

УДК 595.735:591.5(571.63)

## ЖИЗНЕННЫЕ ЦИКЛЫ И ПРОДУКЦИЯ ТРЕХ ВИДОВ ХИЩНЫХ ВЕСНЯНОК (ПЛЕСОПТЕРА) В РЕКЕ КЕДРОВАЯ (ЮЖНОЕ ПРИМОРЬЕ)

© 2015 г. В. А. Тесленко

Биолого-почвенный институт ДВО РАН, Владивосток 690022, Россия  
e-mail:teslenko@ibss.dvo.ru

Поступила в редакцию 09.01.2014 г.

Исследованы жизненные циклы и продукционные характеристики популяций хищных веснянок *Skwala compacta*, *Stavsolus manchuricus* и *Kamimuria exilis* в малой лососевой р. Кедровая, протекающей в заповеднике “Кедровая Падь” (ФГУП “Земля леопарда”) на юге Приморского края. Установлено, что для *S. compacta* и *S. manchuricus* характерен моновольтинный, переннирующий жизненный цикл с прямым эмбриональным развитием и медленным ростом в течение 311 и 294 суток соответственно. Жизненный цикл *S. compacta* — высокая синхронность вылета и пополнения популяции, непрерывный прирост размеров и массы тела с мая по сентябрь, быстрый рост в октябре—ноябре и замедленное прибавление массы тела в зимние месяцы вплоть до вылета в апреле—мае. Цикл развития *S. manchuricus* отличается продолжительными летним вылетом с мая по июль и пополнением популяции, широким разбросом размерно-возрастных характеристик, по-видимому, связанным со спецификой репродуктивной системы имаго, а также внешней задержкой роста личинок ранних стадий при высокой температуре воды в конце лета и ранней осенью. Личинки *S. manchuricus* активно растут зимой при температуре 0.2°C, что составляет конкурентное преимущество перед *S. compacta* и *K. exilis*, у которых рост в зимние месяцы замедляется, либо отсутствует. Жизненный цикл *K. exilis* — семивольтинный, с учетом диапаузы в эмбриональном развитии длительностью 9 месяцев, продолжается около 4 лет. Не синхронизированный летне-осенний вылет имаго и откладка яиц отмечаются с конца июля по сентябрь. Структура популяции *K. exilis* сложная, представлена 3 когортами, размеры которых перекрываются вследствие растянутого вылета имаго и пополнения популяции личинками новой генерации весной следующего года. Веснянки *K. exilis* активно растут в теплое время года, когда личинки *S. compacta* и *S. manchuricus* только появляются в водотоке, либо приостанавливают свой рост при летней относительно высокой температуре воды. Значения годовой продукции трех видов изменялись в пределах 0.045–0.383 г сухого в-ва/м<sup>2</sup>. *P/V* коэффициенты:  $P/V_{\text{ср}}$  1.1–6.9;  $P/V_{\text{ког}}$  6.2–9.1 и  $P/V_{\text{год}}$  4.1–9.4. Низкие  $P/V_{\text{ср}}$  и  $P/V_{\text{год}}$  были зарегистрированы у семивольтинного вида *K. exilis*, а высокие у моновольтинного вида *S. compacta*. Веснянки *S. compacta* обладали высокой удельной скоростью роста и удельной продукцией 0.026 сут<sup>-1</sup>. У *K. exilis* удельная скорость роста 0.013 сут<sup>-1</sup> и удельная продукция 0.004 сут<sup>-1</sup> отличалась низкими показателями. Самые высокие продукционные характеристики отмечены в популяции *S. manchuricus*, личинки росли с удельной скоростью 0.023 сут<sup>-1</sup>, а их средняя плотность достигала 59 экз./м<sup>2</sup>.

**Ключевые слова:** хищные веснянки, Плесоптера, жизненный цикл, моновольтинный, семивольтинный, удельная скорость роста, удельная продукция, *P/V* коэффициент.

DOI: 10.7868/S0044513415020105

В сообществе донных беспозвоночных метаритрали р. Кедровая амфибиотические насекомые веснянки представлены 15 видами (Тесленко, 2014), 9 из них входят в состав трофической группировки хищников. Хищные веснянки не имеют высоких показателей численности или биомассы, некоторые из них наблюдаются спорадически и поэтому в структуре сообщества относятся лишь к категории второстепенных видов. Вместе с тем, они играют существенную роль в перераспределении потока энергии в экосистеме, являясь промежуточным звеном между проду-

центами, консументами наивысшего порядка и редуцентами. Кроме того, некоторые из них находятся на том же трофическом уровне, что и молодь лососевых и других бентосоядных рыб (Леванидов, 1977; Teslenko, 1997). *Skwala compacta* (McLachlan 1872), *Stavsolus manchuricus* Teslenko 1999 (оба из семейства Perlodidae) и *Kamimuria exilis* (McLachlan 1872) (семейства Perlidae) более значимы по численности и биомассе и, следовательно, активнее других участвуют в трансформации органического вещества. Они обитают не только в лососевых реках Приморья. Восточно-

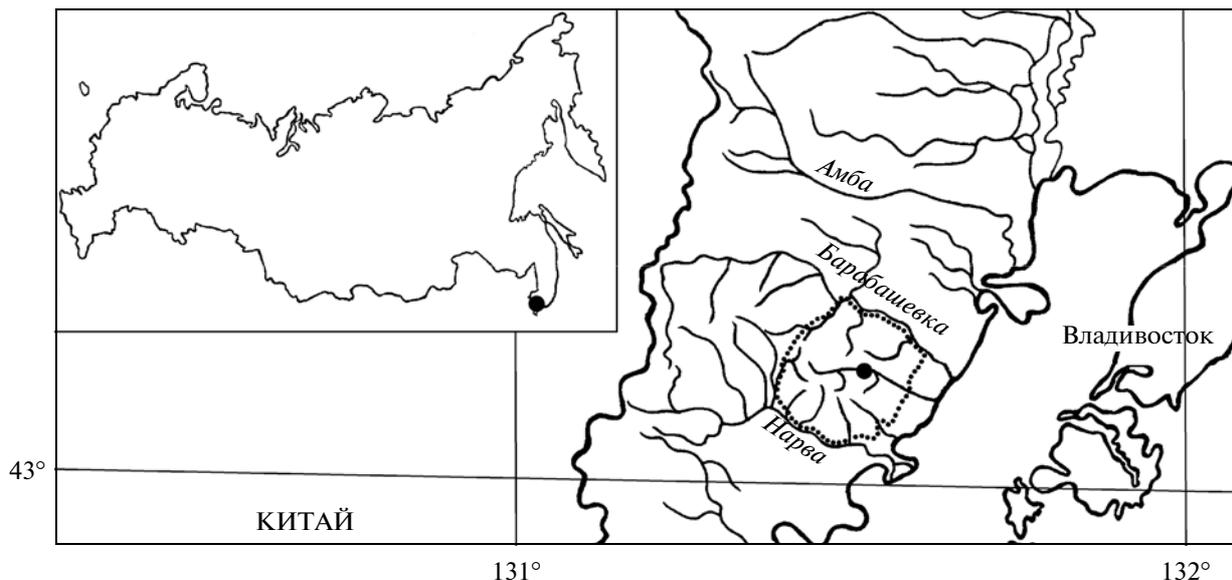


Рис. 1. Карта-схема района исследований. Точкой обозначено место сбора материала.

