

**ЖИЗНЕННЫЕ ЦИКЛЫ ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫХ ВИДОВ ПОДЕНОК
(INSECTA, EPHEMEROPTERA)**

Т.М. Тиунова

*Биолого-почвенный институт ДВО РАН, пр. 100 лет Владивостоку, 159,
Владивосток, 690022, Россия, E-mail: tiunova@ibss.dvo.ru*

На основе собственных и литературных данных приведены типы жизненных циклов для 49 видов поденок, населяющих реки юга Дальнего Востока. Из всех исследованных видов 80% имеют унивольтинный (унивольтинный зимний, летний и летне-зимний) и 20% мультивольтинный (бивольтинный летний и зимне-летний) цикл развития. Наиболее часто унивольтинный цикл развития встречается у поденок семейств Ephemerellidae и Heptageniidae. Из 34 исследованных видов этих семейств таковой цикл имели 24 вида. Для представителей семейства Baetidae в большей мере характерен мультивольтинный цикл развития.

**LIFE CYCLES OF THE FAR EASTERN MAYFLY SPECIES
(INSECTA, EPHEMEROPTERA)**

T.M. Tiunova

*Institute of Biology and Soil Science, FEB RAS, 159 Stoletiya Vladivostoka Ave.,
Vladivostok, 690022, Russia. E-mail: tiunova@ibss.dvo.ru*

Based on own and literature data, the types of life cycles for 49 species of mayflies inhabiting the rivers of the southern Far East are presented. Among studied species of mayflies, 80% have univoltinny (univoltinny winter, summer and summer-winter) cycle of development and 20% - multivoltinny (bivoltinny summer and winter and summer) one. The most frequently univoltinny cycle of development is observed in the mayflies of families Ephemerellidae and Heptageniidae: 24 species out of 34 studied of these families have this cycle. Multivoltinny cycle of development is largely characteristic for representatives of the family Baetidae.

Первые сведения по жизненным циклам поденок относятся к началу 1920-х годов (Clemens, 1913; 1915; 1917; Morgan, 1913; Murphy, 1922; Needham, 1927; Percival, Whitehead, 1926; Traver, 1925). И хотя в течение 30-х и 40-х годов исследования постепенно набирали темп, вехой этих исследований можно считать 1957 г., когда Т. Макан (Macan, 1957) опубликовал свою работу по жизненным циклам нескольких Британских видов поденок и для каждого вида представил данные размерно-возрастного состава личинок в течение всего цикла развития. Эта работа впоследствии стала образцовой для многих исследователей. В 60-х и 70-х годах поток информации по жизненным циклам поденок растет очень быстро. Однако именно в этот период основной аспект направлен на компьютерный анализ количественных исследований сообществ и работы с описанием жизненного цикла не имеют исследовательского приоритета. И хотя данные по жизненным циклам продолжают накапливаться, но в большей части в очень сжатой форме. В конце 70-х, начале 80-х годов интерес к жизненным циклам поденок, как к неотъемлемой части процессов всего сообщества и, следовательно, необходимого для интерпретации этих процессов, вновь возрастает. В 1978 году в Канаде проводится симпозиум, всецело посвященный жизненным

циклом. Одним из результатов этого симпозиума стала статья Т. Уотерса (Waters, 1979), посвященная влиянию данных по жизненным циклам на оценку продукции бентических беспозвоночных. Несомненный интерес вызвала и статья Х. Клиффорда (Clifford, 1982), в которой был проведен подробный анализ данных по жизненным циклам поденок. Автор на основании обработки 400 литературных источников, посвященных исследованиям жизненных циклов, проанализировал 718 типов жизненных циклов для 297 видов поденок и показал, что наиболее прогрессивным у личинок поденок является унивольтинный жизненный цикл. Из всех исследованных им случаев такой тип обнаружен у 60 % поденок и характерен для семейств Ephemerellidae и Heptageniidae. Второе место по распространенности занимают поденки, имеющие мультивольтинные циклы (30 %), т.е. виды поденок, которые имеют две или три генерации в течение жизненного цикла. Такой тип жизненного цикла свойственен для представителей сем. Baetidae. В этот же период, для некоторых видов поденок, обитающих на Дальнем Востоке, детальная классификация жизненных циклов была проведена И.М. Леванидовой (1982). Автор, учитывая, что характер жизненных циклов связан с географическим происхождением поденок, выделяет два основных типа: перенирующее и темперирующее развитие унивольтинных видов.

С 80-х годов информация по жизненным циклам поденок продолжает расти, но приобретает новую направленность – жизненный цикл, как этап к продукционным исследованиям поденок и в дальнейшем к пониманию их функциональной роли в сообществе (Тиунова, 1989; 1993; Phillips et al., 1994; Dudgeon, 1996; González et al., 2000, 2001, 2003; Chung, 2005; Yan, Li, 2007; Cid et al., 2008; Hwang et al., 2009 и др.).

В течение жизненного цикла поденки имеют большое число постэмбриональных линек, которое варьирует между 10 и 50, а наиболее чаще встречающееся от 15 до 25 (Fink, 1980; Тиунова, 1982, 1993). Самое большое количество линек, а соответственно и стадий от 40 до 45 отмечено у *Stenacron canadense* (Walcer) (Ide, 1935), самое низкое – 12 – у *Baetisca rogersi* Berner (Pescador, Peters, 1974). Число стадий может варьировать даже у видов, отродившихся в одних и тех же условиях (Brittain, 1976; Clifford et al., 1979; Degrange, 1959). Из-за большой трудоемкости выделения стадий их число определено лишь у немногих видов (Degrange, 1959; Brittain, 1975; Clifford et al., 1979). Поэтому чаще всего на основании морфологических признаков ведется выделение возрастных групп (Леванидова, Рубаненикова, 1965; Леванидова, 1968; Fink, 1980; Тиунова, 1982, 1993), которые объединяют сразу несколько стадий. Эти данные полезны при оценке сложных моделей жизненных циклов (Svensson, 1977; McCafferty, Huff, 1978), исследовании факторов среды на рост и выживаемость (Cianciara, 1980), сравнении данных, полученных в природных условиях и в лаборатории (Pescador, Peters, 1974; Cianciara, 1980).

Цель настоящей работы состояла в проведении анализа жизненных циклов дальневосточных видов поденок на основании литературных данных и обширных материалов, собранных в различных водотоках в течение последних 25 лет.

Типы жизненных циклов

Большинство категорий, таких как унивольтинный, мультивольтинный и семивольтинный, используемых при классификации жизненных циклов поденок не нуждаются в объяснении. При этом ряд авторов использует в качестве критерия комбинаций вольтинизма – продолжительность развития яиц и скорость нимфального роста (Landa, 1968; Леванидова, 1968; Sowa, 1975; Macan, 1978; Clifford, 1982). Каждый из этих трех основных типов делятся авторами на более специфические категории, которые отражают более детальные различия в жизненных циклах (Clifford, 1982; Landa, 1969; Леванидова, 1982).

Ниже приводим типы жизненных циклов, используя классификацию Х. Клиффорда (Clifford, 1982):

Унивольтинный жизненный цикл – U

U_w – унивольтинный зимний цикл, популяция зимует в нимфальной стадии.

U_s – унивольтинный летний цикл, отрождение, рост и вылет имаго происходит летом, популяция зимует в стадии яйца.

U_s-U_w – унивольтинный летне-зимний цикл, когда большая часть новой генерации зимует в стадии яйца, но небольшая часть популяции зимует в нимфальной стадии.

Мультивольтинный жизненный цикл – М

MV – бивольтинный жизненный цикл.

MV_{ss} – бивольтинный летний цикл, с последующими летними генерациями, популяция зимует в стадии яйца.

MV_{ws} – бивольтинный зимне-летний цикл. Имеется зимующая генерация в нимфальной стадии и одна летняя генерация.

MP – поливольтинный цикл, где имеется три или более генераций в году, обычно состоит из двух или более летних генераций и зимующей генерации в нимфальной стадии.

Семивольтинный жизненный цикл – S

$2Y$ – семивольтинный цикл со временем развития генерации около двух лет (ближе к двум, чем к одному).

$3Y$ – семивольтинный цикл со временем развития генерации ближе к трем годам, чем к двум.

Жизненные циклы некоторых дальневосточных видов поденок

***Drunella aculea* Allen**

Приморский и Хабаровский края, Амурская область, Южный Сахалин. Корея, Северо-восточный Китай.

Это один из самых крупных представителей сем. Ephemerellidae, достигающий в длину 21 мм и имеющий массу тела более 200 мг. Вид отнесен к группе психроритрофилов (Тиунова, 2005), имеет унивольтинный зимний жизненный цикл (U_w) (Тиунова, 1982; 1993), широко распространен в горных и предгорных реках с галечно-каменистым дном. Наиболее северной точкой его обитания является р. Иски, впадающая в залив Счастья, расположенный несколько севернее устья р. Амур. Северо-западная граница ареала проходит по бассейну верхнего течения р. Бурея, а западная ограничена бассейном среднего течения р. Бурея (р. Дикан, Амурская область) (Тиунова, 2014, наст. сб.).

На основании степени развития крыловых чехликов для *D. aculea* выделено пять условных возрастных групп. Коэффициент прироста ширины головной капсулы между линьками во всем диапазоне размеров составляет 1,08–1,25, в среднем 1,13; общее число линек за период развития личинок составляет 23 (Тиунова, 1982).

В донном сообществе среднего течения р. Кедровая личинки *D. aculea* доминируют по биомассе, составляя в среднем за год 3 г/м², или 38 % от всей среднегодовой биомассы личинок поденок (Тиунова, 1982, 1993). Отрождение личинок происходит в июле – в начале августа. В течение первых месяцев жизни личинки наиболее часто линяют. Межлиночный интервал с массой тела 0,1–3,0 мг составляет 8–10 суток, у более крупных – 13–14 суток. С января по март темп роста у них заметно замедляется. Продолжительность межлиночного интервала при этом превышает 45 суток. В весенние месяцы, с апреля по июнь, у животных отмечено значительное увеличение всех размерных показателей. К маю более 50 % как самцов, так и самок переходят в последнюю стадию развития, а в июне у большинства наиболее крупных личинок обнаруживается готовность к переходу в крылатую фазу. Вылет имаго заканчивается в первой декаде июля.

