

**ПОДЕНКИ (INSECTA, EPHEMEROPTERA) ЛЕСНОГО РУЧЬЯ
В ОКРЕСТНОСТЯХ Г. ВЛАДИВОСТОК**

Е.А. Горовая

*Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН,
пр. 100-летия Владивостока, 159, г. Владивосток, 690022, Россия. E-mail: brouny@mail.ru*

Приводятся сведения по фауне, численности и биомассе поденок малого холодноводного лесного ручья, не имеющего гидрологической связи с более крупными водотоками. Проанализированы фенологические особенности для семи видов поденок и собрана первичная информация для шести.

**MAYFLIES (INSECTA, EPHEMEROPTERA) FROM THE FOREST
STREAM LOCATED NEAR VLADIVOSTOK**

E.A. Gorovaya

Federal Scientific Center of the East Asia Terrestrial Biodiversity of Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences, 159 Stoletiya Vladivostoka Avenue, Vladivostok, 690022, Russia. E-mail: brouny@mail.ru

The study presents original data on fauna, abundance and biomass of mayflies found in a small cold-water forest stream not hydrologically connected to bigger streams. Phenological characteristics have been analyzed for seven species and raw data have been collected for six species.

Введение

Осуществляя сброс избыточной воды, движение вещества и энергии, лесные ручьи являются необходимым элементом лесного биогеоценоза. Процесс формирования сообществ беспозвоночных в них происходит на фоне поступления значительного количества аллохтонного материала, в первую очередь, опавших листьев (Леванидова, 1978). Биоценозы лесных ручьев характеризуются полимикстностью и довольно высокими показателями численности и биомассы донных беспозвоночных, в частности, гаммарусов и ручейников (Леванидов и др., 1979). Вместе с тем, в Приморском крае они попадают под категорию горных и предгорных водотоков, для которых наряду с ручейниками, характерно доминирование поденок и веснянок (Леванидова, 1978). Исследования ручьев региона показали, что поденки могут занимать как доминирующие позиции (ручьи Горный, басс. р. Большая Уссурка и Безымянный, басс. р. Хор), так и быть субдоминантами (ручей Горайский, басс. р. Кедровая) или второстепенными (ключ Орехов, басс. р. Хор) (Тиунова, 2007). При этом структура сообщества, формируемого представителями отряда Ephemeroptera, подвержена значительным сезонным изменениям, сопровождающимся сменой доминантов (Леванидов, 1977) и зависит от гидрологических показателей, типа и зоны водотока, его географического положения, а также от наличия и степени воздействия антропогенных факторов (Тиунова, 2007).

В данной работе впервые рассматриваются процессы формирования сообщества поденок лесного ручья, являющегося отдельной структурной единицей, не имеющей гидрологической связи с более крупными водотоками.

Материал и методы

Материалом для выполнения настоящей работы послужили регулярные сборы бентоса в период с марта 2013 г. по июнь 2014 г. и, дополнительно, в 2015, 2018 и 2019 гг. Количественные пробы отбирались ежемесячно в двух последовательностях модифицированными бентометрами Леванидова с площадью захвата 0,0625 или 0,12 м² (Леванидов, 1976; Тиунова, 2003) и фиксировались 4% раствором формальдегида. Одновременно, а также независимо от количественных, производился сбор качественных проб (методом лягания с использованием сачка из газа № 23 и ручным сбором личинок с камней), которые фиксировались 75% этанолом. Всего было отобрано 32 пробы. Расчет биомассы производился для сырого вещества.

При определении структуры сообщества поденок использовалась классификация В.Я. Леванидова (Леванидов, 1977) по которой доминанты составляют (в %) – 15,0 и более, субдоминанты – 5,0–14,9, второстепенные виды – 1–4,9, третьестепенные – 0,1–0,9, случайные – 0,1 и менее.

Выделение возрастных групп производилось с использованием модифицированного метода, разработанного G. Pleskot (1958) и опирающегося на степень развития крыловых зачатков (Леванидова, Рубаненкова, 1965).