палеарктический вид *S. compacta* широко распространен от бассейна р. Колыма на севере до водотоков островов Сахалин, Кунашир и Приморья на юге. Это один из наиболее массовых видов на пюве Камчатка и крупных притоков бассейна р. Амур. Известен из Алтая, Саян, Восточной Сибири, Монголии и Японии (о-ва Хоккайдо и Хонсю) (Тесленко, Жильцова, 2009). Сходное распространение в Восточной Палеарктике имеет и *K. exilis*. Кроме Восточной Сибири и Дальнего Востока (Амурская обл., юг Хабаровского края и Приморский край), этот вид зарегистрирована в Монголии, Китае и Корее. Ареал палеарктического вида *S. manchuricus* сравнительно уже, он ограничен умеренно холодноводными и холодноводными водотоками горного и предгорного типа юга Дальнего Востока России (Амурская обл., Хабаровский и Приморский края), а также Северо-Восточного Китая и Кореи (Тесленко, 2011). Несмотря на широкое распространение и большое значение в экосистемах рек, жизненные циклы этих веснянок до сих пор остаются недостаточно изученными. Вместе с тем, именно аутэкологические исследования позволяют оценить значение популяций и сообществ животных в процессах биологической продуктивности, превращения веществ и трансформации энергии в экосистемах (Алимов, 1981; Resh, Rosenberg, 2010). Развитие и рост в первую очередь связаны с образованием биомассы во времени или продукцией (Алимов, 1981; Venke, Hurn, 2010; Алимов и др., 2013). Продукция представляет собой один из самых объемлющих критериев успеха популяции, т.к. включает в себе плотность, биомассу, скорость роста, воспроизводство, выживаемость и время развития особей (Benke, 1993).

Цель данной работы состоит в определении стратегии жизненных циклов хищных веснянок *S. compacta*, *S. manchuricus* и *K. exilis* и их продукционных характеристик. Данная работа представляет часть многопланового исследования малой р. Кедровая, типового объекта детального изучения лососевых экосистем на юге Дальнего Востока России.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Река Кедровая (43°05' с.ш., 131°33' в.д. — 43°09' с.ш., 131°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” (ныне ФГУП “Земля леопарда”), 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 ясеневики (Коркишко, 2002). Обследуемый участок располагался в метаритрали 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 0.1–0.54 м, расход 0.2–45.0 м<sup>3</sup>/с. Река Кедровая протекает в зоне муссонного климата, где тайфуны и паводки являются необходимым условием ее существования и многолетней стабильности (Богатов, 1994). Очень сильный паводок, при котором водное зеркало увеличилось во много раз, с максимальной величиной расхода

**Таблица 1.** Динамика минимальных (min), максимальных (max) и средних значений температуры воды ( $T$ , °C) в р. Кедровая в вегетационный период 1993 г.

Показатель	Март	Апрель	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	Октябрь	Ноябрь
Min–max	0.2–3.2	2.6–7.8	5.0–12.5	7.5–12.0	10.5–14.0	10.5–15.0	11.5–15.5	7.0–12.5	1.5–7.5
Среднее $\pm$ $\pm$ ст. откл.	$0.6 \pm 0.77$	$5.2 \pm 1.19$	$9.2 \pm 1.79$	$9.6 \pm 1.35$	$11.8 \pm 0.87$	$12.2 \pm 1.23$	$13.5 \pm 1.22$	$10.3 \pm 1.60$	$5.5 \pm 1.88$
$n$	31	31	31	30	31	31	30	31	23

до 45 м<sup>3</sup>/с, отмечен в сентябре и связан с прохождением тайфуна и ливневых дождей. По термическому режиму р. Кедровая относится к умеренно-холодноводным водотокам (Леванидов, 1965), температура воды в период исследований изменялась от 0.2 до 15.5°C (табл. 1). Годовая сумма тепла для исследуемого участка оценивалась в 2790 градусодней (Леванидова, 1982). Максимальная скорость течения достигала 2 м/с, средний показатель не превышал 0.5 м/с. Содержание кислорода в воде близко к полному насыщению, общая жесткость воды 0.322 мг экв./л, содержание ионов Ca<sup>2+</sup> 0.120 мг экв./л (Тиунова, 1993). Затененность участка под пологом леса практически не выражена.

Количественные пробы бентоса отбирали модифицированным бентометром Леванидова (1976) с площадью захвата 0.075 или 0.0625 м<sup>2</sup> (Тиунова, 1993), сачок которого покрыт газом № 23, с апреля 1993 по апрель 1994 гг., за исключением зимнего периода (декабрь–февраль), когда участок был покрыт льдом. Сбор материала проводили 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 личинок *S. compacta* 310 экз., *S. manchuricus* 1132 экз., *K. exilis* 576 экз. Пробы фиксировали 4% раствором формальдегида. У всех личинок веснянок промеряли ширину головной капсулы ( $HCW$ , мм) с точностью до 0.05 мм с помощью окуляр-микрометра на бинокляре МБС-10. Взаимосвязь массы тела ( $W$ ) и  $HCW$  выражалась уравнением степенной функции:  $W = c \times HCW^f$ , где  $W$  – сырая масса личинок (мг);  $HCW$  – ширина головной капсулы (мм);  $c$  – сырая масса тела при  $HCW = 1$  мм;  $f$  – константа (Smock, 1980; Балущкина, 1987).

Сырая масса тела определялась после подсушивания личинок на фильтровальной бумаге и взвешивания на торсионных весах типа WTW, сухая – после содержания в сушильном шкафу до постоянной веса при температуре 60–80°C и взвешивания на аналитических весах типа MB 210A (дискретность 0.00001 г). При расчете взаимозависимости сырой и сухой массы тела использовалось уравнение степенной функции:  $W_{\text{сух}} =$

$n \times W_{\text{сыр}}^m$ , где  $n$  – свободный член,  $m$  – константа,  $W_{\text{сух}}$  и  $W_{\text{сыр}}$  – сухая и сырая масса тела (мг) соответственно. Статистическая обработка материалов приводилась с помощью программы STATISTICA 10.0.

При исследовании роста личинок полагали, что он близок к экспоненциальному (Benke, 1984; Голубков, 2000; Тесленко, 2006), поэтому продукция популяций за интервал времени  $\Delta t$ , равный продолжительности их развития рассчитывалась по удельной скорости роста ( $C_w$ , сут<sup>-1</sup>) (Заика, 1972; Gillespie, Benke, 1979; Benke, 1984). В случае с *K. exilis*, когда в реке присутствовали одновременно 3 когорты различного возраста, допускали, что средняя годовая продукция аппроксимативно равна продукции одной когорты, при этом все три когорты имели сходный рост и выживание. Корректировку годовой продукции для этого вида проводили умножением величины годовой продукции на величину продукционного интервала когорты (cohort production interval CPI). Для *K. exilis* CPI = 12/27 = 0.44. Для всех видов веснянок величина коэффициента  $P/B_{\text{кор}}$  с учетом продолжительности развития ( $D$ ) оценивалась по начальной ( $W_0$ ) и конечной ( $W_{\text{диф}}$ ) массе тела  $P/B_{\text{кор}} = C_w \times D$ , где  $C_w = \ln(W_{\text{диф}}/W_0)/D$ . За год  $P/B_{\text{год}} = C_w \times 365$  (Benke, 1984; Голубков, 2000). Для сравнения эффективности продукционного процесса использовали также удельную продукцию ( $C$ , сут<sup>-1</sup>), которая определялась как средневзвешенная величина удельных скоростей роста веснянок.

Размеры и массу тела личинок первой стадии, а также продолжительность эмбрионального развития определяли в результате инкубирования нескольких кладок яиц *S. compacta*, *S. manchuricus* и *K. exilis* в лабораторных условиях в стеклянных пробирках с завинчивающейся пробкой в чистой речной воде. Днем в течение лета и осени яйца содержали при комнатной температуре до 20.0°C и 10-часовом фотопериоде, ночью в холодильнике при 6–8°C. Зимой яйца *K. exilis* находились в холодильнике постоянно. Весной следующего года инкубация яиц *K. exilis* осуществлялась при комнатной температуре и 10-часовом фотопериоде до появления нимфул.