Развитие личинок *D. aculea* в других водоемах юга Дальнего Востока также имеет унивольтинный зимний цикл развития. При этом по данным И. Леванидовой (1968) для личинок из ручья реокрена Старая Тепловская протока характерен интенсивный рост в зимний период, в отличие от данных, полученных на р. Кедровая (Тиунова, 1982, 1993), где отмечена задержка роста в этот период. В то же время на протяжении всего ареала, сроки

вылета имаго приходится на июнь. Исключение составляет р. Иски (Леванидова, 1968), где вылет имаго сдвигается на июль – первую половину августа.

Drunella solida Bajkova

Приморье, Еврейская Автономная область. Корея.

Взрослые личинки *D. solida* среднего размера – до 15 мм длиной, масса тела около 50 мг. Вид отнесен к группе эвриритробионтов, имеет унивольтинный зимний цикл развития (U_w). Личинки населяют горные и предгорные реки с гравийно–галечным грунтом. Везде не многочислен. Наиболее северной точкой обитания *D. solida* является р. Тучная, приток р. Бикин (Тиунова и др., 1997), западная – р. Биджан.

У личинок *D. solida*, как и у *D. aculea*, на протяжении всего периода развития выделено пять возрастных групп (Тиунова, 1982, 1993). Коэффициенты увеличения ширины головной капсулы после сброса экзувия лежат в пределах 1,09–1,25, в среднем 1,15, а количество линек за период развития составляет 21.

На участке основного русла р. Кедровая среднегодовая плотность личинок была равной 60 экз/м², биомасса – 0,24 г/м². В течение осенне-зимних месяцев животные 10–11 раз линяют, однако к марту только 4 % особей достигает II возраста, основная же масса личинок все еще остается в I возрастной группе. Повышение температуры воды в апреле вызывает начало интенсивного роста. Животные часто линяют. Межлиночный интервал у особей с массой тела до 5,0 мг составляет 10 суток, у более крупных – 14–15 суток. В мае рост настолько ускорен, что в начале июня уже не встречаются личинки I возраста, количество личинок II возраста уменьшается до 17 %, а доля особей III возраста составляет 83 %. В конце июня популяция представлена животными только IV и V возрастных групп, причем количество самок V возраста составляет 34 %, а самцов – 76 %. У крупных животных на это время приходится закладка генеративных продуктов, после чего продолжительность межлиночного интервала увеличивается до 23–25 суток. В июле у большинства личинок обнаруживается готовность к переходу в крылатую фазу. Затем происходит массовый вылет имаго, который в конце июля влечет за собой падение численности личинок на грунте до 6 экз/м². Имаго вылетают за 10–14 дней.

Drunella triacantha Tshernovae

На Дальнем Востоке вид распространен от Чукотки до Приморья, Камчатка, о-ва Курильского архипелага, Сахалин; Сибирь, Алтай. Япония, Корея, Монголия.

Средние размеры личинок: длина до 12 мм, масса тела около 50 мг. Вид отнесен к группе гемиритрофилов (Тиунова, 2005), имеет унивольтинный зимний цикл развития (U_w) (Тиунова, 1993). Населяет реки различного типа, за исключением тепловодных. В предгорных участках крупных рек и их протоках заселяет песчано-каменистую рипаль. У этого вида выделено пять возрастных групп (Тиунова, 1982), общее число линек при коэффициенте прироста ширины головной капсулы 1,15 (1,08–1,22) составляет 21.

На исследованном участке р. Кедровая средняя за год численность личинок составляет около 25 экз/м², биомасса – 0,29 г/м². Отрождение молоди нового поколения приходится на сентябрь–начало октября. За осенне-зимний период личинки проходят 8–9 линек, тем не менее, к марту все еще остаются в I возрастной группе. Основной рост личинок *D. triacantha* приходится на весенне-летние месяцы. Продолжительность межлиночного интервала подобна таковому у *D. solida* – от 10 до 13–14 суток. В начале июня популяция представлена личинками II возрастной группы, а концу месяца многие достигают III и IV возраста. В июле же практически 90 % личинок принадлежит V возрастной группе. В этот период у животных начинается закладка половых продуктов и продолжительность межлиночного интервала увеличивается до 20–23 суток. В конце июля – начале августа начинается вылет имаго, который продолжается 10–12 дней.

Сравнение данных возрастного состава личинок *D. triacantha* из различных рек показывает некоторые различия (табл. 1). Так в р. Кедровая на 6 июня практически 96 %

Таблица 1

Динамика развития и размерно-возрастной состав личинок *Drunella triacantha*

Дата	Водоем	n	L, мм	Dk, мм	Возраст	T °C
Приморский край						
3-9 июля 1992 г.	р. Малиновка	3	6,3-8,4	1,6-1,9	III	
		4	7,8-9,0	1,8-2,0	IV	
		4	9,0-12,0	2,0-2,2	V	
27 мая 1992 г.	р. Уссури	14	4,6-5,9 (5,3)	1,2-1,5 (1,3)	II	7,2
		17	5,6-7,5 (6,3)	1,4-1,7 (1,5)	III	
		1	6,4	1,5	IV	
Хабаровский край						
7-12 июня 1995 г.	р. Хор	9	3,7-5,4 (4,7)	1,0-1,3 (1,2)	II	
		7	4,5-6,6 (5,5)	1,2-1,5 (1,3)	III	
12-14 июня 1990 г.	р. Обильная	5	4,3-6,2 (5,5)	1,1-1,3 (1,3)	III	6-7
		18	4,8-7,0 (5,9)	1,3-1,6 (1,4)	IV	
16-20 июня 1994 г.	р. Амгунь	30	2,7-5,2 (3,9)	0,9-1,3 (1,0)	II	
		2	4,3-4,6	1,1-1,2	III	
		1	4,9	1,3	IV	
24-29 июня 1997 г.	р. Тумнин	2	4,9-6,9	1,1-1,5	II	
		17	5,0-8,7 (6,6)	1,2-1,8 (1,5)	III	
		8	5,1-9,5 (7,9)	1,3-2,0 (1,7)	IV	
25-27 июня 1999 г.	р. Охота	17	3,7-6,0 (4,9)	1,0-1,3 (1,2)	II	10,4-11,6
		10	5,2-6,7 (5,7)	1,2-1,4 (1,3)	III	
		4	5,0-6,4	1,3-1,5	IV	
18 августа 1998 г.	р. Улья	6	10,1-10,7 (10,4)	2,0-2,1 (2,1)	V	14,4
Сахалинская область						
10 августа 1997 г.	ручьи о. Шумшу	18	10,0-12,5 (11,2)	1,9-2,2 (2,1)	V	16,0
16 августа 1997 г.	ручьи о-ва Парамушир	5	6,7-8,8 (8,1)	1,5-1,7 (1,6)	IV	9,0
		46	8,2-10,7 (9,6)	1,8-2,0 (1,9)	V	

Примечание. n – число экземпляров, L – длина тела, Dk – ширина головной капсулы, в скобках приведено среднее значение.

животных находились во II возрастной группе, тогда как в р. Уссури на 27 мая около 50 % личинок достигли III возраста. В других, более северных водотоках, таких как Амгунь, популяция личинок на 16-20 июня состояла на 100 % из особей II возраста. В этот же период возрастной состав личинок *D. triacantha* р. Тумнин состоял из 63 % особей III возраста, 30 % – IV возраста и лишь 7 % личинок II возрастной группы.

Вылет *D. triacantha* в реках Приморья начинается в конце июля, в реках Хабаровского края в первой декаде августа. Самые поздние сроки вылета отмечены нами для островов Парамушир и Шумшу (Курильский архипелаг) (16-20 августа 1999 г.), р. Хетана (север Хабаровского края) (23 августа 1998 г.). По данным И. Леванидовой (1968) взрослые нимфы *D. triacantha* отмечались даже в сентябре (р. Иски). Учитывая, что *D. triacantha* является теплолюбивым видом, интенсивный рост которого после длительной зимней диапаузы начинается при достижении воды 4 °C (Тиунова, 1993), сдвиги в развитии личинок этого вида связаны с тем, что необходимая начальная температура роста (t_0) достигается в реках в разные сроки. Так в р. Кедровая средние даты перехода температуры воды 4 °C приходятся на апрель (табл. 2), в реках Уссури, Малиновка, Хор, Анюй – на май, а в ре-

Таблица 2
Средние даты перехода температуры воды через 4 и 10 °С*

Водоток	Весна		Осень	
	4 °С	10 °С	4 °С	10 °С
р. Амгунь	5.06	11.07	-	-
р. Иски	июнь	июль	сентябрь	октябрь
р. Анюй	20.05	июнь	20.09	-
р. Хор	май	июнь	октябрь	ноябрь
р. Б. Уссурка	май	июнь	сентябрь	октябрь
р. Малиновка	май	май	октябрь	ноябрь
р. Кедровая	апрель	май	октябрь	ноябрь
р. Кирпичная	июнь	июнь	сентябрь	октябрь

Примечание. * – данные по температуре приведены по: Ресурсы..., 1972

Базова, 2010), Япония, Корея.

Личинки среднего размера длиной до 11 мм и массой тела около 40 мг. Вид отнесен к группе гемиритрофилов (Тиунова, 2005), имеет унивольтинный летне–зимний цикл развития (U_{w-s}). Населяет реки различного типа, за исключением тепловодных. Личинки населяют гравийно-песчано-галечные грунты, чаще по всему профилю реки. Как и для других видов этого рода, для *D. cryptomeria* выделено пять условных возрастных групп. Коэффициенты прироста ширины головной капсулы в момент сброса экзувия изменялись в пределах 1,08-1,27, в среднем 1,15 и общее число линек за период развития составляет 21.