Характеристика водотока

Безымянный лесной ручей, условно обозначенный как «Энергетик» по названию базы отдыха, расположенной в нижнем его течении, является малым предгорным водотоком. Он образован слиянием пяти основных и множества второстепенных ручейков, берущих начало на юго-восточных склонах сопки, покрытых широколиственным лесом, на высоте 120–220 м над уровнем моря и впадает в Уссурийский залив Японского моря между бухтами Десантная и Лазурная в окрестностях г. Владивосток (рис. 1). Его протяженность от самого удаленного истока до устья



Рис. 1. Карта-схема места работ

составляет порядка 2,5 км. В трёх из пяти случаев истоками являются заболоченные лесные участки на сопках, в двух – выходы грунтовых вод в оврагах. Ложе ручья неоднородно. В верховьях наблюдается чередование заболоченных зон и участков с крупными камнями и валунами, а в среднем и нижнем течении формируются относительно широкие плесы и перекаты с галечно-песчаным и каменистым дном. Выходы подземных вод многочисленны и наиболее важны в осенне-зимний период, когда водоток смещается в толщу аллювиальных отложений и происходит промерзание отдельных его участков, образование наледей. В теплое время года ручей получает преимущественно дождевое питание, а в период паводков подвержен резкому подъему уровня воды, увеличению скорости потока с 0,1–0,3 до 1,5–3 м/с. Температура воды изменяется в пределах от 0,1 до 10,8 °С (табл. 1), что позволяет отнести его к категории холодноводных водотоков (Леванидов, 1969). Электропроводность варьирует от 38 до 44 μS , что соответствует чистым водам. По предварительным данным водоток справляется с антропогенной нагрузкой, оказываемой городом (Тесленко, 2017).

Таблица 1

Основные характеристики лесного ручья в месте отбора проб

Месяц	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
Температура, °С	0,1	2	8,9	9,3	9,7	10,3	10,8	10	3,6	0,2
Скорость течения, м/сек	0,3	–	0,1	1,5	1	1,5	0,4	0,1	0,3	0,06
Глубина, м	0,1	0,15	0,15	0,25	–	0,45	0,15	0,1	0,15	0,1
Электропроводность, μS	38		44	44	38	–	–	41	40	40

Выбранный для отбора проб участок нижнего течения лесного ручья «Энергетик» представляет собой типичный перекат протяженностью 3–5 м, частично затененный пологом леса.

Результаты и обсуждение

За десять учетных месяцев (март–декабрь) средние показатели биомассы личинок поденок лесного ручья «Энергетик» составили $1,54 \pm 0,43$ г/м², а численности – 1162 ± 325 экз./ м² или 15,5 и 13,5% от средних показателей группового состава зообентоса ($9,88 \pm 2,06$ г/м² и 8607 ± 1928 экз./м²) соответственно. Они представляют категорию доминантов по численности (вторые после хирономид) и субдоминантов по биомассе (после гаммарусов и ручейников).

В ручье «Энергетик» отмечено обитание 16 таксонов (15 видов) поденок (табл. 2), в месте отбора проб – 13 видов (табл. 3). Одновременно в водотоке присутствовали от пяти (январь) до 10 (май–июнь) видов. Долевой вклад существенно изменялся с течением времени (табл. 4). По показателям численности к категории доминантов в разные календарные периоды были отнесены: *Cinygmula hirasana*, *Ecdyonurus aurarius*, *Epeorus anatolii*, *Ameletus longulus*, *Baetis silvaticus*, *Cincticostella orientalis* и *Ephemerella kozhovi*; к доминирующим по биомассе – все вышеперечисленные за исключением *E. kozhovi* (субдоминант), а также *Iron alexandri* и *Ameletus cedrensis*. По максимальным зарегистрированным значениям численности и биомассы *Iron aesculus* и *Baetis pseudothemicus* представляли категорию субдоминантов, *Drunella aculea* – второстепенных, а *Baetis (Nigrobaetis) sp.* – категорию второстепенных и случайных видов соответственно.

По среднегодовым показателям в сообществе поденок лесного ручья «Энергетик» доминируют личинки *Cinygmula hirasana*. Их присутствие отмечено

Таблица 2

Видовой состав поденок

Виды	Тип распространения	Экологическая группа*
Сем. Ephemeridae		
<i>Ephemera strigata</i> Eaton	Палеархеарктический материково-островной	гемиритрофил
Сем. Heptageniidae		
<i>Cinygmula hirasana</i> Imanishi	Палеархеарктический материково-островной	психроритрофил
<i>Ecdyonurus aurarius</i> Kluge	Восточнопалеарктический	психроритрофил
<i>Epeorus anatolii</i> Sinitshenkova	Восточнопалеарктический	психроритрофил
<i>Iron aesculus</i> Imanishi	Палеархеарктический материково-островной	психроритрофил
<i>I. alexandri</i> Kluge & Tiunova	Восточнопалеарктический	эвриритробинт
Сем. Ameletidae		
<i>Ameletus cedrensis</i> Sinitshenkova	Восточнопалеарктический	психроритрофил
<i>A. longulus</i> Sinitshenkova	Палеархеарктический материково-островной	психроритрофил
Сем. Siphonuridae		
<i>Siphonurus lacustris</i> (Eaton)	Транспалеарктический	гемипотамофил
Сем. Baetidae		
<i>Baetis (Nigrobaetis)</i> sp.	—	—
<i>B. pseudothermicus</i> Kluge	Восточнопалеарктический	эвриритробинт
<i>B. silvaticus</i> Kluge	Палеархеарктический материково-островной	психроритрофил
Сем. Ephemerellidae		
<i>Drunella aculea</i> Allen	Палеархеарктический материково-островной	психроритрофил
<i>Cincticostella orientalis</i> (Tshernova)	Палеархеарктический материково-островной	гемиритрофил
<i>Ephemerella atagosana</i> Imanishi	Восточнопалеарктический	психроритрофил
<i>E. kozhovi</i> Bajkova	Восточнопалеарктический	гемиритрофил