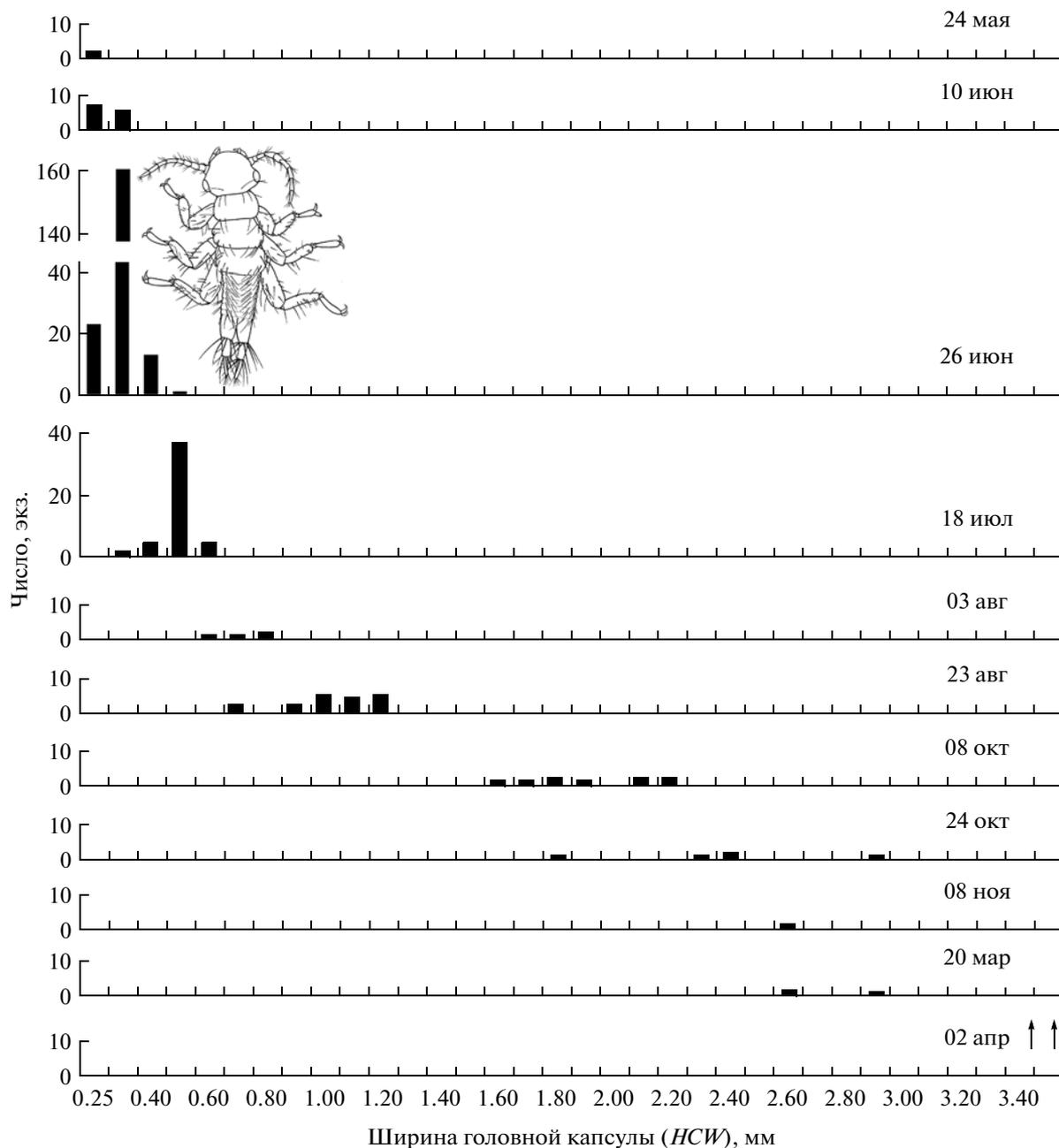


Рис. 2. Динамика размерного состава популяции *S. compacta* в р. Кедровая в 1993–1994 гг. Здесь и далее указано появление личинок первой стадии развития, а стрелками – вылет имаго.

### РЕЗУЛЬТАТЫ

Жизненный цикл *Skwala compacta* согласно гистограммам размерного состава, моновольгинный переннирующий (рис. 2), с медленным ростом (Нупес, 1970; Леванидова, 1982). Популяция представлена одной когортой, развитие которой проходит в течение 311 суток с конца мая по начало апреля. Синхронный вылет имаго и откладка яиц отмечены в первой декаде апреля – конце мая. Число яиц у самок *S. compacta* 2200–2300, поперечный диаметр  $0.238 \pm 0.007$  мм. Эмбриональ-

ное развитие прямое без диапаузы, в экспериментальных условиях продолжалось около 7 недель. Выклев личинок первой стадии из яиц, помещенных в воду в лаборатории 10 апреля, установлен 26 мая, а в природе они были найдены 24 мая (средняя температура воды  $9.2^{\circ}\text{C}$ ) (табл. 1). Личинки *S. compacta* первой стадии – молочного цвета, имели 3 церкальных и 9 антеннальных сегментов,  $HCW = 0.266 \pm 0.017$  мм, длина тела –  $1.138 \pm 0.070$  мм,  $W_{\text{сыр}} = 0.025$  мг. Линька во 2-ю стадию в лаборатории проходила через сутки. У ли-

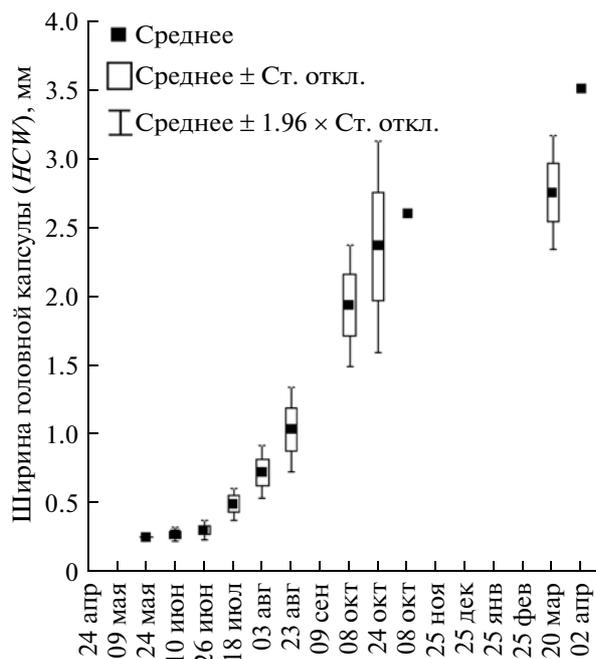


Рис. 3. Рост ширины головной капсулы личинок *S. compacta* в р. Кедровая в 1993–1994 гг.

чинок 2-й стадии *HCW* увеличилась до 0.3 мм; число церкальных сегментов до четырех, антеннальных — до 10. В водотоке пополнение популяции отмечено до конца июня. Рост личинок *S. compacta* продолжался с июня по апрель (рис. 3). Быстрый соматический рост наблюдался в августе–ноябре и особенно в октябре, когда средняя температура воды в реке снизилась после летнего максимума с 15.5 до 10.3°C (табл. 1). Средняя масса тела личинок в этот период увеличилась более чем в 44 раза (с 0.484 мг сырого в-ва в начале августа до 21.63 мг сырого в-ва в конце октября). В октябре личинки с *HCW* > 1.5 мм дифференцировались на самцов и самок. В начале ноября у них появились зачатки крыловых чехликов. По-видимому, в зимние месяцы соматический рост замедлялся, в основном происходило созревание генеративных продуктов, поскольку в марте у личинок самок в овидуктах были замечены сформированные яйца. В марте-апреле средний размер *HCW* личинок самок был на 18–24% больше, чем у самцов, однако четкого разграничения линейных размеров самцов и самок выявить не удалось, размеры *HCW* самцов и самок перекрывались.

