

УДК 595.735:591.5(571.63)

ЖИЗНЕННЫЙ ЦИКЛ И ПРОДУКЦИЯ ТРЕХ МАССОВЫХ ВИДОВ ВЕСНЯНОК (PLECOPTERA, INSECTA) В РЕКЕ КЕДРОВАЯ (ЮЖНОЕ ПРИМОРЬЕ)

© 2014 г. В. А. Тесленко

Биолого-почвенный институт ДВО РАН, Владивосток 690022, Россия

e-mail: teslenko@ibss.dvo.ru

Поступила в редакцию 08.04.2013 г.

Исследованы жизненные циклы и продукционные характеристики популяций трех массовых видов растительно-детритоидных веснянок: *Paracapnia khorensis*, *Amphinemura verrucosa* и *Taenionema japonicum* в р. Кедровая, протекающей на юге Приморского края в заповеднике “Кедровая Падь”. На основании гистограмм размерного состава популяций установлено, что жизненный цикл у всех видов моновольтинный, переннирующий с прямым эмбриональным развитием и медленным ростом в течение 282–295 суток, в том числе при низких зимних температурах воды. Популяция *P. khorensis* отличается высокой синхронностью вылета и пополнения, непрерывным медленным ростом линейных размеров и массы тела с июня по март без зимней задержки. Веснянки *A. verrucosa* имеют растянутый вылет, и поэтому пополнение происходит в течение двух месяцев. Личинки растут в течение осени и зимы, но самый активный рост отмечен следующей весной при повышении температуры воды непосредственно перед вылетом в июне–июле. Развитие *T. japonicum* характеризуется диапаузой на стадии личинки при относительно высоких температурах воды в августе–сентябре. В октябре рост личинок возобновляется и идет высокими темпами в течение зимы без остановки, до вылета в мае. У обследованных видов величины удельной скорости продукции ($0.021\text{--}0.022\text{ сут}^{-1}$), эффективность продуцирования когорт $P/B_{\text{ког}}$ (6.01–6.55) и эффективность продуктивности популяций за год $P/B_{\text{год}}$ (7.78–8.11) различались незначительно. Более вариабельной в процессе развития популяций оказалась средняя биомасса, что и определило различия в величине продукции, которая изменялась от 13.2 до 130.7 мг сухого вещества/м².

Ключевые слова: растительно-детритоидные веснянки, Plecoptera, моновольтинный жизненный цикл, рост, продукция, P/B коэффициент.

DOI: 10.7868/S0044513414060142

Фаунистические и экологические исследования на реке Кедровой, типовом объекте детально-го изучения лососевых экосистем Дальнего Востока России (ДВР), имеют относительно длинную историю (Леванидов, 1977; Кочарина и др., 1988; Богатов, 1994; Тиунова et al., 1998). В результате этих исследований было установлено, что в состав донного сообщества гидробионтов среднего течения реки входят более 212 видов и форм гидробионтов. Среднегодовая биомасса сообщества составляет 34.3 ± 6.2 г сырого вещества/м², или 7.55 ± 1.36 г сухого вещества/м² (Кочарина, 1990; Тесленко, 1992; Тиунова, 1993; Тиунова, Whitman, 1995) среднегодовая численность 15306 ± 1677 экз./м². В групповом составе преобладают амфибиотические насекомые из отрядов двукрылых (семейство Chironomidae), поделок, веснянок и ручейников. Причем по биомассе доминируют личинки сетеплетущих ручейников *Stenopsyche marmorata* Navas 1920 (семейство Stenopsychidae). Веснянки относятся к категории субдоминирую-

щих и второстепенных таксонов, их плотность не превышает 12.6 и 6.2% численности и биомассы бентоса (Тесленко, 1992). Они представлены 15 видами из 15 родов и 8 семейств: семейство Taeniopterygidae – *Taenionema japonicum* (Okamoto 1922); семейство Nemouridae – *Amphinemura verrucosa* Zwick 1973, *Nemoura papilla* Okamoto 1922; семейство Capniidae – *Paracapnia khorensis* Zhiltzova 1972; семейство Leuctridae – *Perlomyia smithae* (Nelson et Hanson 1973); семейство Pteronarcyidae – *Pteronarcys sachalina* Klapalek 1908; семейство Perlodidae – *Megaracys ochracea* Klapalek 1912, *Stavsolus manchuricus* Teslenko 1999, *Diura knowltoni* (Frison 1937), *Skwala compacta* (McLachlan 1872), *Isoperla* sp.; семейство Perlidae – *Kamimuria exilis* (McLachlan 1872); семейство Chloroperlidae – *Paraperla lepnevae* Zhiltzova 1978, *Alloperla rostella* (Klapalek 1923) и *Sweltsa colorata* Zhiltzova 1978 (Тесленко, Холин, 2005). По численности преобладают личинки *P. khorensis*, *A. verrucosa* и *T. japonicum*, которые по способу потребления пищи принадлежат к нехищным первичным потребителям