* по: Тиунова, 2005.

на протяжении 11 месяцев (с августа по июнь) и шесть из них – в качестве доминантов. Молодь зимующей генерации появилась в августе и к октябрю численность вида увеличилась более чем десятикратно (табл. 4), достигнув годового максимума (671 экз./м²), а биомасса возросла в 142 раза, отразив интенсивность процесса отрождения и роста в осенний период. К середине декабря популяция *C. hirasana* состояла из личинок I–III возрастных групп (рис. 2). При этом личинки первого возраста размером до 2 мм включительно присутствовали в водотоке вплоть до января, что свидетельствует о наличии у части яиц диапаузы, удлинившей период отрождения. Изменение возрастной структуры популяции, обусловленное интенсивным формированием крыловых зачатков, наблюдалось в течение февраля и марта, и коснулась личинок III и IV возрастов, а доля личинок II возраста оставалась довольно стабильной. Примечательно, что к середине марта 56% личинок достигли последнего, VI возраста и начали вылет. Отрождение второй генерации вида происходило в конце марта – начале апреля, т. е. сразу же после откладки яиц. В середине апреля в сборах вновь присутствовали личинки I возраста, а численность вида резко возросла (табл. 4). При этом преобладали *C. hirasana* III возраста – 59%. Доля личинок I возраста составила 10%, V – 5%, а VI – не был отмечен вовсе. Возможно, что созревание и вылет единичных особей субимаго происходили и в этот период. Быстрый прогрев воды, наблюдавшийся в первых числах мая, способствовал интенсивному росту личинок второй генерации, дозреванию перезимовавших особей, и совместному вылету обеих генерации в мае и июне. На фоне высокой

Таблица 3

Возрастные и размерные (длина тела, мм) показатели сообщества поденок лесного ручья «Энергетик»

Виды	10.01.2019	28.02.2018	28.03.2013	08.04.2018	18.05.2013	16.06.2014	19.07.2013	16.08.2013	19.09.2013	20.10.2013	19.11.2013	17.12.2013
	2,1-3,3 I, II	2,6-4,4 II-IV	1,7-6,8 II-VI	1,2-5,2 I-V 0,8-1,0 I	0,7-8,2 I-VI 0,8-0,9 I	*3,3-7,5 III-VI 0,6-1,7 I	0,9-1,2 I 7,6 III	0,7-1,8 I	1,5-3,5 I, II	1,3-4,2 I-III	1,5-4,2 I-III	1,5-4,2 I-III
<i>Ecdyonurus aurarius</i>				0,8-1,0 I	0,8-0,9 I	0,6-1,7 I	0,9-5,5 I-VI	7,6 III				
<i>Epeorus anatolii</i>			1,1-1,9 I, II	2,3-2,4 II	0,8-2,9 I	0,8-1,1 I	0,6-3,5 II	1,9-7,5 I-III	10,9 VI			
<i>Iron aesculus</i>		1,3-1,5 I	1,2-8,0 I, II, V, VI		*6,5-6,9 IV	1,5-2,1 I						
<i>I. alexandri</i>			1,9-2,3 II			1,9-5,2 II, III	2,1-4,3 II, III					
<i>Epeorus + Iron sp.</i>										0,5-0,7 I	0,8-1,2 I	1,1-1,8 I
<i>Ameletus cedrensis</i>	3,0-3,3 I, II	3,6-5,2 I, II	2,2-6,7 II-IV	4,9-6,1 II-IV	*3,3-5,2 II, III	*5,9-9,5 II-V				1,7-4,5 I, II	2,8-4,2 I, II	2,5-4,5 I, II
<i>A. longulus</i>	6,2-10,5 II, III	7,2-10,5 III, IV		*9,5-12,7 III, IV	*13,5-15,5 V	*	1,2-3,2 I			10,1-12,0 III	13,6-13,7 III	10,9-15,1 III-IV
<i>Baetis (Nigrobaetis) sp.</i>			1,8-2,8 I	2 I	1,8 I							
<i>B. pseudohermicus</i>						1,3-4,7 I-III	>1,0		3,2-6,2 II-IV	6,4 VI		
<i>B. sylvaticus</i>				*	*	1,0-4,2 I, II, im	>1,0	1,2-4,4 I, II	1,5-4,1 I, II			
<i>Baetis sp.</i>				0,6-1,4 I	0,6-1,4 I	0,9-1,7 I, II	0,8-1,7 I, II	0,6-1,7 I	0,5-2,2 I		0,9 I	
<i>Drunella aculea</i>	5,1 II			6 II				1,2 I				
<i>Cinctocostella orientalis</i>	5,3-6,5 III, IV	6,1-7,8 IV	5,2-8,5 IV, V	*4,8-7,2 IV	*8,2-8,5 V			0,7-1,0 I	0,8-2,5 I, II	4,2-4,9 III, IV	5,2-7,0 III, IV	4,9-7,0 III, IV
<i>Ephemera kozhovi</i>		1,0-1,3 I	1,1-2,1 I	1,2-1,7 I	0,8-1,9 I	2,9-4,8 III				0,8-1,1 I	0,8-1,1 I	1,0-1,4 I