Таблица 2. Параметры уравнений зависимости массы тела (*W*, мг сырого в-ва) от ширины головной капсулы (*HCW*, мм) хищных видов веснянок в р. Кедровая

Вид	<i>n</i>	<i>HCW</i>	<i>W</i>	<i>c</i>	<i>f</i>	<i>R</i>
<i>Skwala compacta</i>	93	0.25–2.9	0.025–70.6	1.478	3.136	0.986
<i>Stavsolus manchuricus</i>	238	0.20–3.2	0.001–108.5	2.351	3.034	0.990
<i>Kamimuria exilis</i>	326	0.3–6.3	0.05–473.0	1.240	3.141	0.994

Перед вылетом в апреле зрелые личинки самок *S. compacta* имели хорошо склеротизованные яйца, а масса их тела достигала 167 мг сырого в-ва, при максимальной *HCW* 3.7 мм и длине 22.5 мм. При расчете продукционных характеристик *S. compacta* учитывалась зависимость  $W_{\text{сыр}}$  от *HCW*, мм (табл. 2). Принимая во внимание соотношение  $W_{\text{сух}} = 0.013 \times W_{\text{сыр}}^{1.138}$  ( $R = 0.98$ ,  $n = 32$ ),  $W_{\text{сух}}/W_{\text{сыр}} = 24.3\%$ , средняя биомасса *S. compacta* за период исследований 0.007 г сухого в-ва/м<sup>2</sup>, средняя численность 13 экз./м<sup>2</sup>. Средняя удельная скорость роста особей (0.026 сут<sup>-1</sup>) не отличалась от средневзвешенной удельной продукции популяции (0.026 сут<sup>-1</sup>) (табл. 3). Величина продукции за время развития 311 сут составила 0.045 г сухого в-ва/м<sup>2</sup>. Средняя эффективность продукционного процесса  $P/B_{\text{ср}} = 6.9$ . Учитывая начальную и конечную массу личинок и продолжительность их развития, величина  $P/B_{\text{ког}}$  составляла 8.0,  $P/B_{\text{год}} = 9.4$  (табл. 3).

Цикл развития *Stavsolus manchuricus* так же как и у *S. compacta* моновольтинный переннирующий, с медленным ростом (рис. 4). Популяция представлена одной когортой, развитие которой продолжалось в течение 294 сут с начала августа по начало июня. Период лета *S. manchuricus* проходил летом с конца мая-начала июня до конца июля. Число яиц в теле самок 600–900, размер в поперечном диаметре  $0.285 \pm 0.007$  мм. Эмбриональное развитие без диапаузы, продолжительность его по экспериментальным данным составила немногим более 8 недель. Из яиц, инкубированных в лаборатории 23 июня, выклев личинок отмечен 25 августа. Личинки *S. manchuricus* 1-й стадии беловато-молочного цвета имели *HCW* =  $0.189 \pm 0.006$  мм ( $n = 15$ ). Появление личинок 2-й стадии с темноватой головой и светлыми передне-, средне- и заднеспинкой зарегистрировано не сразу, как у *S. compacta*, а через несколько дней — 4 сентября. При этом размеры *HCW* увеличились до  $0.230 \pm 0.003$  мм ( $n = 10$ ). В природных условиях появление личинок новой генерации отмечено 3 августа (рис. 4, 5). Пополнение популяции длилось с июля по конец сентября (рис. 4). Согласно промерам *HCW* в августе–сентябре (рис. 5) при максимальных значениях температуры воды до 15.5°C отмечена внешняя задержка роста на начальных стадиях развития. В октябре с

**Таблица 3.** Продолжительность развития и величины средней удельной скорости роста ( $C_w$ , сут<sup>-1</sup>), удельной продукции ( $C$ , сут<sup>-1</sup>), продукции ( $P$ , г сухого в-ва /м<sup>2</sup>),  $P/B$  коэффициентов хищных видов веснянок в р. Кедровая в 1993–1994 гг.

Вид	Продолжительность развития, сут	$C_w$	$C$	$P$	$P/B_{cp}$	$P/B_{ког}$	$P/B_{год}$
<i>Skwala compacta</i>	311	0.026	0.026	0.045	6.9	8.0	9.4
<i>Stavsolus manchuricus</i>	294	0.021	0.023	0.383	4.6	6.2	7.7
<i>Kamimuria exilis</i>	820	0.013	0.004	0.240	1.1	9.1	4.1

понижением температуры воды рост активизировался, причем средняя масса тела личинок в этот период увеличилась в 4 раза (с 0.479 мг сырого в-ва в начале октября до 2.33 мг сырого в-ва в начале ноября). Развитие популяции *S. manchuricus* проходило весьма неоднородно. Крайние показатели  $HCW$  личинок значительно сблизилась к завершению роста: в октябре они различались в 7.2 раза, в апреле–мае в 2.5–1.3 раза. Активный прирост линейных размеров и массы тела *S. manchuricus* был зарегистрирован и в зимние месяцы (собственные неопубликованные данные), при температуре воды 0.2°C. В апреле у личинок зафиксирована последняя линька перед вылетом, после которой соматический рост замещался генеративным. Вылет имаго проходил в конце мая–июне, в количественных пробах 10 июня личинки *S. manchuricus* не были обнаружены. Зрелые личинки *S. manchuricus* имели максимальные размеры  $HCW = 3.2$  мм и  $W_{сыр} = 80.2$  мг, хотя в качественных сборах масса тела зрелых личинок самок достигала 160 мг. Взаимозависимость массы и линейных размеров указана в табл. 2. Популяция *S. manchuricus* была самой многочисленной, ее средняя плотность 59 экз./м<sup>2</sup>, средняя биомасса 0.083 г сухого в-ва/м<sup>2</sup>, с учетом  $W_{сух} = 0.200 \times W_{сыр}^{1.063}$  ( $R = 0.98$ ,  $n = 51$ ),  $W_{сух}/W_{сыр} = 23.9\%$ . Величина продукции за время развития 294 сут составила 0.383 г сухого в-ва/м<sup>2</sup>. Средняя удельная скорость роста особей *S. manchuricus* (0.021 сут<sup>-1</sup>) незначительно отличалась от средневзвешенной величины удельной продукции популяции (0.023 сут<sup>-1</sup>). Величины  $P/B$ -коэффициентов ранжировались в следующем порядке:  $P/B_{cp} = 4.6$ ,  $P/B_{ког} = 6.2$ ,  $P/B_{год} = 7.7$  (табл. 3).