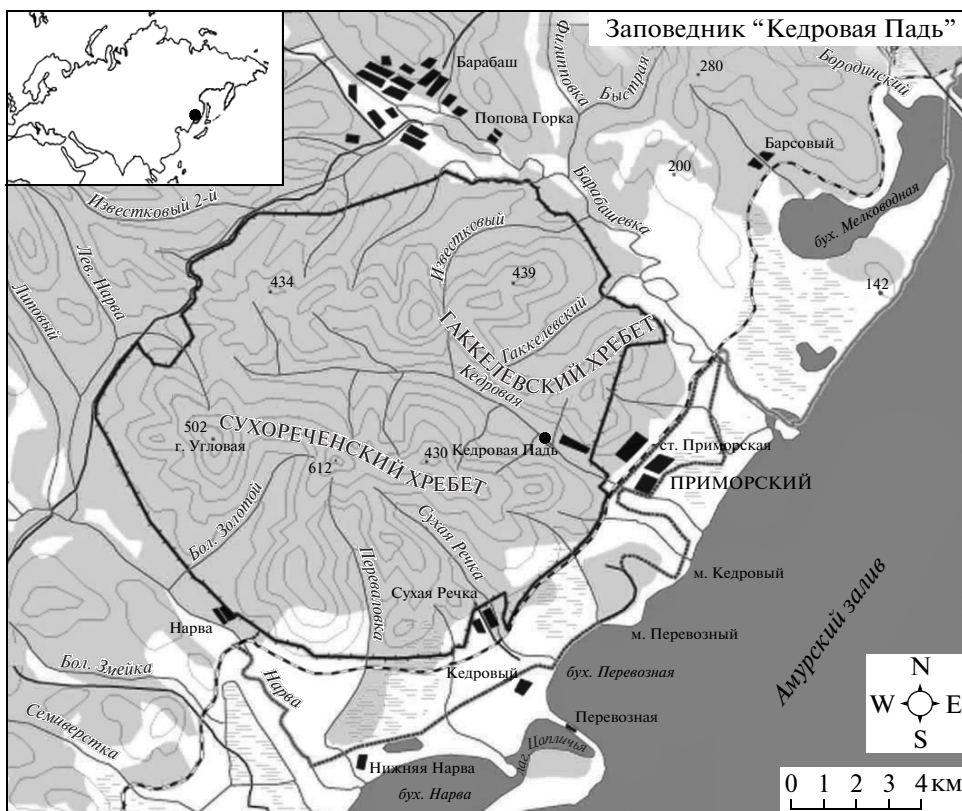


Рис. 1. Карта-схема района исследований, точкой обозначено место сбора материала.

аллохтонного и автохтонного органического вещества и активно участвуют в перераспределении потока энергии от продуцентов к консументам и редуцентам. Вместе с тем основные аспекты их биологии и экологии до сих пор остаются не

изученными. Цель работы состоит в определении жизненных циклов и продукционных характеристик популяций этих трех массовых видов веснянок, входящих в состав сообщества пресноводных беспозвоночных р. Кедровая.

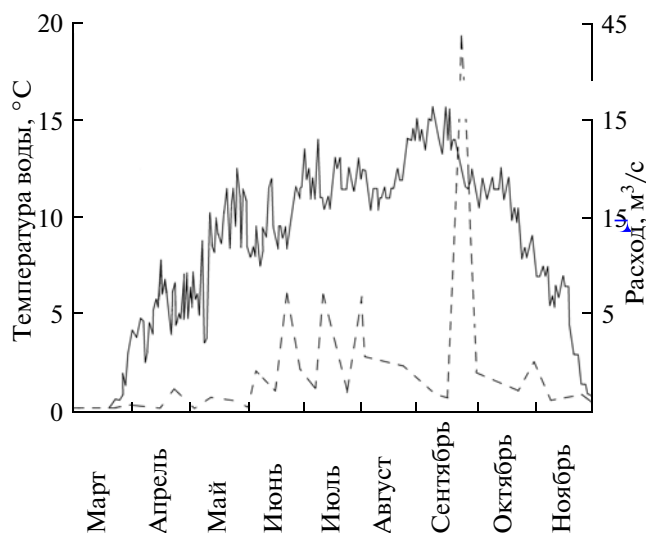


Рис. 2. Изменения температуры и расхода воды в р. Кедровая в марте–ноябре 1993 г.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Река Кедровая ($43^{\circ}05'$ с.ш., $131^{\circ}33'$ в.д. — $43^{\circ}09'$ с.ш., $131^{\circ}36'$ в.д.), берет свое начало в отрогах Восточно-Маньчжурских гор и впадает в Амурский залив Японского моря (рис. 1). Длина от истока до устья не превышает 25 км. На протяжении 18 км река протекает по заповеднику “Кедровая падь”, далее по заболоченной местности вне охранной зоны. Большая часть территории заповедника занята горными черно-пихтовыми, кедровыми, пихтовыми и широколиственными лесами. В долине реки встречаются ивняки, чозенники, ольшаники и ясеники (Коркишко, 2002). Обследуемый участок располагался в метаритрале и представлял собой типичный структурный элемент речной системы “плес–перекат” протяженностью около 60 м, его полная характеристика приведена в работе Тесленко и Холина (2005). Глубина потока изменялась от 0.1 до 0.54 м, колебания расхода воды отображены на рис. 2.

Очень сильный паводок, при котором водное зеркало увеличилось во много раз с максимальной величиной расхода до 45 м³/с, отмечен в сентябре и связан с прохождением тайфуна и ливневых дождей. Температура воды изменялась от 0.5 до 15.2°C (рис. 2). Река Кедровая находится в зоне муссонного климата, где тайфуны, паводки и другие экстремальные природные факторы являются необходимым условием существования речных экосистем и их многолетней стабильности (Бога-тов, 1994). Согласно классификации Леванидова (1965) р. Кедровая по термическому режиму относится к умеренно-холодноводным водотокам. Годовая сумма тепла для исследуемого участка оценивается в 2790 градусодней (Леванидова, 1982). Максимальная скорость течения достигала 2 м/с, средний показатель не превышал 0.5 м/с. Содержание кислорода в воде было близко к полному насыщению, общая жесткость воды 0.322 мг экв/л, содержание ионов Ca²⁺ 0.120 мг экв./л (Тиунова, 1993). В июне 2012 г. при температуре воды 9.2°C рН = 8.2, электропроводность 46 мкСм/см. Затененность участка под пологом леса практически не выражена.

Количественные пробы бентоса отбирались модифицированным бентометром Леванидова (1976) с площадью захвата 0.075 или 0.0625 м², сачок которого покрыт газом № 23. Сбор материала проводился с апреля 1993 по апрель 1994 гг., за исключением периода, когда участок был покрыт льдом (декабрь–февраль). Пробы отбирали дважды в месяц: в мае, июне, августе, октябре, ноябре 1993 г. и апреле 1994; ежемесячно в апреле, июле, сентябре 1993 г. и в марте, 1994. Всего было отобрано 410 проб, в которых обнаружено около 17300 экз. веснянок. Пробы фиксировали 4% раствором формальдегида. У всех личинок веснянок промерялась ширина головной капсулы с точностью до 0.05 мм с помощью окуляр микрометра на бинокляре МБС-10, затем они взвешивались на торсионных весах типа WTW. При определении сухой массы тела использовалась ранее установленная взаимозависимость между сухой и сырой массой тела: $W_{\text{сух}} = 0.191 \times W_{\text{сыр}}^{1.054}$ (Тесленко, 2006). Взаимосвязь массы тела (W) и ширины головной капсулы (HCW) выражалась уравнением степенной функции: $W = c \times HCW^f$, где W – сухая масса личинок (мг); HCW – ширина головной капсулы, мм; c – сухая масса при $HCW = 1$ мм; f – константа (Smock, 1980; Балущкина, 1987). Параметры уравнений зависимости массы тела от ширины головной капсулы вычисляли с помощью программы STATISTICA 10.0.