im – имаго, * – опубликованные данные (Тюнова, Гороя, 2017), I–VI возрастная группа.

Таблица 4

Структурные характеристики (N/B – численность, экз./ м²/ биомасса, мг/м²) сообщества поденок лесного ручья «Энергетик»

Виды	28.03.2013		08.04.2018		18.05.2013		16.06.2014		19.07.2013		16.08.2013		19.09.2013		20.10.2013		19.11.2013		17.12.2013		
	N/B	%	N/B	%	N/B	%	N/B	%	N/B	%	N/B	%	N/B	%	N/B	%	N/B	%	N/B	%	
<i>Cinygmula hirasana</i>	100	68,5	352	43,1	413	14,6	368	12			58	6,9	183	29,9	671	69,1	113	22,1	483	43,1	
	70,8	71,6	491,2	13,2	1724	60	1660	37,3			3	0,7	11,3	3	425	57,8	195,6	76,4	520,8	37,4	
<i>Ecdyonurus aurarius</i>			96	11,8	25	0,9	520	17	213	29,3	13	1,5									
	4	2,9	24	2,9	1792	63,6	176	5,8	133	18,4	38	4,4	4	0,7							
<i>Epeorus anatolii</i>	1	1	56	1,5	232,3	8,1	40	0,9	117,7	11,7	228,3	54	154,2	40,3							
															29	3	46	9	183	16,4	
<i>Epeorus + Iron sp.</i>															0,6	>0,1	5,2	2	44,8	3,2	
<i>Iron aesculus</i>					88	3,1	224	7,3													
					145,8	5,1	130	2,9													
<i>I. alexandri</i>							392	12,8	25	3,4											
							1034	23,2	46,9	4,7											
<i>Ameletus cedrensis</i>			48	5,9	13	0,4	136	4,5							108	11,2			63	5,6	
			84	2,2	16,7	0,6	912	20,5							31,5	4,3			17,5	1,3	
<i>A. longulus</i>			88	10,8	8	0,3			158	21,8					8	0,9			13	1,1	
			2072	55,5	385,4	13,4			125	12,5					193,8	26,3			483,3	34,7	
<i>Baetis</i> (<i>Nigrobaetis</i>) sp.			8	1	4	0,1															
			1,6	>0,1	0,8	>0,1															
<i>B. pseudo-thermicus</i>							432	14,1	167	31,7					8	1,4	4	0,4			
							341,6	7,7							21,9	5,7	24	3,3			
<i>B. silvaticus</i>							432	14,1	58,3	13	142	16,7	63	10,2							
							156,8	3,5			59	14	55,2	14,4							
<i>Baetis</i> sp.					450	16	360	11,8	29	5,6	363	42,6	88	14,3							
					39,8	1,4	54	1,2	5,2	1,2	37,5	8,9	8,3	2,2							
<i>Drunella aculea</i>			8	1							4,2	0,5									
			100	2,7							0,8	0,2									
<i>Cinctocostella orientalis</i>	4	2,9	96	11,8	17	0,6					233	27,4	267	43,5	21	2,2	17	3,3	29	2,6	
	16,7	16,9	852	22,8	327,1	11,4					10,8	2,6	131,3	34,4	56,3	7,6	34,3	13,4	258,3	18,5	
<i>Ephemerella kozhovi</i>	38	25,7	96	11,8	8	0,3	16	0,5							129	13,3	333	65,6	350	31,2	
	10,4	10,5	30	0,8	>0,1	>0,1	50	1,1							4,2	0,6	20,8	8,1	68,8	4,9	
всего	145,9		816		2816,6		3056		725		850		612,5		970,7		508,3		1120,8		
	98,9		3734,8		2873,2		4453,6		998,4		422,7		382,2		735,4		255,9		1393,5		