Жизненный цикл *Kamimuria exilis* семивольтинный. Развитие личинок длится в течение 3 лет (820 суток) с ежегодной зимней приостановкой роста с декабря по февраль. Не синхронизированный вылет имаго и откладка яиц продолжались с конца июля по сентябрь (рис. 6). В результате экспериментальных исследований установлено, что эмбриональное развитие *K. exilis* проходило с диапаузой длительностью 9 месяцев. В лабораторных условиях выклев личинок из яиц, отложенных 22 июля, имел место 17 мая следующего года. При этом у нимфул отсутствовали абдоми-

нальные и анальные жабры, характерный признак семейства Perlidae. Длина тела личинок 1-й стадии –  $1.064 \pm 43$  мм ( $n = 9$ ),  $HCW = 0.235 \pm 12$  мм, антенны состояли из 9 сегментов, церки – из трех. Согласно гистограммам размерного состава (рис. 6) структура популяции *K. exilis*, состояла из 3 когорт разного возраста, линейные размеры которых перекрывались. В водотоке личинки новой генерации (первая когорта) на ранних стадиях развития с  $HCW = 0.35$  мм и зачатками абдоминальных и анальных жабр были обнаружены в пробах от 10 июня, пополнение популяции продолжалось до августа (рис. 6), а их активный рост – по октябрь включительно. Личинки 2-й когорты присутствовали в течение всего времени отбора проб. Особи третьего года жизни зарегистрированы с апреля до метаморфоза в имаго в июле–сентябре 1993 г., а также в ноябре 1993 г. и апреле 1994 г. Рост личинок разных когорт происходил при положительных значениях температуры воды с апреля по ноябрь (рис. 7). По нашим наблюдениям, линяющих личинок в зимние месяцы не обнаружено. Рост личинок 2-й когорты после зимней приостановки возобновлялся в апреле и завершился в ноябре. Личинки третьего года жизни росли с апреля до метаморфоза в имаго в конце июня–сентябре. Перед вылетом максимальная величина  $HCW$  самок достигала 6.4 мм при массе тела 422 мг сырого в-ва. Параметры уравнений взаимозависимости массы тела  $W_{сыр}$  от  $HCW$  представлены в табл. 2. Соотношение сухого и сырого вещества в теле *K. exilis* выражалось уравнением:  $W_{сух} = 0.193 \times W_{сыр}^{1.074}$  ( $R = 0.98$ ,  $n = 33$ ),  $W_{сух}/W_{сыр} = 24.6\%$ . Средняя численность популяции за период исследований 21 экз./м<sup>2</sup>, средняя биомасса 0.226 г сухого в-ва/м<sup>2</sup>. Средняя удельная скорость роста (0.013 сут<sup>-1</sup>) была выше, чем средневзвешенная удельная продукция популяции (0.004 сут<sup>-1</sup>). Величина продукции популяции за год, рассчитанная по удельной скорости роста с учетом  $CPI = 0.44$  составила 0.240 г сухого в-ва/м<sup>2</sup>, средняя эффективность продуцирования  $P/B_{cp} = 1.1$ . Учитывая продолжительность развития 820 суток, начальную и конечную массу личинок, величина  $P/B$  коэффициента для когорты  $P/B_{ког} = 9.1$ ,  $P/B_{год} = 4.1$  (табл. 3).

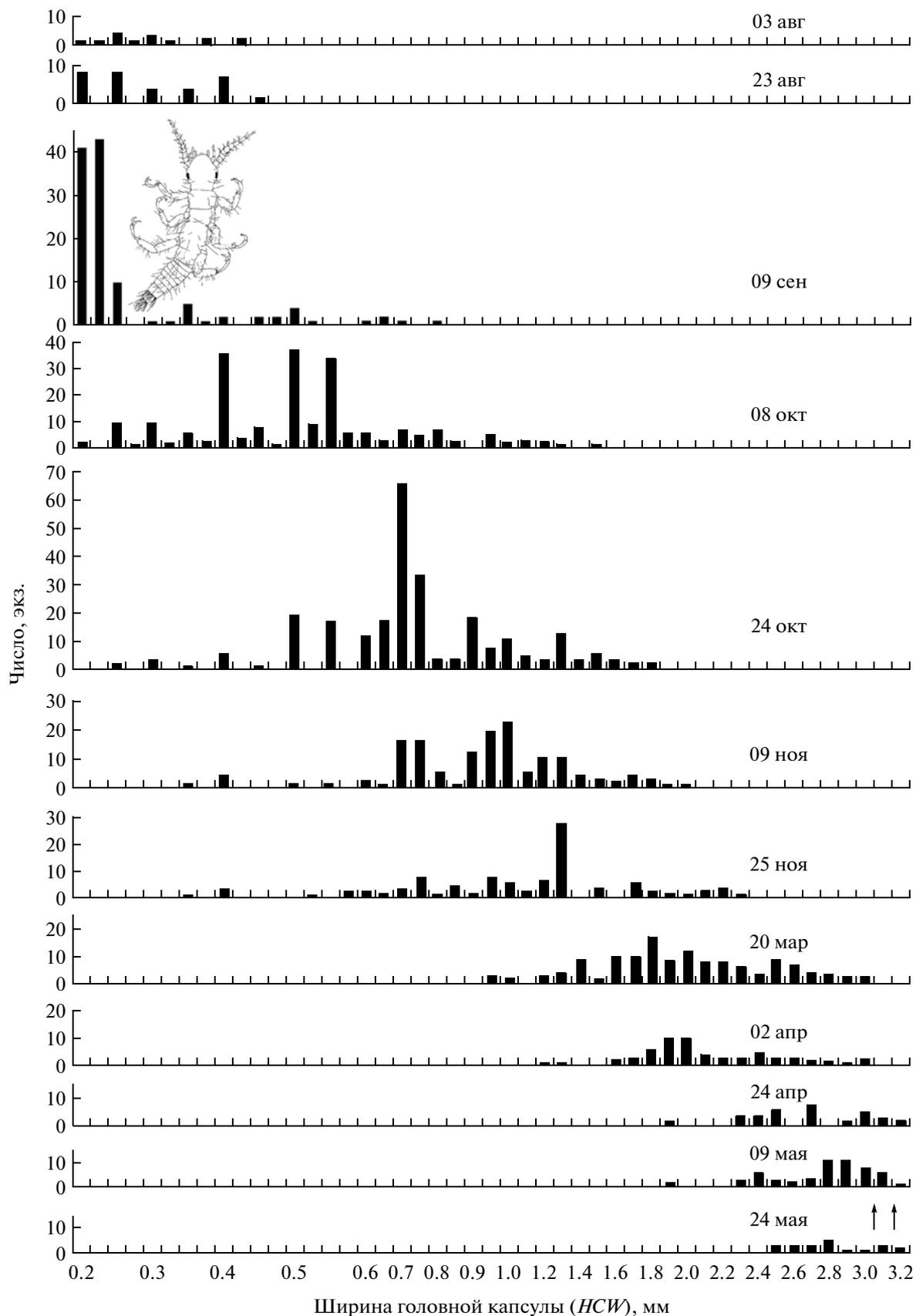


Рис. 4. Динамика размерного состава популяции *S. manchuricus* в р. Кедровая в 1993–1994 гг.

ОБСУЖДЕНИЕ

Жизненный цикл *S. compacta* и *S. manchuricus* классифицируется как моновольгинный, переннирующий с прямым эмбриональным развитием и медленным ростом в течение 311 и 294 суток соответственно, в том числе при низких зимних температурах воды. Популяции обоих видов представлены одной когортой и имеют простую возрастную структуру, сравнительно короткий период размножения и относительно длительную фазу соматического роста одновременно рожденных особей, численность которых со временем монотонно убывает. Вместе с тем для каждого вида характерна своя стратегия развития. Личинки *S. compacta* отсутствуют в водотоке не более двух месяцев. Жизненный цикл *S. compacta* характеризуется высокой синхронностью вылета и пополнения популяции, непрерывным приростом линейных размеров и массы тела с мая по сентябрь, быстрым ростом в октябре–ноябре и замедленным прибавлением массы тела в зимние месяцы вплоть до вылета весной. Синхронизация развития и вылета *S. compacta* имеет адаптивное значение, поскольку снижает смертность в популяции. Такая стратегия жизненного цикла выгодна при относительно стабильных условиях внешней среды, поскольку возможности освоения новых биотопов за счет откладки яиц ограничены сравнительно коротким промежутком времени (Hynes, 1976; Голубков, 2000). Результаты наших исследований совпадают с итогами изучения жизненного цикла *S. compacta* в реках о-ва Хоккайдо (Otsuki, Iwakuma, 2008). Общая продолжительность синхронизированного развития когорты, динамика удельной скорости роста, короткие сроки вылета имаго, отсутствие диапаузы, непродолжительность эмбрионального развития по нашим данным полностью согласуются со сведениями японских коллег. Сходный жизненный цикл выявлен ранее у неарктических видов *Skwala americana* (Klapalek 1912) и *S. curvata* (Hanson 1942). Он также определялся быстрым ростом летом и осенью, замедлением развития зимой и вылетом в феврале (Short, Ward, 1980; Hassage, Stewart, 1990; DeWalt, Stewart, 1995). В горной реке штата Колорадо средняя плотность *S. americana* была схожей и не превышала 18 экз./м<sup>2</sup>, однако величина продукции была значительно выше, чем в р. Кедровая и достигала 0.395 г сухого в-ва/м<sup>2</sup>. При этом  $P/V_{год}$  составлял 4.4, а  $P/V_{ког}$  – 3.7 (Short, Ward, 1980). С учетом одинаковых методов расчета высокая величина продукции *S. americana* по-видимому, определялась большей массой тела особей и высокой удельной скоростью роста, которая более чем на порядок была выше, чем в популяции *S. compacta* в р. Кедровая.