Рост личинок обследованных видов близок к экспоненциальному (Тесленко, 2006), поэтому продукция (мг сух. в-ва/м²) популяций за интервал времени Δt , равный продолжительности их развития, рассчитывалась как $P = C_w \times \Delta t \times B_{\text{cp}}$, где

C_w – средняя удельная скорость роста (сут⁻¹), равная $C_w = \frac{\ln W_{t+\Delta t} - \ln W_t}{\Delta t}$, а W_t и $W_{t+\Delta t}$ – средняя сухая масса тела (мг сух. в-ва) личинок в момент времени Δt и $\Delta t + 1$. Средняя сухая масса вычислялась как средне экспоненциальная: $W_{\text{cp}} = (W_2 - W_1) / (\ln W_2 - \ln W_1)$, средняя биомасса $B_{\text{cp}} = (B_{t+\Delta t} - B_t) / 2$, (мг сух. в-ва/м²) (Gillespie, Benke, 1979). Отношение общего прироста органического вещества к средней биомассе популяции за вегетационный сезон определялось как $P/B_{\text{cp}} = C_w \times \Delta t$. Величина коэффициента P/B для когорты $P/B_{\text{ког}}$ с учетом продолжительности развития (D) оценивалась по начальной (W_0) и конечной (W_{dif}) массе тела $P/B_{\text{ког}} = C \times D = (\ln W_{\text{dif}} - \ln W_0)$. За год $P/B_{\text{год}}$ был равен $P/B_{\text{год}} = P/B_{\text{ког}} \times (365/D)$ (Benke, 1984; Голубков, 2000).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Paracapnia khorensis – дальневосточный вид с палеарктическим типом распространения в холодноводных и умеренно холодноводных предгорных притоках Среднего и Нижнего Амура, реках хребтов Сихотэ-Алинь и Восточно-Маньчжурских гор, а также в водотоках Приханкайской низменности (Тесленко, Жильцова, 2009). За период исследований 1993–1994 гг. средняя численность популяции 169 экз./м², средняя биомасса – 23.36 мг сух. в-ва/м². Согласно гистограммам размерного состава жизненный цикл *P. khorensis* – моновольтинный, с переннирующим типом развития в течение 282 суток (рис. 3). Синхронный вылет имаго происходил со второй половины марта до середины апреля. Эмбриональное развитие прямое, без диапаузы, продолжалось с конца апреля по июнь, средняя температура воды в эти месяцы изменялась в пределах от 4.0 до 12.5°C. Пополнение популяции отмечено с июня по август, появление личинок новой генерации с шириной головной капсулы 0.15 мм и массой тела 0.0012 мг сух. в-ва зарегистрировано в сборах 26 июня (рис. 4). Личинки росли в течение лета, однако заметное увеличение роста при повышении температуры воды в летние месяцы не зафиксировано (рис. 4). В начале сентября у личинок *P. khorensis* появились зачатки крыловых чехликов, а в феврале стали очевидными и половые различия. Самцы отличались от самок по выросту X тергита брюшка, который указывал на формирование зачатков эпипрокта. Готовые к вылету личинки присутствовали в пробах в конце марта и имели максимальные ширину головной капсулы 0.9 мм и массу тела до 0.5 мг сух. в-ва (табл. 1). Средняя удельная скорость роста особей *P. khorensis* (0.020 сут⁻¹) почти не отличалась от средней удельной продукции популяции (0.021 сут⁻¹)

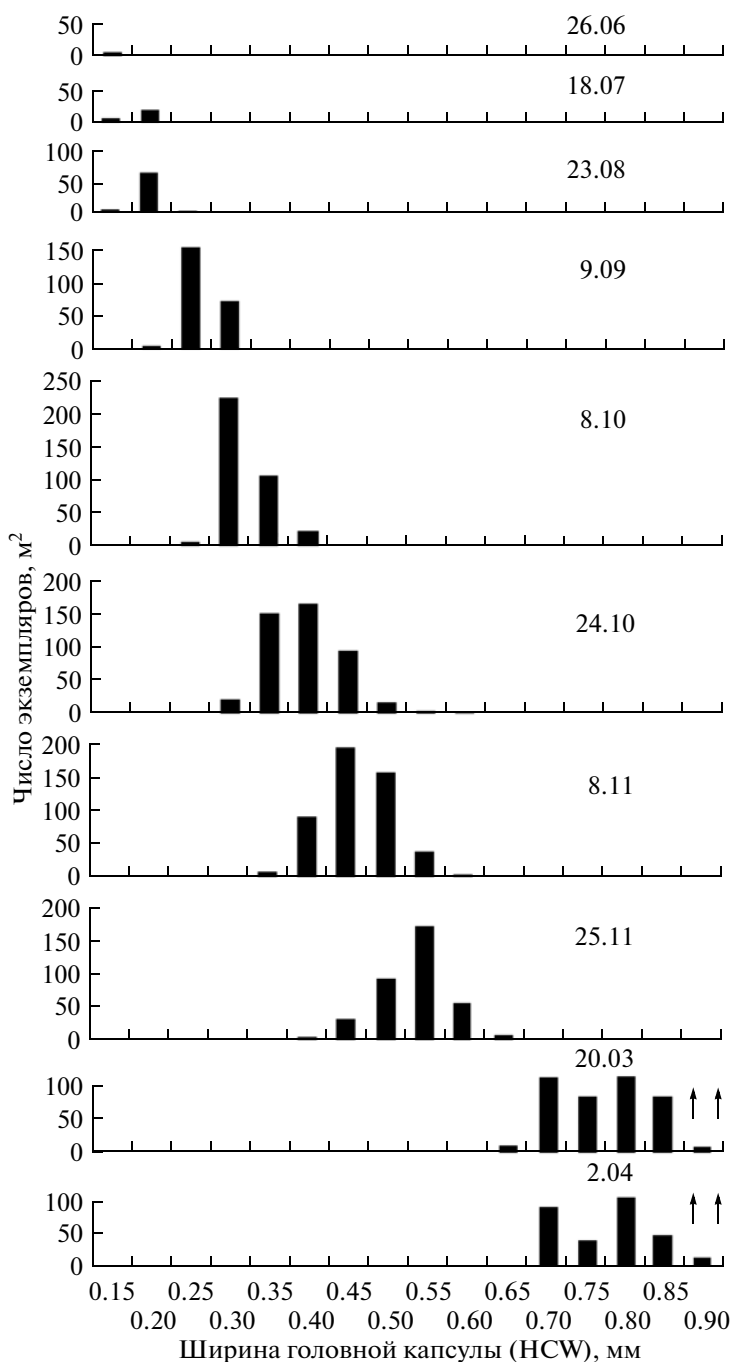


Рис. 3. Динамика размерного состава популяции *P. khorensis* в р. Кедровая в 1993–1994 гг. Здесь и далее стрелками указан вылет имаго.