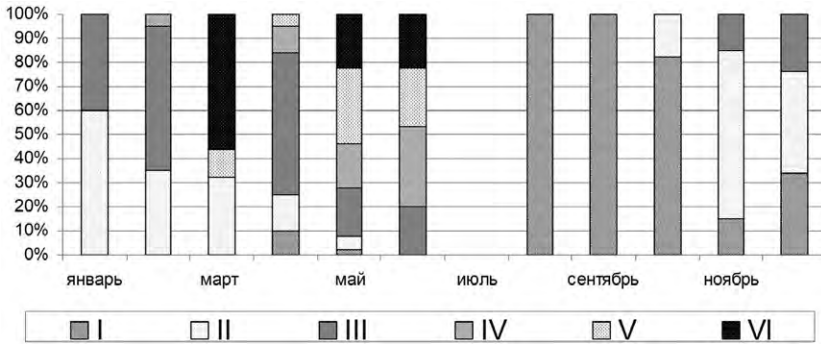


Рис. 2. Диаграмма возрастного состава *Cinygmula hirasana*, I–VI возрастные группы

численности вида в водотоке в эти два месяца были зафиксированы и максимальные показатели биомассы (1,72 и 1,66 г/м²) соответственно. Ранее было отмечено, что на юге своего ареала для вида характерен бивольтинный зимне-летний тип развития: отродившиеся в конце августа – сентябре нимфы успевают подрасти до ледостава и, перезимовав, вылетают в последних числах мая – июне. Сразу же после откладки яиц появляется быстро созревающая вторая генерация, вылетающая через два–три месяца (Тиунова, 2014). В ручье «Энергетик» созревание личинок зимующей генерации также происходило в течение 8–11 месяцев, летней – двух–трёх. Но, не смотря на наличие двух периодов вылета субимаго, в марте этот процесс затронул лишь часть первой генерации, а в мае – июне наблюдался совместный вылет двух генераций. При этом сроки начала вылета зимующих особей были значительно смещены, что на территории Дальнего Востока России отмечено впервые.

Абсолютным доминантом по биомассе в ручье «Энергетик» является *Ameletus longulus*. Максимальное значение – 2,07 г/м² было отмечено в апрельских сборах, незадолго до начала вылета субимаго. Высокие показатели биомассы при низкой численности вида, наблюдались на протяжении всего года, за исключением июля, когда *A. longulus* в водотоке был представлен отродившимися личинками. Схожие показатели численности, но при более низкой биомассе отмечены и для *Ameletus cedrensis*. Интенсивный рост личинок происходил соразмерно прогреву воды и был отмечен в апреле – мае – незадолго до начала вылета субимаго. Это объясняет доминирующую по биомассе позицию вида в июне. Жизненные циклы *A. cedrensis* и *A. longulus* были описаны для популяций малого предгорного ручья (Гороя, 2017; Gorova, 2018), расположенного в 4,3 км к юго-западу от ручья «Энергетик», и схожесть процессов развития этих поденок в обоих водотоках была вполне ожидаемой. Однако медленный прогрев и более низкие температурные показатели ручья «Энергетик» в целом, способствовали увеличению инкубационного периода на один месяц и сокращению длительности вылета субимаго для обоих видов.

Абсолютным доминантом по численности в ручье «Энергетик» является *Epeorus anatolii*. Самая ранняя регистрация личинок этого вида (размером 1,1–1,9 мм, I–II возраста) датирована мартом. И, если в апреле в сборах присутствовали *E. anatolii* исключительно II возраста, то в мае и июне – только I-го. При этом в мае было отмечено доминирование вида при максимальной численности в 1792 экз./м², а к середине июня она уменьшилась в 10 раз, возможно, за счет перераспределения личинок по микробиотопам водотока. В июле процессы роста стали более интенсивными и в августе впервые были отмечены личинки III возраста, а в сентябрьской пробе присутствовала лишь одна, но зрелая личинка. Доминирование вида по биомассе в августе и сентябре происходило на фоне низкой численности, за счет

крупных размеров личинок. Вероятные сроки вылета данной популяции *E. anatolii* (конец августа, сентябрь) вполне соотносятся с известными данными (Горовая, 2014). Однако начало периода отрождения вида остаётся неизвестным, поскольку идентификация поденок раннего возраста для родов *Epeorus* и *Iron* затруднена в связи с недостаточной степенью развития у личинок основных определительных признаков – формы головной капсулы и тергаллий. Такие мелкие особи присутствовали в сборах с октября по декабрь и были объединены в группу *Epeorus* + *Iron* sp. Интенсивный процесс их отрождения наблюдался в декабре и сопровождался девятикратным увеличением численности и переходом в категорию доминантов.

