhythms of Drone-Flies (Diptera, Syrphidae) in the Southern Trans-Urals

V. S. SOROKINA

According to the results of analysis of diurnal changes in the abundance of drone-flies, three main boundaries of the ultradian periods of flying were revealed: morning, day and evening. The transit time and solemnity of the borders differ in spring, summer and autumn. With the help of classification of the ordered objects, six common ultradian periods were revealed; quantitative characteristics of drone-fly population are reported for each of these periods. The best similarity of species composition and abundance of Syrphidae was observed early in the morning and late in the evening. Four rhythms of drone-fly activity were revealed: morning, day, evening, and morning-evening. A jumpwise character of activity during a day is characteristic of the drone-flies of *Epistrophe* and *Mallota* genus.