(табл. 2). Величина продукции за время развития популяции (282 сут) составила 130.71 мг сух. в-ва/м². Средняя эффективность продукционного процесса $P/B_{\text{ср}} = 5.60$. С учетом начальной и конечной массы личинок и продолжительности их развития P/B коэффициент для когорты 6.01, P/B за год 7.78 (табл. 2).

Amphinemura verrucosa — массовый вид с палеоарктическим типом распространения в пред-

горных реках и ручьях (до 700–800 м над ур. м.) бассейна Нижнего и Среднего Амура, хребта Сихотэ-Алинь, Восточно-Маньчжурских гор и п-ова Корея (Zwick, 1973; Жильцова, 2003; Тесленко, 2011). В мезотриали р. Кедровая в 1993–1994 гг. средняя численность *A. verrucosa* составляла 416 экз./м², средняя биомасса — 2.75 мг сух. в-ва/м². Жизненный цикл *A. verrucosa* — моновольтинный, с переннующим типом развития. Рост популяции мед-

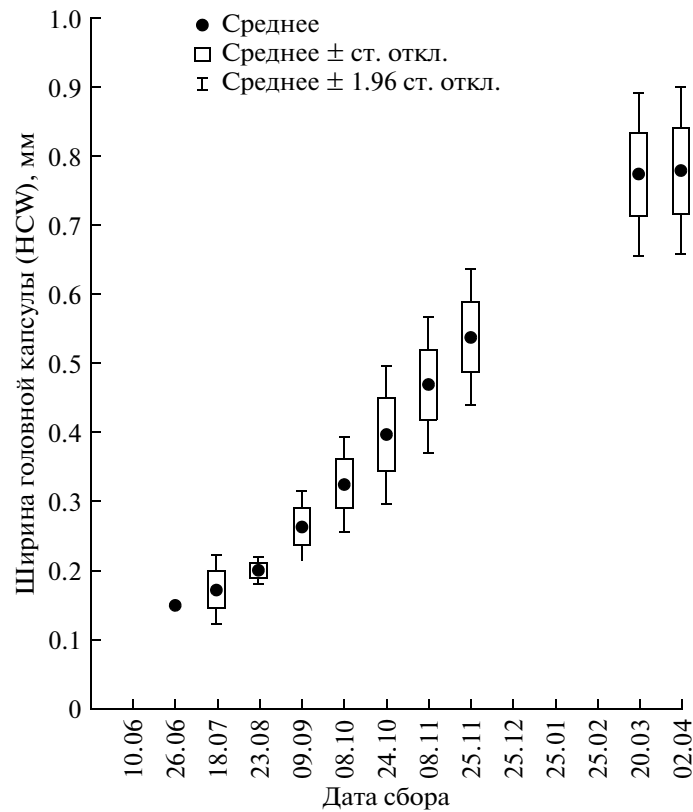


Рис. 4. Рост ширины головной капсулы личинок *P. khorensis* в р. Кедровая в 1993–1994 гг.

ленный в течение 289 сут (рис. 5). Период лета растянут с июня по август—начало сентября, поэтому пополнение популяции происходит с начала сентября по ноябрь, что предполагает прямое развитие яиц в течение двух месяцев. Личинки растут в течение осени и зимы, но самый активный рост отмечен следующей весной и в начале лета при температуре воды выше 10°C (рис. 5, 6). Взрослые личинки *A. verrucosa* имели максималь-

ную ширину головной капсулы 1.15 мм и массу тела до 0.629 мг сух. в-ва (табл. 1). Средняя удельная скорость роста особей *A. verrucosa* (0.017 сут⁻¹) отличалась от средней удельной продукции популяции (0.021 сут⁻¹). Величина продукции за время развития популяции (289 сут) *A. verrucosa* составила 13.17 мг сух. в-ва/м², $P/B_{\text{ср}}$ 4.78, $P/B_{\text{ког}}$ 6.39, а $P/B_{\text{год}}$ 8.07 (табл. 2).

Таблица 1. Параметры уравнений зависимости массы тела (W , мг сух. в-ва) от ширины головной капсулы (HCW , мм) массовых видов веснянок в р. Кедровая

Вид	n	HCW , мм	W , мг сух. в-ва	c	f	R
<i>Paracapnia khorensis</i>	44	0.15–0.9	0.001–0.503	0.718	3.371	0.991
<i>Amphinemura verrucosa</i>	45	0.20–1.15	0.001–0.629	0.281	3.043	0.992
<i>Taenionema japonicum</i>	118	0.175–1.3	0.002–1.391	0.590	3.268	0.991

Примечание. n – количество экземпляров, c – свободный член, f – показатель степени, R – коэффициент регрессии.

Таблица 2. Продукционные показатели и продолжительность развития массовых видов веснянок в р. Кедровая в 1993–1994 гг.

Вид	Продолжительность развития, сут	C_w , сут ⁻¹	C , сут ⁻¹	P , мг сух. в-ва/м ²	$P/B_{\text{ср}}$	$P/B_{\text{ког}}$	$P/B_{\text{год}}$
<i>Paracapnia khorensis</i>	282	0.020	0.021	130.71	5.60	6.01	7.78
<i>Amphinemura verrucosa</i>	289	0.017	0.022	13.17	4.78	6.39	8.07
<i>Taenionema japonicum</i>	295	0.021	0.022	28.04	6.07	6.55	8.11

Примечание. C_w – средняя удельная скорость роста, C – удельная продукция, P – продукция, P/B коэффициент.