Жизненный цикл *S. manchuricus* отличался от *S. compacta* более продолжительным вылетом, по-

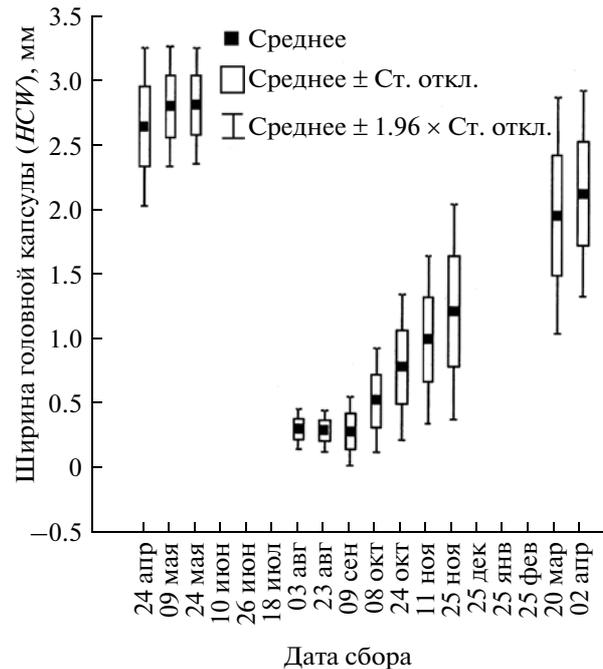


Рис. 5. Рост ширины головной капсулы личинок *S. manchuricus* в р. Кедровая в 1993–1994 гг.

полнением популяции личинками новой генерации и широким разбросом размерно-возрастных характеристик личинок в процессе развития. Результаты наших исследований жизненного цикла *S. manchuricus* полностью согласуются с полученными ранее (Николаева, 1979). Вероятно, широкий разброс размерно-возрастных характеристик личинок в определенной степени был связан с особенностями строения репродуктивной системы данного вида. В отличие от *S. compacta*, имаго *S. manchuricus* не имели способности спариваться сразу после вылета, поскольку их репродуктивные органы еще не созрели для спаривания. Согласно литературным данным созревание ооцитов и семенных фолликул в теле имаго японского вида *Stavsolus japonicus* (Okamoto 1912) продолжалось в течение недели, и первое успешное спаривание было возможным лишь после указанного срока (Yoshimura, 2009). Пик созревания ооцитов приходился на 20-й день после вылета, а самки способны продуцировать несколько кладок. В связи, с чем выклев нимфул первой стадии растягивался во времени и пополнение популяции личинками новой генерации продолжалось с начала августа по октябрь. Гетерогенность размерно-возрастного состава *S. manchuricus* усиливалась также и в результате внешней задержки роста личинок на начальных стадиях развития при максимальных значениях температуры воды 15.5°C летом и ранней осенью. Отличительная особенность жизненного цикла *S. manchuricus* состояла в активном росте личинок зимой, когда температура снижалась до 0.2°C, что являлось конкурентным преимуще-

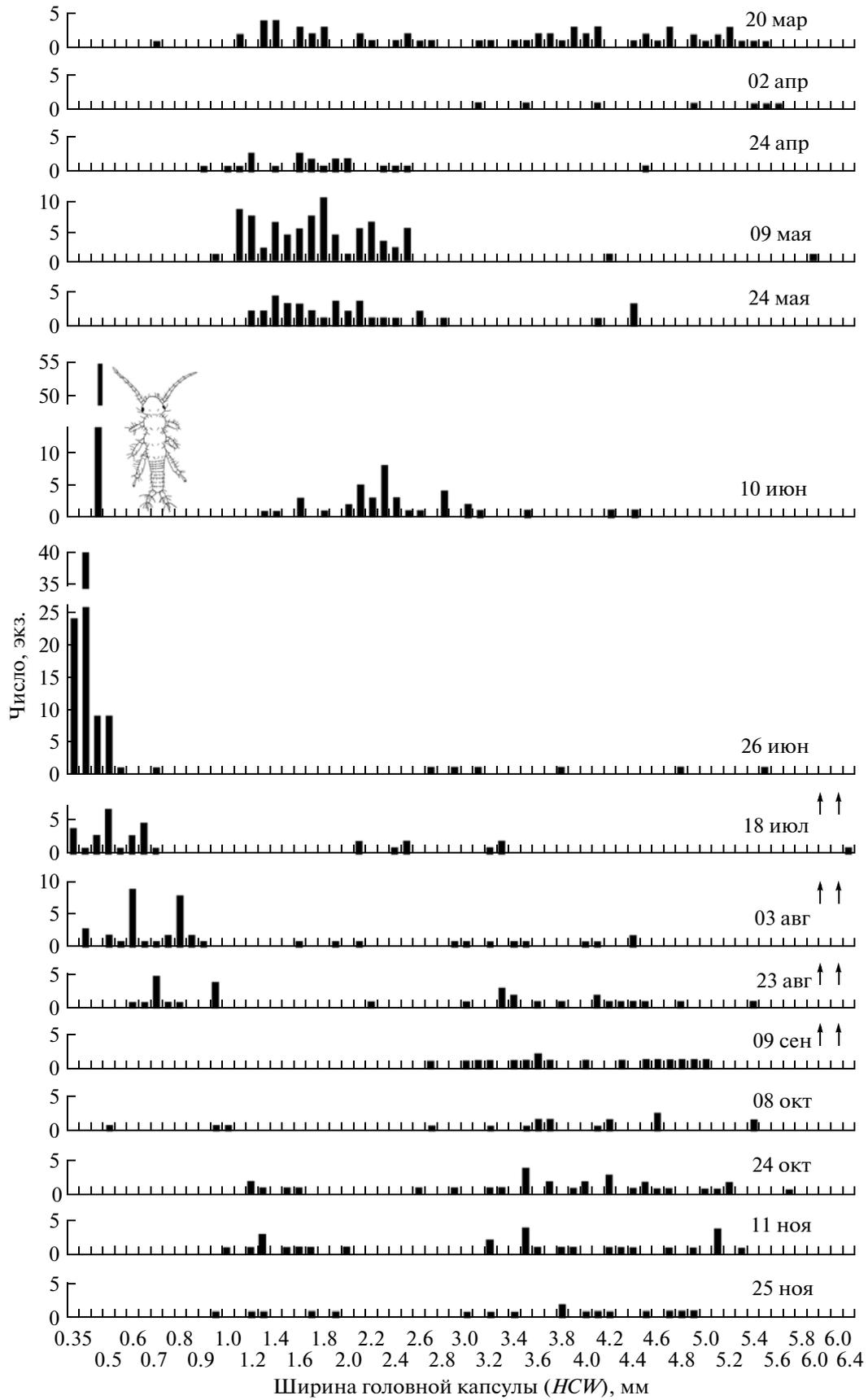


Рис. 6. Динамика размерного состава популяции *K. exilis* в р. Кедровая в 1993–1994 гг.