В метаритрали р. Кедровая их среднегодовая плотность составляла 1330 экз/м², биомасса – 0,33 г/м². Отрождение личинок нового поколения приходится на конец сентября - октябрь, когда температура воды еще достаточно высокая. В этот период животные успевают 4-5 раз полинять. Зимой личинки практически не растут, и в марте популяция состоит из животных I возраста. В мае-июне рост заметно усиливается, и животные начинают интенсивно линять. Продолжительность межличиночного интервала у особей с массой тела 0,3-0,5 мг составляет 8-10 суток, у более крупных 13-14 суток. В июне популяция состоит из личинок II, III и IV возрастных групп. Причем если в начале июня отмечено всего 2 % особей IV возраста, то к концу июня их доля возрастает до 80 %. В июле у крупных личинок в период закладки половых продуктов продолжительность межличиночного интервала составляет 20-23 суток. В популяции преобладают личинки последней, V возрастной группы. В конце июля начинается вылет имаго. Лет растянут, и продолжается до начала сентября.

Для личинок *D. cryptomeria* характерна разновозрастность личинок в течение периода роста. Эта особенность сохраняется для всех исследованных водотоков (табл. 3). Особенно ярко оно выражено для рек о-ва Кунашир, когда на 1-3 августа популяция была представлена личинками от II до V возраста, при этом часть личинок была готова к переходу в крылатую фазу. Это подтверждает наши предположения о том, что часть популяции зимует в стадии яйца и начинает отрождаться только весной в апреле-мае и вероятно продолжается до первой декады июня. Так для р. Кедровая было показано, что численность личинок в марте составляла 1100 экз/м², в то время как к апрелю она возросла в четыре раза и достигла 4620 экз/м² (Тиунова, 1982, 1993).

У личинок *D. cryptomeria* отмечено значительное варьирование в размерах. Наиболее крупные средние показатели длины и ширины головной капсулы у личинок отмечены нами для рек о-ва Кунашир (табл. 3).

как Амгунь, Иски, Кирпичная – лишь на июнь. Учитывая этот факт нетрудно установить сроки вылета *D. triacantha* для любого региона, зная, что продолжительность развития личинок после начала интенсивного роста составляет 130-140 дней.

Drunella cryptomeria (Imanishi)

Приморский и Хабаровский край, Еврейская Автономная область, Амурская область (Тиунова, Тиунов, 2007), Сахалин, о-ва Курильского архипелага, Читинская область (наши данные). Монголия (Тиунова,

Таблица 3

Динамика развития и размерно-возрастной состав личинок *Drunella cryptomeria*

Дата	Водоем	n	L, мм	dk, мм	Возраст
27 июля 1992 г.	р. Уссури (Приморье)	2	6,1-7,3	1,5-1,8	IV
		3	7,7-8,2	1,8-2,0	V
17-18 июня 1990 г.	р. Арму (Приморье)	6	3,0-4,3	0,9-1,1	II
		6	3,5-4,1	1,0-1,1	III
		4	3,8-5,4	1,1-1,4	IV
1-3 августа 1994 г.	р. Лесная (о-в Кунашир)	2	4,0-4,2	1,0-1,2	II
		4	4,9-5,9	1,3-1,4	III
		6	5,7-8,1	1,4-1,8	IV
		64	7,7-10,8	1,8-2,4	V

Примечание. Обозначения см. табл. 1

Drunella lepnevae Tshernova

Юг Дальнего Востока, Южный Сахалин, Сибирь, Алтай. Монголия, Корея.

Крупный вид, длиной до 10 мм и массой тела около 40 мг; отнесен к группе психоритробионтов, имеет унивольтинный зимним циклом развития (U_w). Населяет горные и предгорные реки. Личинки предпочитают каменисто-галечные грунты.

В среднем течении р. Кедровая на участке плес-перекат личинки *D. lepnevae* отмечены в микробиотопах Скопление листьев на перекаате и Зона перехода плеса в перекаат

Таблица 4

Динамика развития и размерно-возрастной состав личинок *Drunella lepnevae*

Дата	Водоем	n	L, мм	dk, мм	Возраст
Приморский край					
27 мая 1992 г.	р. Уссури	3	3,2-4,1	0,9-1,1	II
		2	4,5-5,5	1,3	IV
3 июля 1993 г.	р. Уссури	1	9,3	1,9	V
10 июня 1990 г.	р. Лагерная	1	2,9	0,8	II
		6	2,7-3,7	0,8-1,1	III
11 июня 1990 г.	р. Обильная	8	2,5-4,5	0,7-1,0	II
		1	3,8	1,0	III
3 июля 1992 г.	р. Малиновка	1	5,5	1,3	IV
		6	7,8-8,0	1,5-1,7	V
Хабаровский край					
7 июня 1995 г.	р. Хор	6	3,1-4,2	0,9-1,0	II
		3	3,6-4,4	1,0-1,1	III
17-17 июня 1995 г.	р. Хор	1	5,4	1,2	II
		2	5,9-6,2	1,4-1,5	IV
		3	5,5-7,2	1,5-1,7	V
24-27 июня 1997 г.	р. Тумнин	3	4,0-4,8	1,0	II
		2	4,8-5,0	1,1	III
		3	4,2-6,5	1,1-1,4	IV

Примечание. Обозначения см. табл. 1

(Тиунова, 2008). Вылет *D. lepnevae* продолжается в течение июля и до начала августа. По данным И.М. Леванидовой (1968) для р. Иски зрелые перед вылетом нимфы отмечались в середине августа. Молодое поколение, по-видимому, появляется в конце августа, первой половине сентября. Зимних сборов мы не имеем, а самые ранние личинки этого вида, достигшие II возрастной группы ($d_k = 0,55$, $L = 1,6$ мм) в р. Кедровая были встречены в пробах за 24 апреля 1993 г. В период с 9 мая по 10 июня отмечается увеличение ширины головной капсулы личинок. Так средняя ширина головной капсулы 9 мая составляла 0,6 мм, 24 мая – 0,8 мм и 10 июня – 0,9 мм. Рост личинок *D. lepnevae* хорошо просматривается и на примере других рек Приморья (табл. 4). Например, в р. Уссури 27 мая популяция была представлена личинками II–IV возрастных групп. В первой половине июня в реках Лагерная, Обильная (басс. р. Б.Уссурка), Хор – в основном личинками II и III возрастов. Однако уже во второй половине июня в реках Хор и Тумнин большинство личинок достигают IV и V возрастных групп, а в реках Уссури и Малиновка 3 июля собраны личинки только IV и V возрастов. По-видимому, как и у других видов сем. Ephemerellidae интенсивный рост личинок начинается при достижении температуры воды 4 °С. Возрастной состав личинок в исследованных реках довольно однотипен и представлен, например, в первой половине июня в реках Лагерная, Обильная (басс. р. Б.Уссурка), Хор личинками II и III возрастов.

***Cincticostella levanidovae* Tshernova**

Приморье, басс. Уссури и Амура, Южный Сахалин. Северо-восточный Китай, Корея.

Личинки средних размеров: длина до 12 мм, масса тела около 40 мг. Вид отнесен к группе гемиритрофилов (Тиунова, 2005), имеет унивольтинный зимний (U_w) цикл развития. Личинки населяют горные и предгорные водотоки с галечно-каменистым дном. Коэффициент прироста ширины головной капсулы в период сброса шкурки незначительно отличаются от таковых у других представителей рода *Drunella* и лежат в пределах 1,0–1,21, в среднем 1,14. Общее число линек за период развития составляет 22.

На исследованном участке р. Кедровая среднегодовая численность личинок насчитывает 24 экз/м², биомасса 0,15 г/м², что составляет соответственно 0,33 и 2,2 % от общей среднегодовой численности и биомассы всех видов поденок. Отрождение личинок нового поколения происходит со второй половины августа по сентябрь (Тиунова, 1993). В популяции преобладают личинки I и II возрастных групп. В октябре–ноябре животные в массе скапливаются на перекатах среди листового опада. В этот период межличиночный интервал у них не превышает 10–12 суток. Популяция представлена личинками II, III и даже IV возрастных групп, причем более 60 % животных находится в III возрастной группе. Хотя продолжительность межличиночного интервала зимой превышает 30 суток, в популяции наблюдается заметное, до 78–80 %, увеличение количества личинок IV возрастной группы, и соответственно, уменьшение до 4–8 % доли животных III возраста. В весенние месяцы по мере повышения температуры воды рост личинок заметно усиливается и одновременно на участке основного русла отмечается падение численности животных до 9–10 экз/м². Это обусловлено тем, что большая часть особей, достигшая последнего, V возраста, мигрирует в прибрежные затишные участки реки, откуда в дальнейшем происходит вылет имаго. Массовый вылет приходится на вторую половину мая и заканчивается в первых числах июня. Однако единичные экземпляры взрослых личинок могут отмечаться в реке и в конце июня. Таким образом, *C. levanidovae* развивается в течение большей части года, с незначительной задержкой в зимний период. Подобное развитие для этого вида характерно и для других водотоков. По данным И.М. Леванидовой (1968), в реках Хор, Немпту, Ясноморка зрелые личинки были собраны в конце мая – в первых числах июня.

***Ephemerella aurivillii* Bgtss.**

Широко распространенный вид. На Дальнем Востоке от Приморья до Чукотки, Сахалин, о-ва Курильского архипелага, Камчатка, Ангара, Алтай. Северная Европа, Япония, Корея.

Крупный вид: до 14 мм длиной и около 50 мг массой тела. Вид отнесен к группе гемиротрофилов, имеет унивольтинный зимний цикл (U_w). Личинки *E. aurivillii* населяют реки и ручьи различных типов. Предпочитают селиться на умеренном и медленном течении; обильно населяют коряги, крупный древесный детрит с примесью листового опада, песчано-илистые и галечно-песчаные грунты; обрастания мха на камнях и биотопы с высокой растительностью.