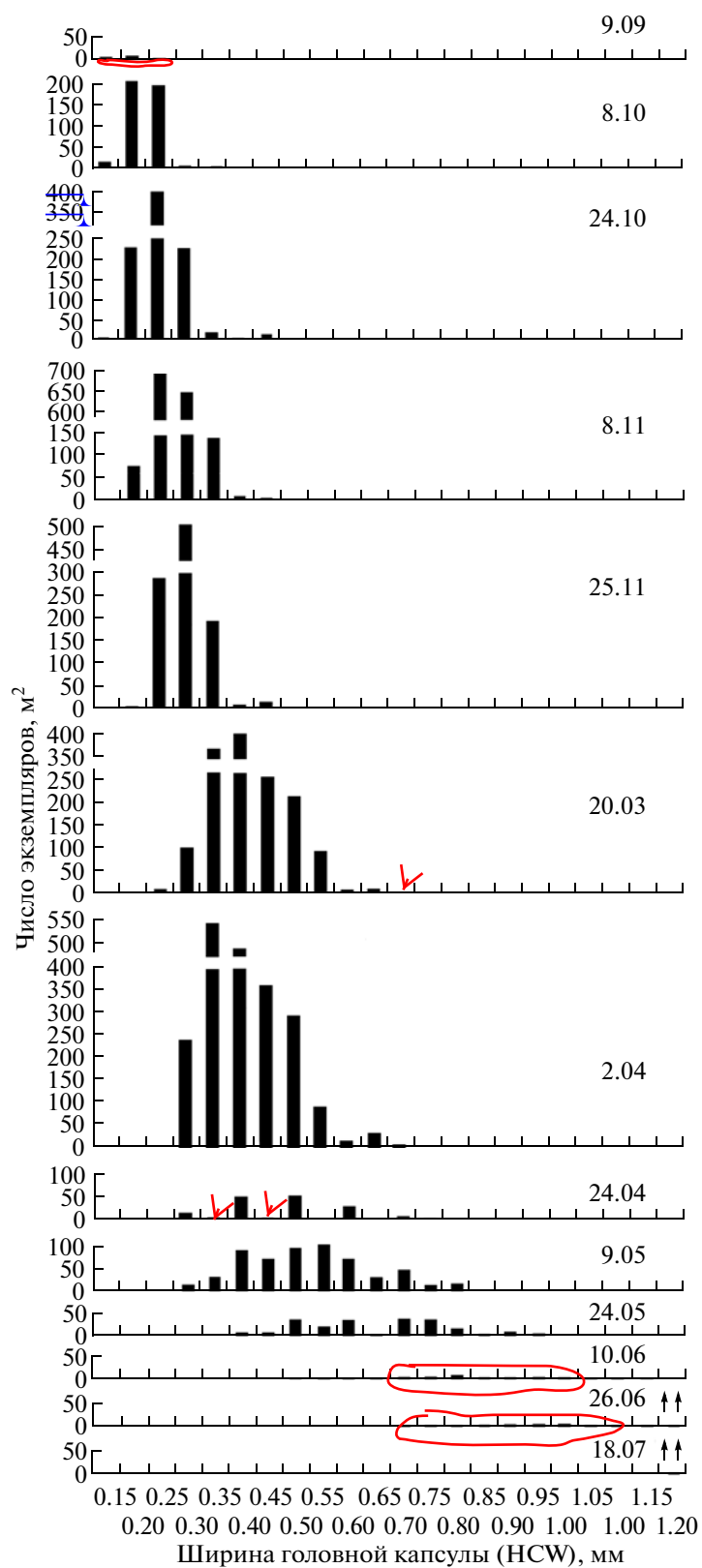


Рис. 5. Динамика размерного состава популяции *A. verrucosa* в р. Кедровая в 1993–1994 гг.

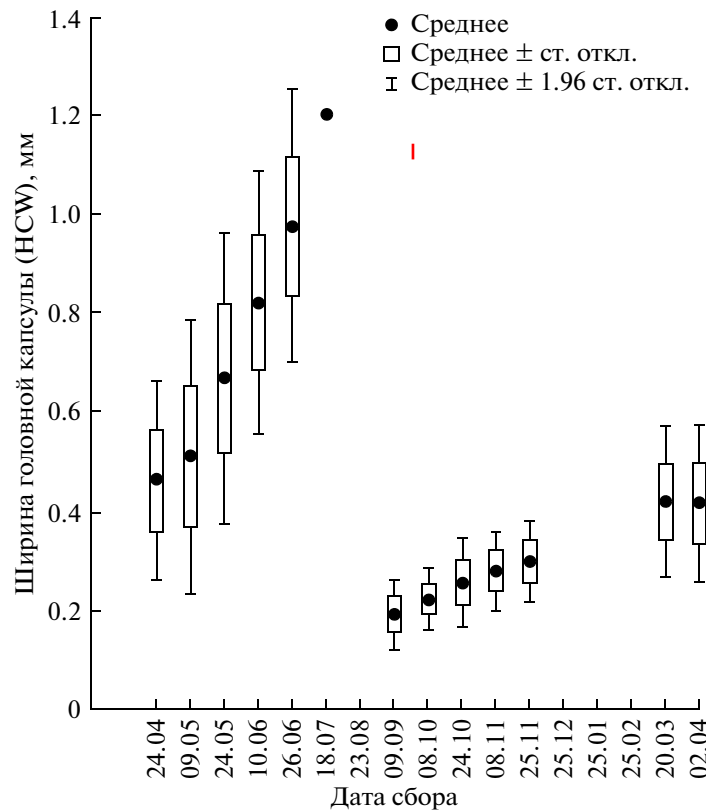


Рис. 6. Рост ширины головной капсулы личинок *A. verrucosa* в р. Кедровая в 1993–1994 гг.

Taenionema japonicum — холодолюбивый восточно-палеарктический вид, один из наиболее массовых и широко распространенных в горных и предгорных водотоках Дальнего Востока России, Сибири (Алтай, Забайкалье), Монголии, Китая, Кореи и Японии (Жильцова, 2003; Тесленко, 2011). Сроки лета зависят от условий среды: на юге Приморского края массовый вылет отмечен в мае–июне, на Камчатке — в августе. В р. Кедровая средняя численность популяции в 1993–1994 гг. составляла 120 экз./м², биомасса — 4.62 мг сух. в-ва/м². У самок общее число яиц 600–800, причем в яйцеводах были обнаружены как зрелые, так и незрелые яйца. Поперечный диаметр зрелых яиц 0.175 ± 0.005 мм. Самки могут продуцировать несколько кладок, продолжительность их жизни зависит от продолжительности созревания яиц, в этот период самки активно питаются. В результате экспериментального инкубирования в лаборатории в условиях, приближенных к естественным, диапауза на стадии яйца нами не зарегистрирована. Было установлено, что эмбриональное развитие *T. japonicum* прямое и продолжается в течение месяца. Личинки первой стадии из яиц, отложенных в воду 16.06.2003 г., вывелись в лабораторных условиях синхронно 17.07.2003 г. При этом ширина головной капсулы личинок первой стадии не превышала 0.165 ± 0.007 мм. Первые личинки новой гене-