В ручье «Энергетик» обитает два трудноразличимых в раннем возрасте вида поденок рода *Iron*: *I. aesculus* и *I. alexandri*. Личинки *I. aesculus* (исключительно I возраста) были собраны в феврале. Однако в марте, в водотоке присутствовали особи как I–II, так и V–VI возрастов, в мае – только IV, в июне – зрелые личинки и молодь I возраста длиной 1,5–2,1 мм. Вероятными сроками вылета *I. aesculus* в условиях ручья «Энергетик» следует считать март–июнь. Также возможно отрождение личинок вида сразу после откладки яиц. Личинки *I. alexandri* регистрировались трижды: в марте, июне и июле. Все отловленные особи были отнесены ко II–III возрастам. Высокая численность в июне, а также их крупные размеры, объясняют доминирование вида по биомассе.

Поденки *Ecdyonurus aurarius* отмечены в водотоке на протяжении пяти месяцев. Предположительно, их отрождение началось в апреле и продолжалось три месяца. В это время в сборах присутствовали личинки только I возраста размером до 2 мм. В июне была отмечена максимальная численность вида, что позволило ему занять категорию доминантов. В июльских пробах находились личинки I и III–VI возрастов в соотношении 9:1. При этом на фоне уменьшения видового разнообразия *E. aurarius* сохранил доминирующее положение. В этом же месяце было отмечено и резкое увеличение биомассы вида, связанное с интенсивным ростом личинок (табл. 3, 4). Вылет имаго проходил со второй половины июля по август включительно. Таким образом, по предварительным данным, поденок *E. aurarius*, обитающих в ручье «Энергетик» следует считать видом с летним циклом развития.

Высокие показатели численности были отмечены для представителей рода *Baetis*, присутствовавших в сборах с мая по октябрь включительно (табл. 4). Сложность видового определения личинок ранних возрастов, а также экземпляров с нарушенной целостностью привело к выделению группы *Baetis* sp. – доминанта по численности в августе. В плохо сохранившейся июльской пробе была произведена совместная оценка статистических характеристик внешне схожих *Baetis pseudothermicus* и *Baetis silvaticus*. Ранее, при изучении жизненного цикла *B. pseudothermicus* было установлено, что на юге Дальнего Востока вид имеет унивольтинный зимний тип развития: отрождение происходит в конце сентября – начале октября после двух–трёх месячной диапаузы, основной период роста приходится на апрель–май, личинки I возраста встречаются до конца мая, а вылет имаго отмечен в июне (Тиюнова, 2014). В ручье «Энергетик» самый ранний сбор личинок этого вида датирован серединой июня, при этом их возраст соответствовал I–III возрастам: I – 47%, II – 49%, III – 4%, а показатель численности был максимальным – 432 экз./м². В пробе, отобранной после ливневых дождей, прошедших в середине августа 2013 г., они отсутствовали, в сентябре были собраны лишь две личинки II и IV возрастов, а в середине октября – одна зрелая. Учитывая способность вида к быстрому созреванию, можно предположить, что на резкое снижение численности повлияло не только паводковое состояние водотока, но и вероятный вылет субимаго в июле, августе.

Личинки *B. silvaticus* регистрировались в ручье с апреля по сентябрь включительно. Примечательно, что в количественных пробах в июне, августе и сентябре присутствовали только личинки I и II возрастных групп, а в качественных пробах, выполненных в июне, были собраны как зрелые личинки, так и субимаго и имаго. Возможно, зона переката заселяется лишь личинками ранних возрастов, а более старшие предпочитают микробиотопы другого типа. Жизненный цикл этого вида ранее не изучался, а на основе собранных данных, можно лишь предположить, что он является летним, с пока не выясненным количеством генераций. Полное отсутствие личинок рода *Baetis* в пробах с ноября по май включительно, может свидетельствовать о специфичных особенностях их жизненных циклов в популяциях водотоков, промерзающих или пересыхающих в зимний период: длительной диапаузы в стадии яйца, либо обитании личинок, отродившихся в осенний период, в подрусловом потоке.