Вылет *E. aurivillii* по данным И. М. Леванидовой (1968) происходит во второй половине мая – июне, в реках Немпту, Иски в июне–июле, в реках Камчатки с июня по август включительно (Леванидова, 1972). По нашим данным вылет этого вида для рек Золотая (о-в Кунашир), Тумнин, Амгунь, Кухтуй, Булгинка приходится на вторую половину июня; в реках Зева (басс. р. Бикин), Лантарь (Приохотье), на конец июля. Самые поздние сроки вылета – первая декада августа отмечены для рек Алдома и Хетана (Приохотье). Новое поколение отрождается сразу после откладки яиц и начинает интенсивно расти. Так в р. Охота на 25–27 июня (табл. 5) популяция была представлена личинками IV и в основном V возрастов, часть из которых была готова к переходу в крылатую фазу. На 1–5 августа личинки нового поколения достигают уже II возраста. Подобная картина отмечена и для р. Булгинка. По данным И.М. Леванидовой (1972), рост популяции в реках Камчатки продолжается до середины ноября, после чего наступает зимняя задержка роста, а в конце

Таблица 5

Динамика развития и размерно-возрастной состав личинок *Ephemerella aurivillii*

Дата	Водоем	n	L, мм	Dk, мм	Возраст
Приморский край					
27 мая 1992	р. Уссури	6	10,4-12,3 (11,4)	2,0-2,3 (2,1)	V
11-14 июня 1990 г.	р.Б. Уссурка	5	8,5-9,7 9,1)	1,7	IV
Хабаровский край					
7 июня 1995 г.	р. Хор	2	8,7-9,1	1,7	IV
		8	8,0-11,1 (9,7)	1,6-2,1 (1,9)	V
16-17 июня 1994 г.	Басс. р. Амгунь: реки Аякит, Сулук	5	5,7-8,0 (6,9)	1,1-1,5 (1,3)	III
		8	6,1-9,5 (8,1)	1,3-1,8 (1,6)	IV
		3	8,6-10,5	1,7-2,0	V
18-22 июня 1994 г.	р. Амгунь	1	6,1	1,2	III
		4	7,0-9,4	1,4-1,8	IV
		8	8,0-11,5 (10,0)	1,6-2,1 (1,9)	V
26-29 июня 1997 г.	р. Тумнин	11	9,3-11,6 (10,4)	1,8-2,1 (1,9)	V
25-27 июня 1999 г.	р. Охота	1	9,2	1,6	IV
		6	8,6-10,9 (10,2)	1,8-1,9 (1,9)	V
29 июня 1999 г.	р. Кунаш	2	7,8-8,0	1,5-1,6	IV
		9	9,5-13,1 (11,1)	1,8-2,1 (1,9)	V
30 июня 1999 г.	р. Булгинка	2	6,6-7,4	1,5	IV
1-5 августа 1998 г.	р. Охота	11	3,6-5,2 (4,3)	0,8-1,1 (0,9)	II
		1	4,0	1,0	III
5 августа 1998 г.	р. Булгинка	14	3,0-5,3 (3,9)	0,7-1,0 (0,8)	II
		3	5,0-5,6	1,0-1,1	III
Сахалинская область					
28 июля 1998 г.	о. Дальнее (о-в Кунашир)	1	9,1	1,7	IV
		4	10,6-12,2	1,9-2,0	V

Примечание. Обозначения см. табл. 1

мая личинки вновь начинают расти. Таким образом, как и для *D. triacantha*, величина t_0 лежит в пределах 4 °С. Основной рост личинок приходится на более высокие температуры воды. Возрастной состав личинок для различных рек однотипен и представлен, например, в июне личинками IV и V возрастов (табл. 5). Для рек Камчатки (Леванидова, 1972) отмечается несколько иная картина. Период лета там происходит в течение июля-августа. При этом отмечается высокая неоднородность возрастного состава личинок.

Ephemerella kozhovi Tshernova

Приморский и Хабаровский край, Еврейская АО, Сахалин, Камчатка. Корея, Северо-Восточный Китай.

Личинки средних размеров: до 10 мм длиной и около 12 мг массой тела. Вид отнесен нами к группе гемиротрофилов (Тиунова, 2005), имеет унивольтинный зимний цикл (U_w). Личинки предпочитают селиться на умеренном и медленном течении на галечно-песчаных грунтах. Так, в среднем течении р. Кедровая на участке плес-перекат в весенне-летний период личинки входили в разряд субдоминантов по численности в микробиотопах *Береговая зона плеса и слива, Плесовая сторона с подтоком грунтовых вод и Береговая зона переката* (Тиунова, 2008). По биомассе доминировали в микробиотопе *Плесовая сторона с подтоком грунтовых вод*, достигая 37,6 % всего сообщества поденок.

Вылет имаго по данным И.М. Леванидовой (1968) продолжается все лето, со второй половины июня по сентябрь. По нашим данным вылет *E. kozhovi* для рек Кедровая, Серебрянка (Приморье), Тумнин (Хабаровский край), Лантарь (Приохотье) приходится на вторую половину июля, и лишь в р. Хор собраны имаго этого вида во второй половине июня. По-видимому, отрождение нового поколения приходится сразу после откладки яиц. По данным И. Леванидовой (1968) в конце лета и осенью в ряде рек были собраны личинки нового поколения, достигшие в длину 2,5–3,0 мм. Из реокрена Тепловская речка молодые личинки *E. kozhovi* (II и III возрастная группы) присутствовали в апрельских пробах. Нами в р. Кедровая так же были зарегистрированы личинки этого вида 24 апреля 1993 г., достигшие ширины головной капсулы в среднем 0,6 мм. После этого отмечен интенсивный рост личинок и к 26 июня они достигают дефинитивных размеров и готовы к переходу в крыла-

Таблица 6

Динамика развития и размерно-возрастной состав личинок *Ephemerella kozhovi*

Дата	Водоем	n	L, мм	dk, мм	Возраст
Приморский край					
27-29 мая 1992 г.	р. Уссури	8	3,9-6,4	0,8-1,2	II
		9	5,2-7,0	1,1-1,2	III
		23	6,9-9,9	1,2-1,9	IV
		5	6,3-9,6	1,4-1,7	V
Хабаровский край					
17 июня 1994 г.	р. Амгунь	1	4,4	1,0	II
		9	4,6-5,7	1,1-1,2	III
		17	5,0-7,1	1,2-1,5	IV
22 июня 1994 г.	р. Амгунь	4	3,8-5,6	1,0-1,2	III
		11	4,2-5,2	1,1	IV
		1	6,0	1,4	V
24-29 июня 1997 г.	р. Тумнин	3	6,6-8,0	1,3-1,5	IV
		6	6,7-9,1	1,5-1,8	V

Примечание. Обозначения см. табл. 1

тую фазу. Таким образом, для *E. kozhovi* величина t_0 находится в пределах 4 °С. Основной рост приходится на период, когда температура воды достигает 10 °С и выше.

В табл. 6 представлен возрастной состав личинок для ряда обследованных рек юга Дальнего Востока. Как видно, в р. Уссури в конце мая популяция личинок представлена II–V возрастными группами. При этом около 50 % это личинки, достигшие IV возраста и 11 % – V возраста. В то же время в более холодном водотоке, таком как р. Амгунь, популяция этого вида на 17 июня состояла из личинок II–IV возраста, а 22 июня личинки II возрастной группы отсутствовали и появились особи V возраста. В этот же период на р. Тумнин были собраны личинки только IV и V возрастов. При этом преобладали животные последней возрастной группы.

Таким образом, наши исследования возрастного состава и сроков вылета *E. kozhovi* не подтверждают растянутости периода вылета в одном водотоке, как это приводится И.М. Леванидовой (1968). В то же время, надо отметить, что на юге своего ареала вид начинает вылетать в июне, а на севере в августе, создавая впечатление, что он летит все лето.

***Ephemerella ignita* Poda**

Широко распространенный вид. На Дальнем Востоке от Приморья до Чукотки, о-в Кунашир; Бассейн Енисея. Северная Европа. Монголия, Япония, Корея.

Мелкий вид, достигающий в длину 6 мм и массой тела до 5 мг, отнесен к группе гемипотамофилов, имеет унивольтинный летний цикл развития (U_s). Личинки населяют любые типы субстратов, но предпочитают мелкогалечные грунты с примесью песка и детрита.

Вылет *E. ignita* происходит в августе – сентябре (Леванидова, 1968). По нашим данным вылет этого вида для рек Уссури, Б.Уссурка, Зева (басс. р. Бикин, Приморский край), Хор, Ануй, Гур, Кия, Бикин (Хабаровский край) и др. приходится на вторую половину июля, начало августа. Самые поздние сроки вылета, отмеченные нами для р. Уссури это конец августа.

По данным И.М. Леванидовой (Леванидова, Леванидов, 1965, Леванидова, 1968) личинки новой генерации появляются в водоемах только весной. Возрастной состав популяции в течение лета весьма неоднороден. Эти данные подтверждаются и нашими исследованиями. Так на р. Уссури 2 августа 1992 г. популяция *E. ignita* была представлена личинками от II до VI возрастной группы. Причем отмечались личинки с черными крыловыми чехликами, т.е. готовые к переходу в имаго.

Таким образом, можно предположить, что развитие *E. ignita* начинается при достижении температуры воды в реке 10 °С, а основной рост приходится на самый теплый период в водоеме.

***Ephemerella mucronata* Bngtss.**

Материковое побережье Охотского моря, бассейн Амура и Уссури, Сахалин, Камчатка; Европа. Монголия.

Личинки средних размеров: длина до 10 мм, масса тела около 15 мг. Вид отнесен нами к группе гемипотамофилов, имеет унивольтинный зимний цикл (U_w). Излюбленными биотопами личинок *E. mucronata* являются песчано-галечные грунты с примесью детрита, а также залитая травянистая растительность и обрастания мха на камнях.