рации в сборах бентоса появились в июле, что подтверждает их прямое развитие (рис. 7). Немногочисленные личинки с шириной головной капсулы около 0.175–0.25 мм были найдены в бентосных пробах с июля по сентябрь, что косвенно указывало на 3-месячную летнюю задержку развития в период относительно высокой температуры воды (до 15°C). В октябре с понижением температуры воды рост популяции возобновился и проходил высокими темпами в течение зимы без остановки (рис. 7, 8). У зрелой личинки ширина головной капсулы достигала 1.3 мм при массе тела 1.39 мг сух. в-ва (табл. 1). Вылет синхронно завершился в начале мая. Таким образом, жизненный цикл *T. japonicum* в р. Кедровая с учетом прямого развития яиц и последующей диапаузы на ранних личиночных стадиях характеризовался как моновольтинный, переннирующий. Средняя удельная скорость роста (C_w) особей *T. japonicum* в популяции почти не отличалась от средней удельной продукции (C). Величина продукции популяции *T. japonicum* за время развития в течение 295 сут составила 28.04 мг сух. в-ва/м², средняя эффективность продуцирования P/V_{cp} 6.07. С учетом продолжительности развития, начальной и конечной массы личинок P/V для когорты 6.55, P/V за год 8.11 (табл. 2).

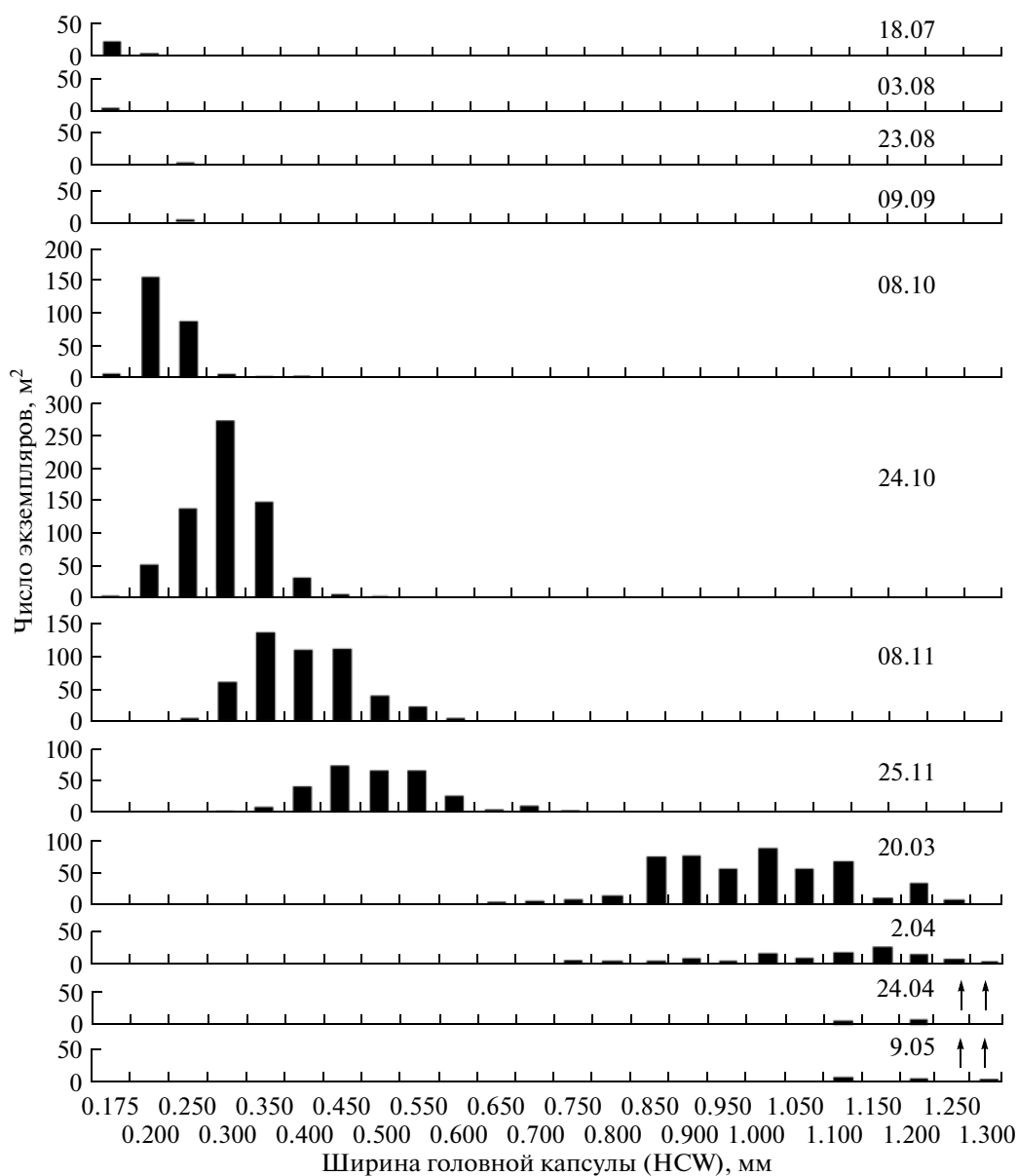


Рис. 7. Динамика размерного состава популяции *T. japonicum* в р. Кедровая в 1993–1994 гг.

ОБСУЖДЕНИЕ

Жизненный цикл у обследованных видов согласно гистограммам размерного состава их популяций классифицировался как моновольтинный, переннирующий с прямым эмбриональным развитием и медленным ростом в течение 282–295 суток, в том числе при низких зимних температурах воды. Популяции имели простую возрастную структуру, сравнительно короткий период размножения и относительно длительную фазу соматического роста одновременно рожденных особей, численность которых со временем монотонно убывала. Для каждого вида были характерны свои особенности развития. Так, *P. khorensis*

отличался высокой синхронностью вылета и пополнения популяции, непрерывным медленным ростом линейных размеров и массы тела с июня по март без зимней задержки. Сходный жизненный цикл был отмечен у неарктических видов *Paracapnia opis* (Newman) и *P. angulata* Hanson (Harper, Magnin, 1969; Harper, Hynes, 1972; Harper et al., 1991). Веснянки *A. verrucosa* имели растянутый вылет, и поэтому пополнение популяции происходило более двух месяцев. Личинки росли в течение осени и зимы, но самый активный рост отмечался следующей весной при повышении температуры воды непосредственно перед вылетом, как и других видов данного рода (Dobrin, Giber-son, 2003). Развитие *T. japonicum* характеризова-