ством *S. manchuricus* перед *S. compacta* и *K. exilis*, рост которых в зимние месяцы замедлялся или отсутствовал вовсе. Возможно и поэтому популяция *S. manchuricus* на обследованном участке р. Кедровая была самой многочисленной и продуктивной, величина ее продукции в 1.6–8.5 раза превышала этот показатель у *K. exilis* и *S. compacta* соответственно.

Жизненный цикл *K. exilis* семивольтинный, с учетом 9-месячной диапаузы в эмбриональном развитии он продолжается около 4 лет. Наши данные в целом согласуются с результатами исследования жизненного цикла *K. exilis*, полученными ранее (Николаева, 1977) и дополняют их. Структура популяция *K. exilis* в отличие от *S. compacta* и *S. manchuricus*, более сложная, представлена 3 когортами, размеры которых перекрывались вследствие растянутого вылета имаго и пополнения популяции весной следующего года. Размерная неоднородность когорт указывает на пластичную и высоко адаптированную стратегию видов с медленным жизненным циклом (Harper, 1973; Bunn, 1988). Семивольтинный жизненный цикл, как правило, сопровождается диапаузой на стадии яйца и приостановкой роста на стадии личинки, которые являются основными механизмами его регуляции и позволяют переносить неблагоприятные условия среды в латентном состоянии, синхронизировать эти процессы в наиболее благоприятный период вегетационного сезона (Голубков, 2000).

Личинки *K. exilis* присутствовали в водотоке круглый год, однако их рост проходил лишь в теплое время года с апреля по ноябрь, в зимние месяцы линек не зарегистрировано. Следовательно, веснянки *K. exilis* сохраняли конкурентное преимущество развития в теплое время года, когда личинки *S. compacta* и *S. manchuricus* только появлялись в водотоке либо приостанавливали свой рост при летней относительно высокой температуре воды. Семивольтинный жизненный цикл продолжительностью от 2 до 3 лет с вылетом имаго в мае-августе и поздним выклевом личинок новой генерации выявлен также у *Kamimuria coreana* Ra, Kim, Kang et Nam 1994 в горном водотоке провинции Кванджу (Южная Корея) (Kim, Ra, 1996). А для японского вида *Kamimuria tibialis* (Pictet 1841) установлен моновольтинный жизненный цикл (Otsuki, Iwakuma, 2008). Созревание яиц протекало 1–2 месяца без диапаузы, а личинкам было необходимо лишь 10–11 месяцев, чтобы завершить свое развитие.

Значения годовой продукции хищных веснянок 0.045–0.383 г сухого в-ва/м<sup>2</sup> относительно невелики. Вместе с тем они превышали величины годовой продукции (0.013–0.131 г сухого в-ва/м<sup>2</sup>) массовых растительно-детритоядных видов веснянок *Paracapnia khorensis*, *Amphinemura verrucosa* и *Taenionema japonicum* на этом же участке реки в

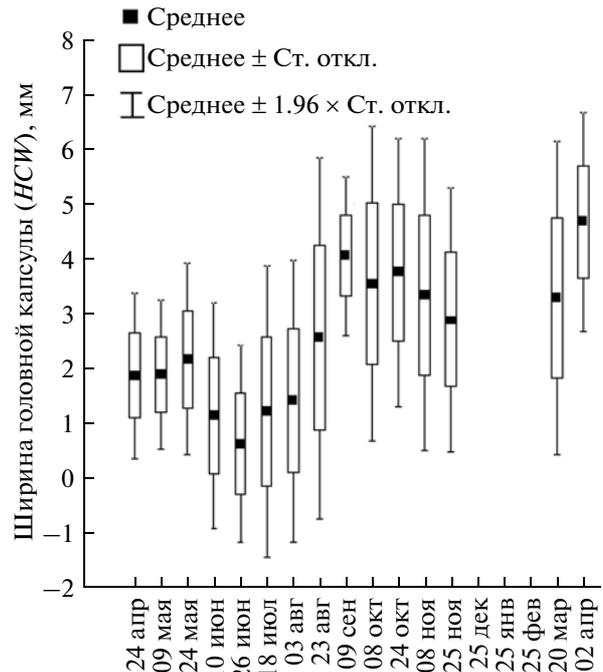


Рис. 7. Рост ширины головной капсулы личинок *K. exilis* в р. Кедровая в 1993–1994 гг.

1993–1994 гг. (Тесленко, 2014). Величины  $P/B$  коэффициентов, важнейших и существенных показателей продукционного процесса, сравнимы с известными для речных макробеспозвоночных (Hugun, Wallace, 2000) и веснянок в частности (Голубков, 2000). В нашем исследовании  $P/B_{cp}$  и  $P/B_{год}$ , свидетельствующие о числе оборотов биомассы или энергии, показывают обратную взаимосвязь с продолжительностью жизненного цикла изученных видов. Самые низкие  $P/B_{cp}$  и  $P/B_{год}$  были зарегистрированы у семивольтинного вида *K. exilis*, а самые высокие – у моновольтинного вида *S. compacta* (табл. 2). Величины  $P/B$  коэффициентов и удельной продукции в значительной степени определяются скоростью прироста биомассы, которая связана со скоростью роста конкретного вида, возрастной структурой и численностью особей в популяции (Алимов, 1981). Так, веснянки *S. compacta* характеризовались самыми высокими значениями удельной скорости роста и удельной продукции, однако величина продукции этого вида была минимальной из-за низкой численности популяции на данном участке реки. И наоборот, удельная скорость роста и удельная продукция *K. exilis* отличалась самыми низкими показателями, а продукция популяции вследствие относительно высокой плотности личинок имела среднюю величину и была выше, чем у *S. compacta*. Самой продуктивной на данном участке реки была популяция *S. manchuricus*, в которой зарегистрированы высокие показатели удельной скорости роста и плотности личинок.

Величины  $P/B_{\text{ког}}$  у исследованных видов были пропорциональны конечным размерам тела веснянок и возрастали в ряду *S. manchuricus*, *S. compacta* и *K. exilis* (табл. 2).

Таким образом, хотя *S. compacta*, *S. manchuricus* и *K. exilis* совместно присутствуют в водотоке в течение большей части года, их жизненные циклы имеют разные стратегии. Дискретные различия в периоде и времени вылета имаго, прямое эмбриональное развитие или присутствие диапаузы на стадии яйца, неодинаковая продолжительность пополнения популяций личинками новых генераций и приостановка роста в разные сезоны были изолированы во времени, что, в целом, по-видимому, способствовало их успешному совместному существованию. Для выявления факторов, контролирующих скорость роста хищных личинок веснянок, необходимы исследования пищевого поведения, сезонной динамики обилия пищи и ее количества.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

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

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке ОБН РАН (12-1-П30-01).