Вылет имаго в умеренно тепловодных реках приходится на конец мая – июнь, в холодноводных и умеренно холодноводных (р. Иски, Мы, Хиванда, верховья Б.Уссурки, в реках Камчатки) – на июль (Леванидова, 1968, 1972). По нашим материалам, имаго и нимфы, готовые к переходу в крылатую фазу собраны в реках Хор, Амгунь, Кухтуй и Охота во второй половине июня. В Лапландии вылет *E. mucronata* происходит со второй декады июля по первую декаду августа с пиком в конце июля (Ulfstrand, 1968). Молодое поколение появляется в конце лета. Однако для личинок этого вида характерен неоднородный возрастной состав (табл. 7). Так на 27–28 апреля в р. Хор (Леванидова, 1968) популяция была представлена II–V возрастными группами, т.е. часть личинок достигла дефинитивно-

Таблица 7

Динамика развития и размерно-возрастной состав личинок *Ephemerella mucronata*

Дата	Водоем	n	L, мм	Dk, мм	Возраст
Хабаровский край					
7 июня 1995 г.	р. Хор	4	5,8-6,7	1,2-1,3	IV
15-17 июня 1995 г.	р. Хор	1	4,4	1,0	IV
		4	6,8-7,8	1,4-1,5	V
23-26 июня 1994 г.	р. Амгунь	2	4,1-4,4	0,9	III
		9	5,0-6,0 (5,4)	1,0-1,2 (1,1)	IV
		19	4,3-7,8 (6,6)	1,0-1,5 (1,3)	V
24-27 июня 1997 г.	р. Тумнин	5	5,4-6,3 (5,8)	1,0-1,2 (1,1)	III
		26	5,7-7,0 (6,2)	1,1-1,3 (1,2)	IV
		30	5,8-8,5 (7,2)	1,2-1,5 (1,4)	V
25-27 июня 1999 г.	р. Охота	3	4,2-5,5	0,9-1,0	III
		17	4,4-7,4 (6,4)	1,0-1,4 (1,2)	IV
		12	5,8-8,7 (7,5)	1,1-1,6 (1,4)	V
30 июня 1999 г.	р. Кухтуй	1	4,9	1,0	III
		9	5,4-7,4 (6,1)	1,0-1,4 (1,2)	IV
		12	4,7-8,5 (6,5)	1,0-1,5 (1,3)	V

Примечание. Обозначения см. табл. 1

го размера. Сходная картина наблюдалась и в реках Камчатки (Леванидова, 1972). Однако к концу мая популяция как в р. Хор, так и в реках Камчатки представлена только личинками IV и V возрастов. По-видимому, весенний рост личинок II–IV возрастов начинается при достижении эффективной температуры (t_0), в пределах 0,4 °С, т.е. практически сразу после схода льда. Молодые личинки быстро растут, в то время как личинки, достигшие до этого периода дефинитивных размеров, все еще находятся в стадии покоя. При повышении температуры воды до 10 °С, которое, как правило, происходит в начале июня, у этих животных начинается закладка генеративных продуктов. Однако к этому периоду молодые личинки достигают практически таких же размеров. Таким образом, не смотря на разновозрастность популяции в апреле, к началу июня в бентосе встречаются нимфы лишь двух старших личиночных возрастов, и вылет проходит в довольно сжатые сроки. Подобная картина отмечена и для других, обследованных нами водотоков (табл. 7).

Serratella setigera Вайкова

Юг Дальнего Востока, о-в Кунашир, Сахалин, Сибирь. Монголия, Корея, Япония.

Личинки до 6,5 мм длиной и около 6 мг массой тела. Отнесен нами к группе гемиритрофилов, имеет унивольтинный летний цикл развития (U_5). Характерные места обитания личинок – камни и галька с элементами мха и древесных остатков. На участке р. Кедровая плес-перекат населяли микробиотопы *Береговая зона плеса и слива*, *Скопление камней на перекате интенсивного потока* и *Скопление листьев на перекате* (Тиунова, 2008).

Вылет *S. setigera* приходится на вторую половину июля – август. Новое поколение отрождается, по-видимому, в июне после достижения начальной температуры роста (t_0) 10° С. Так в сборах на р. Кедровая, первые молодые личинки встречены нами только 26 июня. В период на 10 июня личинки в пробах еще не были встречены. Таким образом, можно констатировать, что отрождение нового поколения из перезимовавших яиц начинается в первой половине июня, поскольку 26 июня популяция состояла уже из личинок со средней шириной головной капсулы 0,6 мм. После отрождения молодь растет очень быстро и к 18 июля ширина их головной капсулы достигает в среднем 1,0 мм.

Таблица 8

Динамика развития и размерно-возрастной состав личинок *Serratella setigera*

Дата	Водоем	n	L, мм	dk, мм	Возраст
Приморский край					
8-9 июля 1992 г.	р. Малиновка	3	1,9-2,7	0,6-0,7	II
		5	2,2-4,1	0,7-1,1	III
		2	3,9-5,1	1,1-1,2	IV
		1	5,1	1,2	V
27 июля 1992 г.	р. Уссури	1	2,9	0,8	II
		2	4,8-5,0	1,1-1,2	III
		3	4,0-5,5	1,1	IV
		2	5,7	1,4-1,5	V
		10	4,7-5,5	1,2-1,5	VI
Хабаровский край					
24 июля 1996 г.	р. Хор	2	2,5-3,1	0,7-0,8	II
		7	2,7-4,7	0,8-1,0	III
		4	3,3-4,6	0,9-1,1	IV
		8	3,8-5,0	1,1	V
		8	4,7-5,5	1,1-1,3	VI
Сахалинская область, о-в Кунашир					
26 июля 1998 г.	р. Лесная	3	2,7-2,8	0,6	II
		4	3,6-4,5	0,7-1,0	III
		11	5,2-6,7	1,1-1,3	VI
1-3 августа 1994 г.	р. Лесная	11	3,2-5,5	0,8-1,1	III
		4	4,2-5,2	1,0-1,1	IV
		33	5,1-6,4	1,1-1,3	VI

Примечание. Обозначения см. табл. 1

Возрастной состав личинок в обследованных реках весьма неоднороден (табл. 8). Так в р. Малиновка 8–9 июня популяция была представлена личинками со II по VI возрастную группу. Подобный возрастной состав отмечен и для рек Уссури, Хор, Лесная. В обследованных реках, как правило, наряду с молодыми личинками II и III возрастов, преобладали особи V и VI возрастов, последние из которых были готовы покинуть водоток. Скорее всего, это связано с порционным отрождением личинок из яиц.

Serratella zapekinae Vajkova

Юг Дальнего Востока; Сибирь. Монголия, Корея, Северо-Восточный Китай.

Личинки до 6,5 мм длиной и около 5 мг массой тела. Вид отнесен к группе психроритрофилов, имеет унивольтинный летний цикл развития (U_1). Населяет реки и ручьи предгорного типа. Личинка предпочитает населять коряги и мелкофракционный грунт. Вылет *S. zapekinae* приходится на первую половину августа – сентябрь. Первые личинки нового поколения встречены в бентосе р. Кедровая 26 июня, а готовые к переходу в имаго нимфы – в августе. Следовательно, как и для *S. setigera*, отрождение молоди из перезимовавших яиц происходит после повышения температуры воды в реке до 10 °С, а основной рост происходит при еще более высоких температурах.

Cinygmula sapporensis (Matsumura) (= *Cinygmula grandifolia* Tshernovae)

Приморский и Хабаровский края, Еврейская АО, Амурская область, о-в. Кунашир, о-в. Сахалин, Забайкалье, Сибирь. Корея, Япония.

Крупный вид, личинки которого достигают длины 14 мм и около 70 мг массы тела. Вид отнесен к группе эвриритриобионтов с унивольтинным зимним циклом (U_w). Личинки обильно населяют гравийно-галечные грунты. Представители рода *Cinygmula*, в отличие от видов рода *Drunella* за период своего развития представлены шестью возрастными группами. По средним показателям ширины головной капсулы, длины и массы тела самцы практически всех возрастных групп несколько мельче самок. Особенно сильно эти отличия проявляются у личинок VI возрастной группы. Коэффициенты прироста ширины головной капсулы после сброса экзuvia во всем диапазоне размеров лежат в пределах 1,07–1,23, в среднем 1,14; количество линек при этом составляет 24 (Тиунова, 1993).

Отрождение молоди в р. Кедровая приходится на июль-август. В первые месяцы жизни межличиночный интервал у особей с массой тела 0,05–0,5 мг составляет 5–6 суток, у более крупных – 10–12 суток. В июле – начале октября популяция представлена в основном личинками I возрастной группы, а к концу октября их доля уменьшается до 18 %. При этом более 50 % как самцов, так и самок находится во II возрастной группе и около 30 % – в III-ей. Продолжительность межличиночного интервала зимой увеличивается до 25–30 суток. Однако если в декабре в популяции преобладают личинки III (39 %) и IV (45 %) возрастов, то к марту наблюдается заметное (до 52 %) увеличение животных VI возраста и уменьшение до 4 и 11 % числа особей III и IV возрастных групп соответственно. В апреле популяция состоит только из личинок V и VI возрастов, причем доля личинок VI возрастной группы достигает 90 % и у большинства наиболее крупных особей обнаруживается готовность к переходу в крылатую фазу. Перед превращением в субимаго животные скапливаются у урезом плесов на глубине 3–5 см. В связи с этим плотность личинок на стрежне реки уменьшается. Лет имаго начинается в первых числах мая и продолжается 15–20 дней. Массовый вылет происходит в теплые солнечные дни. Первыми покидают водоем самцы, которые затем роятся или собираются на крупных камнях, торчащих из воды, где поджидают появления самок.

***Cinygmula kurenzovi* Bajkova**

Широко распространенный на Дальнем Востоке вид: от Приморья до Магаданской области, о-в Сахалин, о-в Кунашир, Сибирь. Монголия, Корея, Япония.

Личинки до 9 мм длиной и около 10 мг массой тела. Вид отнесен к группе эвриритриобионтов, имеет унивольтинный зимний цикл развития (U_w). Личинки обильны на галечных грунтах, на перекатах с быстрым, но не бурным течением.

Вылетает *C. kurenzovi* проходит в последних числах мая в июне. Самый ранний период лета отмечен нами на реках Барабашевка (13.05.2002 г.), Усури (30.05.1992 г.) и Комаровка (31.05.1995 г.), самый поздний на р. Тумнин (16.07.1997 г.). Новое поколение, по-видимому, отрождается сразу после откладки яиц и начинает интенсивно расти. Однако отделить молодых личинок *C. kurenzovi* от других видов этого рода практически невозможно, что затрудняет дальнейший анализ их развития.