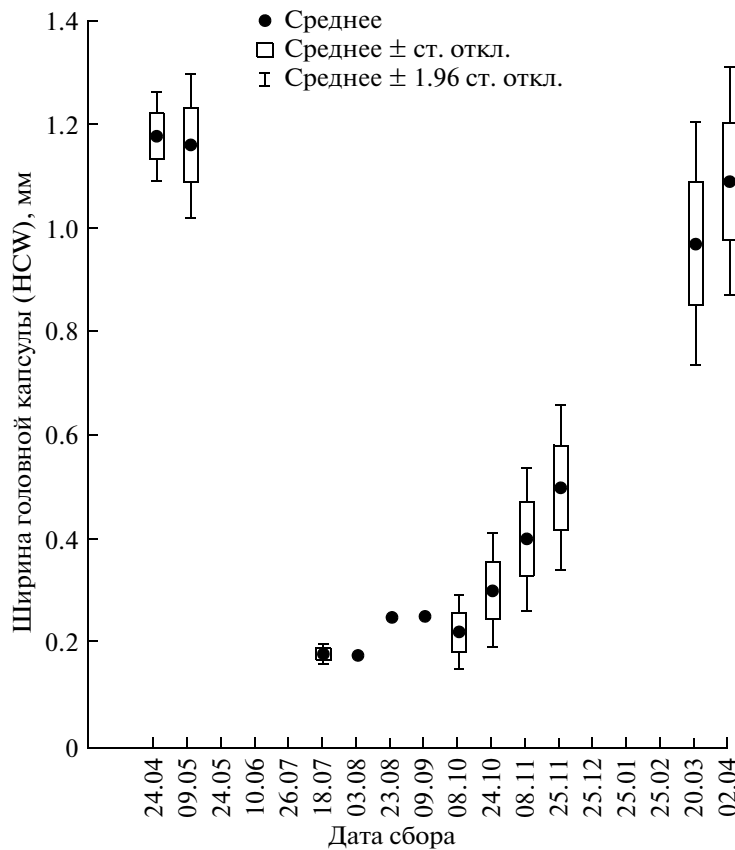


Рис. 8. Рост ширины головной капсулы личинок *T. japonicum* в р. Кедровая в 1993–1994 гг.

лось летней диапаузой на стадии личинки, что считается обычным явлением в жизненных циклах представителей семейства Taeniopterygidae (Harper et al., 1991). Эмбриональное развитие личинок *T. japonicum* в р. Кедровая завершилось до наступления высоких температур воды (август-сентябрь). Ранее предполагалось, что *T. japonicum* имел диапаузу на стадии яйца, завершающуюся в октябре (Леванидова, 1982). Вероятно, в летне-осенних сборах бентоса малочисленные личинки *T. japonicum* не были обнаружены, что и привело к ошибочному заключению о присутствии эмбриональной диапаузы. Подобный тип жизненного цикла с задержкой роста при относительно высоких температурах воды был зарегистрирован у неарктических видов *Taenioneta parvula* Banks, *T. maura* (Pictet) и *T. pacificum* (Banks) (Harper et al., 1991; Stewart et al., 1990). Веснянки в своем распространении приурочены в основном к холодным водотокам, и адаптационная стратегия их развития направлена на избегание высоких температур посредством вылета имаго в весенние месяцы. В водотоках умеренной зоны, когда температура воды слишком высока для развития, наблюдалась эмбриональная или личиночная диапауза (Harper, Hynes, 1970; Pugsley, Hynes, 1985).

Продукция популяций веснянок определялась общими закономерностями прироста биомассы и продолжительностью жизненного цикла. Продолжительность жизненного цикла, удельная скорость продукции, эффективность продуцирования когорт и популяций обследованных видов различались незначительно. Более вариабельной оказалась средняя биомасса, которая и определила различия в величинах продукции популяций и средних P/B_{cp} коэффициентов. В целом, рассчитанные продукционные характеристики популяций массовых видов растительно-детритоядных веснянок соответствуют статистически усредненным данным по удельной скорости продукции и эффективности продуцирования за год для семейств Capniidae, Nemouridae и Taeniopterygidae мировой фауны (Голубков, 2000).

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор признателен Т.М. Тиуновой, Л.А. Медведевой и С.Л. Кочариной за помощь в полевых исследованиях.

Работа выполнена частично при поддержке Отделения биологических наук РАН «Современное состояние и динамика биологического разно-