Длительно, на протяжении 10 месяцев, в ручье «Энергетик» присутствовали личинки *Cincticostella orientalis* (табл. 3). Сезонная динамика численности и биомассы (табл. 4) связана с характерной для *C. orientalis* особенностью – перераспределением особей по микробиотопам водотока. Так, высокая численность личинок в месте отбора проб и связанное с этим отнесение вида к категории доминантов в августе–сентябре, свидетельствует об интенсивности процесса отрождения и приуроченности этого процесса к перекасту. Последующий рост молоди обусловил увеличение биомассы и переход в категорию доминантов по этому показателю в сентябре и далее, начиная с декабря. Наблюдавшееся при этом снижение численности связано с характерным для *C. orientalis* перемещением в места скопления листового опада (Тиунова, 2008). К подледному периоду личинки достигли III–IV возраста и, перезимовав, вылетели во второй половине мая, что соответствует унивольтинному зимнему жизненному циклу, описанному для популяций вида, обитающих в крупных водотоках (Тиунова, 1993; Тиунова, 2014).

Период развития личиночной стадии *Ephemerella kozhovi* в ручье «Энергетик» составил девять месяцев. Отрождение личинок происходило начиная с конца сентября, а в ноябре и декабре их численность в месте отбора проб достигла максимальных значений (333 и 350 экз./м²) и вид перешел в категорию доминантов. Пристрастие *E. kozhovi* к участкам с подтоком грунтовых вод (Тиунова, 2008) обусловило перераспределение личинок по микробиотопам и снижение их численности в месте отбора проб в последующие месяцы. Интересной особенностью вида, не позволяющей точно установить сроки отрождения личинок, явились малые (> 2 мм) размеры и I возраст зимующих особей. Возможно, что для *E. kozhovi* наряду с наблюдавшейся зимней задержкой развития характерна и диапауза в стадии яйца. Ранее установлено, что начальная температура роста личинок вида составляет 4°C (Тиунова, 2014). Переход через это пороговое значение и начало активного роста *E. kozhovi* наблюдались в мае и в середине июня были собраны личинки III возраста размером до 4,8 мм, а к середине июля, когда температура воды приблизилась к 10°C, вылет вида был завершен.

Сборы личинок *Drunella aculea* были единичными, однако размерные и возрастные характеристики и сроки их сбора, соответствуют основным этапам жизненного цикла, описанного для вида (Тиунова, 2014).

Сезонная динамика численности поденок в ручье «Энергетик» характеризовалась максимумами в мае и июне, относительной стабильностью в июле – декабре и минимальными значениями в марте (рис. 3). Наличие майского пика связано со значительным количеством молоди *C. hirasana*, *E. anatolii* и *Baetis* sp.,

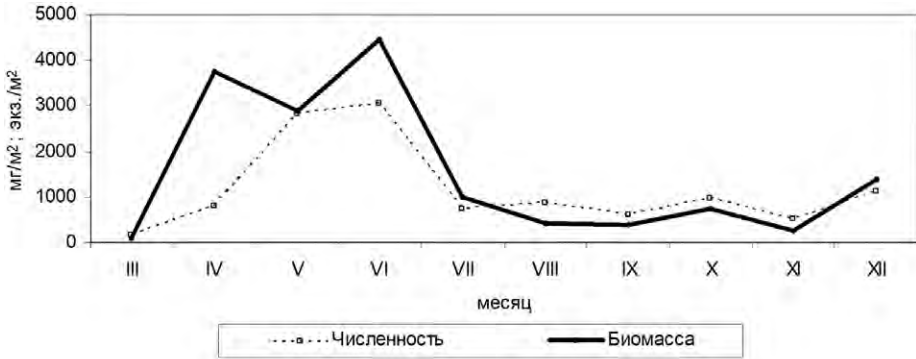


Рис. 3. Сезонная динамика численности (экз./м²) и биомассы (мг/м²) поденок

июньского – с подростками личинками второй генерации *C. hirasana*, только отродившимися *E. aurarius* и, возможно, *B. pseudothermicus* и *B. silvaticus*, а также с высокой численностью *I. alexandri* и *Baetis* sp. Особенности гидрологического и температурного режимов водотока в зимний период объясняют минимальную численность поденок в марте. Аналогичные изменения с минимумом после схода льда и высокими значениями в период отрождения молоди наблюдаются и при оценке биомассы поденок. Однако в мае по этому показателю отмечена обратная динамика, связанная с процессом вылета сублимаго *C. hirasana*, *A. longulus* и *C. orientalis*.