Возрастной состав для обследованных рек (табл. 9) довольно однотипен и представлен в июне личинками IV – VI возрастов. При этом личинки VI возрастной группы преобладают во всех водотоках. Надо отметить также, что наиболее крупными размерными показателями длины тела и ширины головной капсулы характеризуются личинки VI возраста из рек Усури и Тумнин, а меньшими показателями для р. Амгунь.

***Cinygmula hirasana* (Imanishi)**

Приморский и Хабаровский края, Еврейская АО и Магаданская области. Корея, Северо-Восточный Китай, Япония.

Вид имеет средние размеры: до 11 мм длины и около 10 мг массы тела; отнесен к группе психроритрофилов. На юге своего ареала имеет бивольтинный зимне-летний цикл развития (MB_{ws}), на севере унивольтинный зимний цикл (U_w). Личинки *C. hirasana* обильно населяют малые предгорные реки и ручьи, предпочитают умеренное течение и гравийно-галечные грунты.

Таблица 9

Динамика развития и размерно-возрастной состав личинок *Cinygmula kurenzovi*

Дата	Водоток	n	L, мм	dk, мм	Возраст
Приморский край					
27-29 июня 1992 г.	р. Уссури	8	7,6-8,0	1,9-2,1	VI
Хабаровский край					
7 июня 1995 г.	р. Хор	5	3,6-6,6	1,2-1,6	IV
		3	5,4-6,5	1,5-1,7	V
		25	5,2-7,5	1,5-1,8	VI
25-27 июня 1993 г.	р. Хор	1	6,0	1,4	III
		8	5,1-7,5	1,5-1,6	IV
		8	6,3-7,8	1,6-1,8	V
		25	5,5-9,0	1,5-1,9	VI
17 июня 1994 г.	р. Амгунь	3	5,1-6,2	1,3-1,5	IV
		5	4,8-5,8	1,3-1,5	V
		13	4,9-7,0	1,5-1,7	VI
21-23 июня 1994 г.	р. Амгунь	3	4,2-5,5	1,4-1,6	V
		20	5,6-6,1	1,5-1,7	VI
26-30 июня 1997 г.	р. Тумнин	1	6,3	1,5	IV
		7	6,5-7,5	1,4-1,8	V
		33	6,4-8,9	1,5-2,0	VI
29 июня 1997 г.	р. Кунан (Приохотье)	2	6,2-6,9	1,6-1,7	V
		26	5,9-8,0	1,5-1,9	VI
Сахалинская область, о-в Кунашир					
28 июня 1986 г.	кл. Балышева (басс. р. Филатовка)	2	6,4-6,7	1,7	V
		12	6,4-8,0	1,7-1,9	VI

Примечание. Обозначения см. табл. 1

Вылет перезимовавшей нимфальной генерации начинается в последних числах мая и продолжается в течение всего июня. Личинки нового поколения отрождаются сразу после откладки яиц и к осени достигают дефинитивных размеров, покидая водоем в конце августа в сентябре (р. Кедровая). От этих родителей отрождается молодежь, которая успевает подрасти до ледостава. Надо отметить, что личинки первой генерации крупнее по сравнению с таковыми второй генерации.

На севере ареала *C. hirasana* имеет несколько иной цикл развития. Здесь имаго от перезимовавших личинок появляется только в конце июля, а новое поколение сразу после откладки яиц. До начала зимы молодежь подрастает, а основной рост приходится на следующее лето.

***Epeorus gornostajevi* Tshernovae**

Южное Приморье.

Один из крупных представителей рода *Epeorus*, достигающий 15 мм в длину при массе тела около 70 мг. Вид отнесен к группе эвриритробионтов, имеет бивольтинный зимне-летний цикл (MB_{ws}) развития. Крупные нимфы обильно населяют крупные камни, а мелкие личинки – гравийно-галечные грунты. Как и для *C. grandifolia*, для *E. gornostajevi* выделено шесть возрастных групп. По средним показателям параметров самцы всех возрастных групп значительно мельче самок. Коэффициент прироста ширины головной кап-

сулы после сброса экзuvia, в отличие от всех других видов, лежат в пределах 1,06–1,14, в среднем 1,09, а количество линек при этом составляет 33 (Тиунова, 1993).

Отрождение личинок зимующей генерации в р. Кедровая приходится на конец августа. Отродившиеся личинки растут медленно, и к концу октября популяция представлена все еще личинками I возраста. К декабрю-январю около 6 % особей достигает II возраста. В весенние месяцы, в отличие от всех других описанных видов, у *E. gornostajevi* не наблюдается интенсивного роста, поэтому к началу мая популяция представлена личинками I и II возрастных групп. Постоянная доля в популяции животных II возраста с декабря по начало мая указывает на значительную задержку роста личинок в этот период. В мае-июне рост личинок заметно ускоряется. В начале июня популяция представлена всеми возрастными группами, причем у 25 % наиболее крупных самцов и самок обнаруживается готовность к переходу в крылатую фазу. К концу июня доля зрелых личинок возрастает до 75 %. В этот период начинается вылет имаго, продолжающийся до конца июля. В конце июня из отложенных яиц происходит отрождение молоди летней генерации. Отродившаяся молодежь начинает интенсивно расти. Животные часто линяют. Продолжительность межлиночного интервала у особей с массой тела 0,03–1,0 мг составляет 4–5 суток, у более крупных 8–9 суток. В июле популяция представлена уже четырьмя возрастными группами, при этом около 45 % как самцов, так и самок достигают II возрастной группы и более 15 % – III возраста. В августе популяцию на 50 % составляют личинки V возраста, а у 20 % наиболее крупных личинок обнаружена готовность к переходу в крылатую фазу. Надо отметить, что именно для этого периода характерен весьма растянутый ряд размерных показателей у личинок, так как еще не полностью вылетели особи первой генерации, но уже отродилась молодежь второй генерации. Вылет имаго новой генерации начинается со второй половины августа и продолжается до начала сентября.

***Baetis pseudothermicus* Kluge**

Юг Дальнего Востока, Южный Сахалин, Камчатка, Забайкалье, Сибирь. Монголия, Корея, Северо-Восточный Китай.

Личинки среднего размера: до 8 мм длиной при массе тела около 10 мг. Вид отнесен к группе эвритробионтов, имеет унивольтинный зимний цикл (U_w). Личинки обильно населяют неглубокие перекаты с гравийно-галечным грунтом. Как и у видов сем. Ephemerellidae, в популяции личинок выделено пять условных возрастных групп.

Отрождение личинок нового поколения у *B. pseudothermicus* приходится на конец сентября – начало октября. Отродившаяся молодежь в декабре-январе растет очень медленно, и в этот период популяция личинок представлена только животными I возраста. В марте темп роста личинок несколько усиливается, однако основной рост приходится на апрель-май, так как именно в этот период у животных отмечено значительное увеличение всех размерных показателей (Тиунова, 1993). Личинки начинают часто линять. Продолжительность межлиночного интервала у особей составляет 5–6 суток. При этом если в начале марта 91 % личинок находилось в I возрастной группе и только 9 % – во II-ой, то в начале апреля доля личинок I возраста уменьшается до 63 %, а во II возрастной группе возрастает до 26 %. В популяции появляются животные III (9 %) и даже IV (2 %) возраста. В мае популяция представлена всеми возрастными группами, а в начале июня – только III, IV и V возрастными. Доля личинок последнего, V возраста достигает 54 %.

Таков же цикл развития *B. pseudothermicus* и в других водотоках юга Дальнего Востока (табл. 10). Как видно из представленных материалов к середине июня практически во всех исследованных нами реках более 50 % личинок достигли последнего V возраста и были готовы к переходу в крылатую фазу. Вылет имаго в реках Комиссаровка, Усури, Б.Уссурка, Хор по нашим данным приходится на первую половину июня, для северных рек, таких как Манома, Тумнин, Амгунь – на конец июня. Столь незначительные различия в сроках вылета имаго объясняется тем, что начальная температура роста (t_0) для

Таблица 10

Динамика развития и размерно-возрастной состав личинок *Baetis pseudothermicus*

Дата	Водоем	n	L, мм	Dk, мм	Возраст
Приморский край					
10-14 июня 1990 г.	р. Б.Уссурка:	2	4,1-5,0	0,8	III
Хабаровский край					
7 июня 1995 г.	р. Хор	1	6,1	0,9	IV
		11	6,0-7,2 (6,6)	1,0-1,2 (1,1)	V
11-12 июня 1995 г.	р. Хор	1	5,4	0,9	IV
		8	5,5-7,4 (6,1)	0,9-1,1 (1,0)	V
17-21 июня 1994 г.	р. Амгунь	2	4,4-4,9	0,8	III
		9	4,5-5,6 (4,8)	0,8-0,9 (0,9)	IV
25-29 июня 1997 г.	р. Тумнин	3	5,9-7,0	0,9-1,0	IV
		17	6,5-7,9 (7,2)	0,9-1,2 (1,0)	V
	р. Лагерная,	19	4,2-7,0 (5,5)	0,8-1,0 (0,9)	IV
	р. Обильная	34	5,0-8,2 (6,7)	0,8-1,3 (1,1)	V
Сахалинская область, о-в Кунашир					
15-18 июня 1989 г.	р. Филатовка	3	5,0-6,7	0,8-0,9	IV
		26	4,8-7,4 (6,3)	0,9-1,2 (1,0)	V

Примечание. Обозначения см. табл. 1

B. pseudothermicus составляет около 0,4 °С, а прохождение этой температуры в различных реках приходится на близкие сроки (табл. 2).

***Baetis fuscatus* L.**

На Дальнем Востоке распространен от Приморья до Магаданской области (бассейн р. Тауй), острова Курильского архипелага; Сибирь. Монголия, Япония, Корея.