образия пресноводных и солоноватоводных экосистем Дальнего Востока России” (12-1-ПЗ0-01).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Балушкина Е.В.*, 1987. Функциональное значение личинок хирономид в континентальных водоемах. Л.: Наука. 179 с.
- Богатов В.В.*, 1994. Экология речных сообществ российского Дальнего Востока. Владивосток: Дальнаука. 218 с.
- Голубков С.М.*, 2000. Функциональная экология личинок амфибиотических насекомых // Труды Зоологического института РАН. Т. 284. Санкт-Петербург. 294 с.
- Жильцова Л.А.*, 2003. Фауна России и сопредельных стран // Насекомые веснянки. Т. I., вып. 1. Веснянки (Plecoptera) группа Euholognatha. СПб: Наука. 538 с.
- Коркишко Р.И.*, 2002. Кадастр растений и грибов заповедника “Кедровая падь”: списки видов. Владивосток: Дальнаука. 155 с.
- Кочарина С.Л.*, 1990. Функциональная экология ручейников малой лососевой реки юга Приморского края (на примере р. Кедровая). Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток. 25 с.
- Кочарина С.Л., Макаренченко Е.А., Макаренченко М.А., Николаева Е.А., Тиунова Т.М., Тесленко В.А.*, 1988. Донные беспозвоночные в экосистеме лососевой реки юга Дальнего Востока СССР // Фауна, систематика и биология пресноводных беспозвоночных. Владивосток: ДВО АН СССР. С. 86–108.
- Леванидов В.Я.*, 1965. Материалы к лимнологической характеристике текущих водоемов Дальнего Востока. Вопросы гидробиологии. М.-Л.: Наука. С. 251–252. – 1976. Биомасса и структура донных биоценозов малых водотоков Чукотского полуострова // Пресноводная фауна Чукотского полуострова. Труды БПИ ДВНЦ АН СССР. Владивосток. ДВНЦ АН СССР. Т. 36. С. 104–122. – 1977. Биомасса и структура донных биоценозов реки Кедровой // Пресноводная фауна заповедника «Кедровая падь». Труды Биол.-почв. ин-та: Владивосток: ДВНЦ АН СССР. Т. 45 (148). С. 126–159.
- Леванидова И.М.*, 1982. Амфибиотические насекомые горных областей Дальнего Востока СССР. Фаунистика, экология, зоогеография Ephemeroptera, Plecoptera и Trichoptera. Л.: Наука. 215 с.
- Тесленко В.А.*, 1992. Роль личинок веснянок в сообществах пресноводных беспозвоночных малой лососевой реки Кедровая. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб. 21 с. – 2006. Веснянки (Plecoptera) в экосистемах рек Дальнего Востока России. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Владивосток. 43 с. – 2011. К фауне веснянок (Insecta, Plecoptera) Нижнего Приамурья. // Чтения памяти проф. Владимира Яковлевича Леванидова. Владивосток. Вып. 5. С. 501–521.
- Тесленко В.А., Жильцова Л.А.*, 2009. Определитель веснянок (Insecta, Plecoptera) России и сопредельных стран. Имаго и личинки. Владивосток: Дальнаука. 382 с.
- Тесленко В.А., Холин С.К.*, 2005. Влияние факторов среды на плотность личинок веснянок в метаритрале р. Кедровая (юг Дальнего Востока России) // Чтения памяти проф. Владимира Яковлевича Леванидова. Владивосток. Вып. 3. С. 106–112.
- Тиунова Т.М.*, 1993. Поденки реки Кедровой и их эколого-физиологические характеристики. Владивосток: ДВО АН СССР. 240 с.
- Benke A.C.*, 1984. Secondary production of aquatic insects. Ecology of Aquatic Insects. New York: Praeger Publishers. P. 289–322.
- Dobrin M., Giberson D.J.*, 2003. Life history and production of mayflies, stoneflies, and caddisflies (Ephemeroptera, Plecoptera, and Trichoptera) in a spring-fed stream in Prince Edward Island, Canada: evidence for population asynchrony in spring habitats? // Can. J. Zool. V. 81. P. 1083–1095.
- Gillespie D.-M., Benke A.C.*, 1979. Methods of calculating cohort production from field data – some relationships // Limnology and Oceanography. V. 24. P. 2179–2188.
- Harper P.P., Hynes H.B.N.*, 1970. Diapause in the nymphs of Canadian winter stoneflies // Ecology. № 51. P. 925–927. – 1972. Life histories of Capniidae and Taeniopterygidae (Insecta; Plecoptera) in Southern Ontario // Archiv Hydrobiol. Suppl. 40. S. 274–314.
- Harper P.P., Lauson M., Harper F.*, 1991. Life cycle of 12 species of winter stoneflies from Quebec (Plecoptera: Capniidae and Taeniopterygidae) // Can. J. Zool. V. 69. P. 787–796.
- Harper P.P., Magnin E.*, 1969. Cycles vitaux quelques Plecopteres des Laurentides (Insecta) // Can. J. Zool. № 47. P. 483–494.
- Pugsley C.W., Hynes N.B.N.*, 1985. Summer diapause and nymphal development in *Allocapnia pygmae* (Burmeister) (Plecoptera: Capniidae) in the Speed River, Southern Ontario // Aquatic Insects. V. 7. P. 53–63.
- Smock L.A.*, 1980. Relationships between body size and biomass of aquatic Insects // Freshwater Biol. V. 10. № 4. P. 375–383.
- Stewart K.W., Hassage R.L., Holder S.J., Oswood M.W.*, 1990. Life cycles of six stonefly species (Plecoptera) in subarctic and arctic Alaska streams // Ann. Entomol. Soc. Amer. V. 83. № 2. P. 207–214.
- Тиунова Т.М., Тесленко В.А., Кочарина С.Л., Медведова Л.А.*, 1998. Long-term research of the small salmon rivers of the Far East of Russia Long-Term Ecological Research in the Eas Asia-Pacific Region: Biodiversity and Conservation of Terrestrial and Freshwater Ecosystems // Proceeding of the 2nd East Asia-Pacific Regional Conference CGER NIES. P. 39–46.
- Тиунова Т.М., Whitman N.B.*, 1995. Some aspects of growth and feeding of *Gammarus koreanus* Ueno (Crustacea, Amphipoda) under experimental conditions // Report of the Studies on the Structure and Function of River Ecosystems of the Far East. V. 3. P. 28–31.
- Zwick P.*, 1973. Plecoptera from Korea // Annal. Historico-Naturales Musei Nationalis Hungarici. V. 65. P. 157–169.

THE LIFE CYCLE AND PRODUCTION OF THREE COMMON STONEFLY SPECIES (PLECOPTERA, INSECTA) IN A SMALL RIVER OF SOUTHERN PRIMORYE

V. A. Teslenko

*Institute of Biology and Soil Science, Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences, Vladivostok, 690022, Russia
e-mail: teslenko@ibss.dvo.ru*

Some aspects of biology and ecology of three common detritivorous stonefly species (*Paracapnia khorensis*, *Amphinemura verrucosa*, and *Taenionema japonicum*) from a small Kedrovaya river at the “Kedrovaya Pad” Reserve (southern Primorye Territory, Russia) are considered. Larvae of salmon inhabiting the river are an important component of the invertebrate community. The life cycle of all the species is univoltine, with the direct embryonic development and slow growth during 282–295 days, including their growth at low temperatures of water in winter. The *P. khorensis* population is distinguished by synchronous flight and recruitment, as well as by a slow persistent growth of linear sizes and body mass in its representatives from June to March. *A. verrucosa* stoneflies have an expanded flight period from June to August, and the recruitment occurs during two months, to the end of November. Nymphs grow during the fall and winter, but the active growth is recorded the next spring when the water temperature rises just before emerging in June and July. The development of *T. japonicum* is characterized by a diapause at the summer nymphal stage, in the period with relatively warm temperatures of water in August and September. In October, the growth of the population resumes and becomes rapid during the fall and winter without stopping before the emergence in May. In the species studied, the values of the cohort instantaneous growth rate ($0.021–0.022 \text{ day}^{-1}$), the efficiency of producing the cohorts (P/B_{cohort} , 6.01–6.55), and the efficiency of the annual population productivity (P/B_{annual} , 7.78–8.11) little differed. The secondary production during the development of the population ranged from 13.2 to 130.7 mg dry mass/m².

Keywords: detritivorous stoneflies, Plecoptera, univoltine life cycle, growth, secondary production, P/B ratio.