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алимов А.Ф., 1981. Функциональная экология пресноводных двустворчатых моллюсков. Л.: Наука. 248 с.
- Алимов А.Ф., 1989. Введение в продукционную гидробиологию. Л.: Гидрометеиздат. 152 с.
- Алимов А.Ф., Богатов В.В., Голубков С.М., 2013. Продукционная гидробиология. СПб: Наука. 343 с.
- 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.
- Заика В.И., 1972. Удельная продукция водных беспозвоночных. Киев: Наукова Думка. 142 с.
- Коркишко Р.И., 2002. Кадастр растений и грибов заповедника "Кедровая падь": списки видов. Владивосток: Дальнаука. 155 с.
- Леванидов В.Я., 1965. Материалы к лимнологической характеристике текущих водоемов Дальнего Востока // Вопросы гидробиологии. М.-Л.: Наука. С. 251–252.
- Леванидов В.Я., 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.
- Леванидов В.Я., 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.
- Николаева Е.А., 1977. О жизненном цикле *Kamimuria luteicauda* Klap. (Plecoptera) в реке Кедровой // Пресноводная фауна заповедника "Кедровая Падь" // Труды БПИ ДВНЦ АН СССР. Т. 45 (148). С. 53–63.
- Николаева Е.А., 1979. Жизненный цикл *Stavsolus japonicus* (Okam.) (Insecta, Plecoptera) в реке Кедровая // Систематика и экология рыб в континентальных водоемах Дальнего Востока. Владивосток. С. 36–44.
- Тесленко В.А., 2006. Веснянки (Plecoptera) в экосистемах рек Дальнего Востока России. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Владивосток. 43 с.
- Тесленко В.А., 2011. К фауне веснянок (Insecta, Plecoptera) Нижнего Приамурья // Чтения памяти проф. Владимира Яковлевича Леванидова. Владивосток. Вып. 5. С. 501–521.
- Тесленко В.А., 2014. Жизненный цикл и продукция трех массовых видов веснянок (Plecoptera, Insecta) в реке Кедровая (Южное Приморье) // Зоологический журнал. Т. 93. № 6. С. 1–11.
- 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. Eds. Resh V.H. & Rosenberg D.M. New York: Praeger Publishers. P. 289–322.
- Benke A.C., 1993. Concepts and patterns of invertebrate production in running waters // Verhandlungen der Internationalen Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie. V. 25. P. 15–38.
- Benke A.C., Huryn A.D., 2010. Benthic invertebrate production – facilitating answers to ecological riddles in freshwater ecosystems // Journal of the North American Benthological Society. V. 29. P. 264–285.
- Bunn S.E., 1988. Life histories of some benthic invertebrates from streams of the northern Jarrah forest, Western Australia // Australian Journal of Marine and Freshwater Research. V. 39. P. 785–804.
- DeWalt R.E., Stewart K.W., 1995. Life histories of stoneflies (Plecoptera) in the Rio Conejos of southern Colorado // Great Basin Naturalist. V. 55. № 1. P. 1–18.
- 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., 1973. Emergence, Reproduction, and Growth of Setipalpiid Plecoptera in Southern Ontario // *Oikos*. V. 24. P. 94–107.
- Hassage R.L., Stewart K.W., 1990. Growth and voltinism of five stonefly species in a New Mexico mountain stream // *Southwest Naturalist*. V. 35. P. 130–134.
- Hynes N.B.N., 1970. *The Ecology of Running Waters*. Toronto: Univ. Toronto. 555 p.
- Hynes H.B.N., 1976. Biology of Plecoptera // *Annual Review of Entomology*. V. 21. P. 135–153.
- Huryn A.D., Wallace J.B., 2000. Life History and Production of Stream Insects // *Annual Review of Entomology*. V. 45. P. 83–110.
- Kim Sun J., Ra C.H., 1996. Life cycle and emergence patterns of two species (*Oyamia nigribasis*, *Kamimuria coreana*) in Plecoptera // *Korean Journal of Limnology*. V. 29. P. 75–79.
- Otsuki A., Iwakuma T., 2008. Life history, growth and feeding habits of two predatory stoneflies *Skwala pusilla* (Perlodida) and *Kamimuria tibialis* (Perlidae) in northern Japan // *Aquatic Insects*. V. 30. № 1. P. 29–41.
- Resh V.H., Rosenberg D.M., 2010. Recent trends in life-history research on benthic macroinvertebrates // *Journal of the North American Benthological Society*. V. 29. P. 207–219.
- Short R.A., Ward J.V., 1980. Life cycle and production of *Skwala parallela* (Frison) (Plecoptera: Perlidae) in a Colorado mountain stream // *Hydrobiologia*. V. 69. P. 273–275.
- Smock L.A., 1980. Relationships between body size and biomass of aquatic insects // *Freshwater Biology*. V. 10. № 4. P. 375–383.
- Teslenko V.A., 1997. Feeding habits of the predaceous stoneflies in a salmon stream of the Russian Far East. Eds: P. Landolt, M. Sartori. *Ephemeroptera & Plecoptera: Biology-Ecology-Systematics*. Fribourg. P. 73–78.
- Yoshimura M., 2009. Age-related changes in the development of oocytes and testicular follicles after emergence in *Stavsolus japonicus* (Plecoptera) // *Physiological Entomology*. V. 34. P. 39–45.

## LIFE CYCLES AND PRODUCTION OF THREE PREDATORY STONEFLY SPECIES (PLECOPTERA, INSECTA) IN THE KEDROVAYA RIVER (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*

The life cycle and production of predatory stonefly (*Skwala compacta*, *Stavsolus manchuricus*, and *Kamimuria exilis*) populations were studied in a small salmon river (the Kedrovaya stream) at the “Kedrovaya Pad” Reserve in southern Primorye. *S. compacta* and *S. manchuricus* are univoltine with direct embryonic development and slow nymphal growth during 311 and 294 days, respectively, including the growth at low water temperatures in winter. The life history of *S. compacta* was characterized by the synchronous emergence and recruitment of its population, continuous increase in the nymphal body weight from May to September, rapid growth in October–November, and the sustained weight gain during winter months until emergence in April–May. The life history of *S. manchuricus* was distinguished by the long-term emergence in May–July and the recruitment of the population from July to September, as well as by a wide range of age-length features, presumably related to the specificity of the reproductive system in adults and an external delay of the nymphal growth of early instars at high water temperature in late summer and early autumn. Nymphs of *S. manchuricus* grow actively at 0.2°C in winter providing a competitive advantage for this species over *S. compacta* and *K. exilis*. The growth of the latter slowed down or was absent in winter months. The semivoltine life history of *K. exilis*, with a diapause in the embryonic development during 9 months lasted about 4 years with the underwinter nymphal quiescence from December to February. The extended emergence and oviposition were registered from the end of July to September. The structure of the *K. exilis* population is complex; it is represented by 3 cohorts, the sizes of which were overlapped due to the extended flight period and recruitment of the population with nymphs of a new generation in the spring of the next year. Stoneflies *K. exilis* grow fast in warm time, when *S. compacta* and *S. manchuricus* just appeared in the stream, or interrupted their growth at relatively high water temperatures in summer. The annual production of three species varied from 0.045 to 0.383 g DM/m<sup>2</sup>,  $P/B_{annual}$  was 1.1–6.9;  $P/B_{cohort}$  = 6.2–9.1, and  $P/B_{year}$  = 4.1–9.4. The low values of  $P/B_{annual}$  and  $P/B_{year}$  were found in semivoltine *K. exilis*, and high ones – in univoltine *S. compacta*. The latter had the higher cohort specific growth rate; its specific production was 0.026 day<sup>-1</sup>. In the *K. exilis* population, the cohort specific growth rate (0.013 day<sup>-1</sup>) and specific production (0.004 day<sup>-1</sup>) were characterized by the low values. The highest production was observed in the *S. manchuricus* population, where nymphs grew with the specific rate of 0.023 day<sup>-1</sup>, and their average density reached 59 ind./m<sup>2</sup>.

**Keywords:** predatory stoneflies, Plecoptera, life history, univoltine, semivoltine, specific growth rate, specific production,  $P/B$  coefficient.