Личинки среднего размера: до 7 мм длиной и около 8 мг массой тела. Вид отнесен к группе гемипотамофилов, имеет бивольтинный летний цикл развития с двумя летними генерациями (МВ_{ss}). Личинки предпочитают селиться на умеренном и медленном течении, обильны на галечных грунтах. Как и у *B. pseudothermicus* у *B. fuscatus* выделено пять условных возрастных групп. Коэффициенты прироста ширины головной капсулы в период сброса шкурки лежат в пределах 1,07–1,13, в среднем 1,12, количество линек при этом составляет 22.

Вылет *B. fuscatus* происходит во второй половине июня и продолжается до сентября. В Приморье для этого вида отмечено два максимума – в начале июля и в августе. Первые молодые личинки появляются в р. Кедровая в первой половине июня при достижении эффективной температуры 10 °С. Личинки интенсивно растут в этот период. Отрождение молодежи продолжается в течение всего июня. Характерная черта популяции *B. fuscatus* в р. Кедровая – разновозрастность личиночной популяции в течение всего периода развития. Так 26 июня в пробах присутствовали и очень мелкие личинки с шириной головной капсулы 0,15–0,2 мм и крупные нимфы. Вылетевшие имаго откладывают яйца, из которых сразу появляется молодежь. После отрождения личинки интенсивно растут. Рост настолько ускорен, что если в июле популяция нового поколения представлена личинками I и II возрастов, то к концу августа она уже состоит из личинок III и IV возрастных групп. Лет имаго второй генерации начинается в первой декаде сентября и может продолжаться до октября.

***Baetis (Acentrella) sibiricus* (Kazlauskas)**

На Дальнем Востоке от Приморья до Чукотки, Сахалин, о-ва Курильского архипелага, Сибирь. Монголия, Корея, Япония.

Мелкий вид: длина тела взрослой личинки до 6 мм, масса до 3 мг; отнесен к группе гемиртрофилов, имеет бивольтинный летний цикл развития (MB_{ss}). Личинки обильны на галечно–каменистых грунтах на участках с течением различной силы.

Молодые личинки из перезимовавших яиц появляются в р. Кедровая в первых числах мая, когда величина t_0 находится в пределах 8–10 °С. В наших сборах за 9 мая было обнаружено всего 6 особей этого вида с шириной головной капсулы 0,2–0,25 мм. В период 24 мая численность личинок в пробах резко возросла, а диапазон ширины головной капсулы составлял 0,2–0,65 мм. Можно предположить, что часть генерации отродилась еще осенью и зимовала в гипорейной зоне. Поэтому в пробах личинки отсутствовали. По достижении температуры воды 10 °С происходит одновременно отрождение молодежи и выход осенних личинок. Поскольку трудно объяснить тот факт, что за две недели ширина головной капсулы могла увеличиться с 0,25 мм до 0,65 мм, а популяция характеризуется высокой разнородностью размерного состава личинок. Далее эта разновозрастность только усиливается. Так в пробах за 10 июня присутствуют личинки всех возрастов: от только что отродившихся до готовых к переходу в имаго. Таким образом, вылет части особей первой генерации *B. (A.) sibiricus* приходится на вторую половину июня. Молодое поколение вылетевшей генерации отрождается сразу после откладки яиц. В результате этого в июле в пробах присутствуют еще не вылетевшие особи первой генерации и уже личинки второй генерации. При таком развитии в пробах все время присутствуют особи готовые к переходу в имаго, а имаго летят с середины июня по сентябрь.

В табл. 11 на основе собственных и литературных данных приведены типы жизненных циклов еще для ряда видов, населяющих реки юга Дальнего Востока. Из 49 исследо-

Таблица 11

Типы жизненных циклов поденок

Вид	Тип цикла	Источник
Ametropodidae		
<i>Ametropus fragilis</i>	U_w	Jazdzewska T., 1973; Landa, 1968.
Baetidae		
<i>Baetis bicaudatus</i>	MB_{ws}	Pearson, Kramer, 1972
<i>Baetis fuscatus</i>	MB_{ss}	Landa, 1968; Ulfstrand, 1968, 1969; Müller-Liebenau, 1969; Langford, 1971; Sowa, 1975; Clifford, 1982, Тиунова, 1993.
<i>Baetis gracilis</i>	U_s	Sowa, 1975.
<i>Baetis pseudothermicus</i>	U_w	Тиунова, 1993
<i>Baetis vernus</i>	MB_{ws}	Hynes, 1961; Landa, 1968; Müller-Liebenau, 1969; Landford, 1971; Леванидова, 1972; Illies, Masteller, 1977; Sowa, 1980. Clifford, 1982;
<i>Baetis (Acentrella) sibiricus</i>	MB_{ss}	Наши данные
<i>Cloeon (Semilicloeon) simile</i>	MB_{ss}	Голубков, 1979, 2000.
Ephemerellidae		
<i>Ephemerella aurivillii</i>	U_w	Larsen, 1968; Леванидова, 1968, 1972; Sowa, 1975; Ulfstrand, 1968, 1969, наши данные.
<i>Ephemerella dentata</i>	U_w	Леванидова, 1968
<i>Ephemerella kozhovi</i>	U_w	Леванидова, 1968; наши данные.
<i>Ephemerella ignita</i>	U_s-U_w	Bass, 1976; Brooker, Morris, 1978; Elliott, 1967, 1978; Hynes, 1961; Landa, 1968; Леванидова, 1968; Maitland, 1965; Sandroock, 1978; Sowa, 1975, 1979; наши данные.
<i>Ephemerella mucronata</i>	U_w	Landa, 1968; Леванидова, 1968, 1972; Sandroock, 1978; Sowa, 1975; Ulfstrand, 1968, 1969; наши данные.

окончание таблицы 11

Вид	Тип цикла	Источник
<i>Drunella aculea</i>	U _w	Леванидова, 1968, 1982; Тиунова, 1982, 1993.
<i>Drunella basalis</i>	U _w	Gose, 1975; Okařawa, 1974; Tanaka, 1966.
<i>Drunella cryptomeria</i>	U _{ws}	Леванидова, 1968, 1982; Тиунова, 1982, 1993.
<i>Drunella lepnevae</i>	U _w	Леванидова, 1968; наши данные.
<i>Drunella solida</i>	U _w	Тиунова, 1982, 1993.
<i>Drunella triacantha</i>	U _w	Леванидова, 1968, 1972; Sowa, 1975; Тиунова, 1982, 1993.
<i>Drunella trispina</i>	U _w	Gose, 1975; Okařawa, 1974; Tanaka, 1966; Tsuda, 1972.
<i>Cincticostella levanidovae</i>	U _w	Леванидова, 1968; Тиунова, 1982, 1993.
<i>Cincticostella tshernovae</i>	U _w	Леванидова, 1968.
<i>Serratella setigera</i>	U _s	Леванидова, 1968; наши данные.
<i>Serratella zapkinae</i>	U _s	Леванидова, 1968; наши данные.
<i>Uracanthella punctisetae</i>	MB _{ws}	Gose, 1975
<i>Ephacera longicaudata</i>	U _w	Gose, 1975; наши данные.
Ephemeridae		
<i>Ephemera orientalis</i>	U _w	Леванидова, 1968.
<i>Ephemera japonica</i>	U _w	Tsuda, 1972.
Heptageniidae		
<i>Cinygmula cava</i>	U _w	Леванидова, 1968, 1972.
<i>Cinygmula brunnea</i>	U _w	Наши данные.
<i>Cinygmula grandifolia</i>	U _w	Леванидова, 1968; Тиунова, 1993.
<i>Cinygmula hirasana</i>	MB _{ws}	Наши данные.
<i>Cinygmula kurenzovi</i>	U _w	Наши данные.
<i>Cinygmula malaisei</i>	U _w	Леванидова, 1972.
<i>Ecdyonurus aurarius</i>	Us	Наши данные
<i>Ecdyonurus scalaris</i>	U _s	Наши данные
<i>Epeorus (Epeorus) gornostaevi</i>	MB _{ws}	Тиунова, 1993.
<i>Epeorus (E) latifolium</i>	MB _{ws}	Gose, 1975; Okařawa, 1974; Tsuda, 1972.
<i>Epeorus pellucidus</i>	MB _{ws}	Наши данные
<i>Epeorus (Iron) aesculus</i>	U _s	Наши данные.
<i>Epeorus (Iron) maculatus</i>	U _s	Леванидова, 1972; наши данные.
<i>Heptagenia flava</i>	U _w	Landa, 1968; Леванидова, 1968; Sowa, 1975.
<i>Heptagenia sulphurea</i>	U _w	Леванидова, 1972; Голубков, 2000.
<i>Rhithrogena lepnevae</i>	U _w	Леванидова, 1968.
Ameletidae		
<i>Ameletus camtschaticus</i>	U _{ws}	Леванидова, 1972.
Neoephemeridae		
<i>Potamanthellus coreanus</i>	U _w	Наши данные
Oligoneuriidae		
<i>Oligoneuriella pallida</i>	U _s	Sowa, 1975.
Potamanthidae		
<i>Potamanthus luteus oriens</i>	U _w	Леванидова, 1968; наши данные
Caenidae		
<i>Caenis rivulorum</i>	U _w	Armitage, 1976; Fahy, 1973; Sowa, 1975.

ванных видов поденок 80 % имеют унивольтинный (унивольтинный зимний, летний и летне–зимний) и мультивольтинный (бивольтинный летний и зимне–летний) цикл развития. Наиболее часто унивольтинный цикл развития встречается у поденок сем. Ephemerellidae. Так из 18 исследованных видов поденок этого семейства таковой цикл имели 12 видов. При этом большинство видов имело унивольтинный зимний цикл развития. Представители сем. Baetidae в большей мере имеют мультивольтинный цикл. А внутри этого цикла преобладают виды, имеющие бивольтинный зимне–летний цикл.

Таким образом, для поденок юга Дальнего Востока характерно два основных типа жизненного цикла: унивольтинный (унивольтинный зимний, летний и летне–зимний) и мультивольтинный (бивольтинный летний и зимне–летний). При этом унивольтинный цикл развития доминирует у поденок, достигая 80 % всех исследованных видов.