Заключение

Фауна поденок лесного холодноводного ручья «Энергетик» в равной степени представлена видами как с палеарктарктическим материково-островным, так и с восточнопалеарктическим типом распространения, и одним транспалеарктом. Гидрологический режим водотока определяет присутствие различных экологических групп (Тиунова, 2014): преобладание психроритрофилов, наличие эвриритробионтов и гемиритрофилов в условиях потока, а также гемипотамофилов в лужицах с постоянной подпиткой на заболоченных участках. Благодаря обилию выходов грунтовых вод и подрусловому потоку в ручье создаются условия для обитания как переннирующих, так и темпорирующих видов. Высокая экологическая валентность, использование стратегии перераспределения личинок по микробиотопам внутри водотока, возникновение специфических особенностей жизненных циклов ряда видов, обеспечивают полимикстность, высокую численность и биомассу поденок. Данные показатели характеризуются сезонной динамикой, связанной с фенологическими особенностями видов и гидрологическими условиями водотока.

Благодарности

Автор искренне благодарна В.А. Тесленко (ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, Владивосток) за предоставленный материал, Т.М. Тиуновой (ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, Владивосток) за помощь в видовом определении.

Литература

- Горовая Е.А. 2014. Фенология поденок (Ephemeroptera, Insecta) юга Дальнего Востока России // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. Вып. 6. Владивосток: Дальнаука. С. 165–175.
- Горовая Е.А. 2017. Жизненный цикл *Ameletus cedrensis* Sinitshenkova, 1977 (Insecta, Ephemeroptera) в условиях малого водотока (Южное Приморье) // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. Вып. 7. Владивосток: Дальнаука. С. 61–66.

- Леванидов В.Я. 1969.** Воспроизводство амурских лососей и кормовая база их молоди в притоках Амура // Изв. Тихоокеанского НИИ рыбн. Хозяйства и океанографии. Владивосток. Т. 67. 242 с.
- Леванидов В.Я. 1976.** Биомасса и структура донных биоценозов малых водотоков Чукотского полуострова // Пресноводная фауна Чукотского полуострова. Владивосток. С. 104–122.
- Леванидов В.Я. 1977.** Биомасса и структура донных биоценозов реки Кедровой // Пресноводная фауна заповедника «Кедровая падь». ДВНЦ АН СССР. С. 126–158. (Тр. БПИ ДВНЦ АН СССР. Т. 45 (148)).
- Леванидов В.Я., Вшивкова Т.С., Кочарина С.Л. 1979.** Биомасса и структура донных биоценозов лесных ручьев в верховьях бассейна Уссури // Систематика и экология рыб континентальных водоемов Дальнего Востока. Владивосток. С. 27–35.
- Леванидова И.М., Рубаненкова Л.С. 1965.** О методике изучения жизненных циклов амфибиотических насекомых // Зоологический журнал. Т. 44, № 1. С. 34–45.
- Леванидова И.М. 1978.** Ручейники и поденки верхней части бассейна р. Уссури // Биоценоотические исследования на Верхнеуссурийском стационаре. Владивосток. С. 140–159.
- Тесленко В.А. 2017.** Веснянки (Insecta, Plecoptera) в водотоках города Владивостока и его окрестностей // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. Вып. 7. Владивосток: Дальнаука. С. 227–233.
- Тиунова Т.М. 1993.** Поденки реки Кедровая и их эколого-физиологические характеристики. Владивосток: Дальнаука. 194 с.
- Тиунова Т.М. 2003.** Методы сбора и первичной обработки количественных проб // Методические рекомендации по сбору и определению зообентоса при гидробиологических исследованиях водотоков Дальнего Востока России: Методическое пособие. Москва. С.5–13.
- 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. 2007.** Динамика биомассы бентоса в экосистемах лососевых рек юга Дальнего Востока // Биологические ресурсы Дальнего Востока России: комплексный региональный проект ДВО РАН. М. С. 195–216.
- Тиунова Т.М. 2008.** Состав и структура сообщества зообентоса микробиотопов в метаритральной малой предгорной реки умеренно холодноводного типа // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. Вып. 4. Владивосток: Дальнаука. С. 31–45.
- Тиунова Т.М. 2014.** Жизненные циклы дальневосточных видов поденок (Insecta, Ephemeroptera) // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. Вып. 6. Владивосток: Дальнаука. С. 682–703.
- Тиунова Т.М., Горовая Е.А. 2017.** Поденки (Insecta, Ephemeroptera) водотоков города Владивостока и его окрестностей // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. Владивосток. Вып. 7. С.234–242.
- Gorovaya E.A. 2018.** Life history of *Ameletus longulus* Sinichenkova, 1981 (Ephemeroptera: Ameletidae) in a small stream in vicinity of Vladivostok // Far Eastern Entomologist. N353. P. 17–23.
- Pleskot G. 1958.** Die Periodizität einiger Ephemeropteren der Schwechat // Wasser und Abwasser. P. 1–32.