ЛИТЕРАТУРА

- Леванидова И.М. 1968.** Бентос притоков Амура (эколого-фаунистический обзор) // Изв. ТИНРО. Владивосток. Т. 64. С. 181–289.
- Леванидова И.М. 1972.** Поденки Камчатского полуострова // Изв. ТИНРО. Владивосток. Т. 82. С. 93–115.
- Леванидова И.М. 1982.** Амфибиотические насекомые горных областей Дальнего Востока СССР. Фаунистика, экология, зоогеография Ephemeroptera, Plecoptera, и Trichoptera. – Л.: Наука, 215 с.
- Леванидова И.М., Леванидов В.Я. 1965.** Суточные миграции донных личинок насекомых в речной струе // Зоологический журнал. Т. 49, вып. 3. С. 373–385.
- Леванидова И.М., Рубаненкова Л.О. 1965.** О методике изучения жизненных циклов амфибиотических насекомых // Зоологический журнал. Т. 49, № 1. С. 34–45.
- Ресурсы поверхностных вод СССР. 1972.** Т. 18. Дальний Восток. Вып. 3. Приморье. .
- Тиунова Т.М. 1982.** Жизненные циклы некоторых массовых видов поденок (Ephemeroptera, Ephemerellidae) реки Кедровая (Южное Приморье) // Биология пресноводных животных Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. С. 93–102.
- Тиунова Т.М. 1984.** Аннотированный каталог поденок (Ephemeroptera) семейства Ephemerellidae Дальнего Востока СССР // Биология пресных вод Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. С. 46–50.
- Тиунова Т.М. 1993.** Поденки реки Кедровая и их эколого-физиологические характеристики. – Владивосток: Дальнаука, 194 с.
- Тиунова Т.М. 2005.** Экологическая классификация реофильных личинок поденок (Ephemeroptera) юга российского Дальнего Востока // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. Вып. 3. Владивосток: Дальнаука. С. 113–117.
- Тиунова Т.М. 2008.** Состав и структура сообществ зообентоса микробиотопов в метаритрале малой предгорной реки умеренно холодноводного типа // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. Вып. 4. Владивосток: Дальнаука. С. 31–44.
- Тиунова Т.М., Базова Н.В. 2010.** Поденки (Insecta, Ephemeroptera) бассейна реки Селенга // Евразийский энтомологический журнал. Т. 9, № 3. С. 319–330.
- Тиунова Т.М., Тиунов М.П. 2007.** Фауна водных беспозвоночных бассейна р. Бурья. Отряд поденки (Ephemeroptera) // Гидроэкологический мониторинг зоны влияния Бурейского гидроузла. Хабаровск: ИВЭП ДВО РАН. С. 136–145.
- Brittain J.E. 1975.** The life cycle of *Baetis macani* Kimmins ((Ephemeroptera) in a Norwegian mountain biotope // Entomol. Scand. V. 6. P. 47–51.
- Brittain J.E. 1976.** The temperature of two Welsh lakes and its effect on the distribution of two freshwater insects // Hydrobiologia. V. 48. P. 37–49.

- Cianciara S. 1980.** Biometric and bioenergetics' characterization of the development of *Cloeon dipterum* (L.) // Pol. Arch. Hydrobiol. V. 27, N 3. P. 377–406.
- Cid N., Ibáñez C., Prat N. 2008.** Life history and production of the burrowing mayfly *Ephoron virgo* (Olivier, 1791) (Ephemeroptera: Polymitarcyidae) in the lower Ebro river: a comparison after 18 years // Aquatic Insects. V. 30, N 3. P. 163–178.
- Chung K. 2005.** The life cycle and secondary production of *Cincticostella levanidovae* (Tshernova) collected from a headwater stream in Mt. Jumbong, Korea // Journal of Asia-Pacific Entomology. V. 8, N 4. P. 367–374.
- Clemens W.A. 1913.** New species and new life histories of Ephemeridae or mayflies // Can. Entomol. V. 45. P. 246–262, 329–341.
- Clemens W.A. 1915.** Life histories of Georgian Bay Ephemeridae of the genus Heptagenia // Contrib. To Canadian Biol., Sessional paper. V. 39. P. 131–143.
- Clifford H.F. 1982.** Life cycles of mayflies (Ephemeroptera), with special reference to voltinism // Quaestiones Entomologicae. V. 18, N 1–4. P. 15–89.
- Clifford H.F., Hamilton H.K. & B.A. Killins A. 1979.** Biology of the mayfly *Leptophlebia cupida* (Say) (Ephemeroptera: Leptophlebiidae) // Can. J. Zool. V. 57, N 5. P. 1026–1045.
- Dergange C. 1959.** Nombre de mues et organe de Palmen de *Cloeon simile* Etn. (Ephemeropteres) // C. R. Acad. Sci. V. 249. P. 2118–2119.
- Dudgeon D. 1996.** Life histories, secondary production and microdistribution of heptageniid mayflies (Ephemeroptera) in a tropical forest stream // Journal of Zoology (London). V. 240, N 2. P. 341–361.
- Fink T.J. 1980.** A comparison of mayfly (Ephemeroptera) instar determination methods // Adv. Ephemeroptera Biol. Proc. Int. Conf. Ephemeroptera, 3rd, Winnipeg, Canada. P. 367–380.
- González J.M., Basaguren A., Pozo J. 2000.** Life history and secondary production of *Ephemera ignita* (Poda) (Ephemeroptera, Ephemerellidae) in a north Iberian stream. // Archiv für Hydrobiologie. V. 147. P. 535–545.
- González J.M., Basaguren A., Pozo J. 2001.** Life history and production of *Caenis luctuosa* (Burmeister) (Ephemeroptera, Caenidae) in two nearby reaches along a small stream // Hydrobiologia. V. 452. P. 209–215.
- González J.M., Basaguren A., Pozo J. 2003.** Life history and production of *Epeorus torrentium* Eaton (Ephemeroptera: Heptageniidae) in a North Iberian stream // Aquatic Insects. V. 25. P. 247–258.
- Hwang J.M., Yoon T.J., Lee S.J., Bae Y.J. 2009.** Life history and secondary production of *Ephemera orientalis* (Ephemeroptera: Ephemeridae) from the Han River in Seoul, Korea // Aquatic Insects. V. 31, Suppl.1. P. 333–341.
- Ide F.P. 1935.** Life history notes on *Ephoron*, *Potamanthus*, *Leptophlebia*, and *Blasturus* with descriptions (Ephemeroptera) // Canad. Entomol. V. 67. P. 113–125.
- Landa V. 1968.** Developmental cycles of Central European Ephemeroptera and their interrelationships // Acta Entomologica Bohemoslovaca. V. 65. P. 276–284.
- Landa V. 1969.** Mayflies-Ephemeroptera. – Fauna CSSR 18, Academia, Prague, 352 p.
- Macan T.T. 1978.** Life histories of four species of Ephemeroptera // Verhandlungen Internationale Vereinigung Limnologie. V. 20. P. 2594–2598.
- McCafferty W.P., Huff B.L. 1978.** The life cycle of the mayfly *Stenacron interpunctatum* (Ephemeroptera: Heptageniidae) // Great Lakes Entomologist. V. 11. P. 209–216.
- Morgan A.H. 1913.** A contribution to the biology of mayflies // Ann. Entomol. Soc. Amer. V. 6. P. 371–413.

- Murphy H.E. 1922.** Notes on the ecology of some of our North American species of mayflies // Bull. of the Lloyd Library of Botany, Natural History, Pharmacy and Materia Medica 22, Entomol. Ser. V. 2. P. 1–39.
- Needham J.G. 1927.** The life history and habits of a mayfly from Utah // Can. Entomol. V. 59. P. 133–136.
- Pescador M.L., Peters W.L. 1974.** The life history and ecology of *Baetisca rogersi* Berner (Ephemeroptera: Baetiscidae) // Bull. Flor. Stat. Mus. V. 17, N 3. P. 151–209.
- Percival E., Whitehead H. 1929.** A quantitative study of some types of stream-bed // J. Ecology. V. 17. P. 282–314.
- Phillips E.C., Kilambi R.V., Carlton C.E. 1994.** Life history and secondary production of *Ephoron album* (Say) (Ephemeroptera: Polymitarcyidae) in Arkansas. // Journal of the Kansas Entomological Society. 67, N 3. P. 242–247.
- Sowa R. 1975.** Ecology and biogeography of mayflies (Ephemeroptera) of running waters in the Polish part of the Carpathians. I : Distribution and quantitative analysis // Acta Hydrobiol. V. 17, N 3. P. 223–297.
- Svensson B. 1977.** Life cycle, energy fluctuations and sexual differentiation in *Ephemera danica* (Ephemeroptera), a stream-living mayfly // Oikos. V. 29, N 1. P. 78–86.
- Tiunova T.M. 1995.** The mayflies (Insecta: Ephemeroptera) of the Kunashir (Kuril Islands) // Far Eastern Entomologist. N 9. P. 1–8.
- Tiunova T.M. 2009.** Biodiversity and distribution of mayflies (Ephemeroptera) in the Russian Far East // Aquatic Insects. V. 31. Supp. 1. P. 671–691.
- Traver J.R. 1925.** Observations on the ecology of the mayfly *Blasturus cupidus* // Can Entomol. V. 57. P. 211–218.
- Macan T.T. 1957.** Ephemeroptera of a stony stream // J. Anim. Ecol. V. 26. P. 317–342.
- Waters T.F. 1979.** Influence of benthos life history upon the estimation of secondary production // J. Fish. Res. Board Can. V. 36. P. 1425–1430.
- Yan Y., Li X. 2007.** Life history, secondary production and trophic basis of two dominant mayflies in a subtropical stream of China // Chinese J. Oceanil. Limmnol. V. 25, N 1. P. 106–115.
- Ulfstrand S. 1968.** Life cycles of benthic insects in Lapland streams (Ephemeroptera, Plecoptera, Trichoptera, Diptera: Simuliidae) // Oikos. V. 19. P. 167–190.