

Экспорт биомассы и металлов из водных экосистем в наземные при вылете стрекоз (Insecta: Odonata)

О. Н. ПОПОВА¹, А. Ю. ХАРИТОНОВ¹, О. В. АНИЩЕНКО², М. И. ГЛАДЫШЕВ^{2,3}

¹ *Институт систематики и экологии животных СО РАН
630091, Новосибирск, ул. Фрунзе, 11
E-mail: popova-2012@yandex.ru*

² *Институт биофизики СО РАН
660036, Красноярск, Академгородок, 50/50
E-mail: hydrakr@rambler.ru*

³ *Сибирский федеральный университет
660041, Красноярск, просп. Свободный, 79
E-mail: glad@ibp.ru*

Статья поступила 13.09.15

Принята к печати 05.10.15

АННОТАЦИЯ

Многолетний мониторинг численности и пространственного распределения 18 массовых видов стрекоз позволил оценить их вклад в экспорт водной продукции, поступающей в экосистему Барабинской лесостепи. Годовой вылет стрекоз изменялся от 0,8 до 4,9 г на м² суши и от 2,3 до 13,3 г сырой массы с м² акватории, что в 4–5 раз больше этого показателя у Diptera. Общий поток вещества из водных экосистем в наземные остается сравнительно стабильным (шестикратная межгодовая вариабельность), независимо от больших межгодовых перепадов численности отдельных видов (например, 42-кратная межгодовая вариабельность у *Libellula quadrimaculata*). Определено содержание металлов в девяти видах стрекоз. Вынос металлов стрекозами убывает в ряду K > Na > Mg > Ca > Fe > Zn > Cu > Mn > Pb > Ni > Cr > Cd. Таким образом, и в количественном, и в качественном отношении стрекозы являются важными поставщиками водной продукции на сушу в лесостепном ландшафте Западной Сибири.

Ключевые слова: Odonata, многолетний экологический мониторинг, вылет, численность, биомасса, металлы, Барабинская лесостепь, Западная Сибирь.

Принцип существования любой экосистемы – это постоянное движение потоков вещества, энергии и информации в трофических сетях [Лекавичус, 1986; Алимов, 2000]. Лучшее всего исследован перенос вещества по градиенту абиогенного стока, т. е. из назем-

ных экосистем в водные, и довольно фрагментарно – против градиента стока [Gratton, Vander Zanden, 2009]. Амфибионтные насекомые (преимагинальные фазы которых развиваются в воде, а имаго ведут наземный образ жизни) – один из главных биогенных

факторов возврата многих химических элементов из понижений рельефа (водоемов) на плакоры [Baxter et al., 2005; Ballinger, Lake, 2006; Gratton, Vander Zanden, 2009]. В некоторых ландшафтах вынос водной продукции при выплоде амфибионтных насекомых может быть сравним с продукцией наземных насекомых или даже быть выше [Gratton, Vander Zanden, 2009].

Недавно предложена концептуальная модель, обобщающая все достоверные данные о потоке водной продукции через выплод амфибионтных насекомых [Gratton, Vander Zanden, 2009], однако она имеет ряд ограничений: 1) не предназначена делать прогнозы по отношению к конкретным местам или регионам; 2) занижены расчетные средние разлеты водных насекомых от берега – не более 100 м; 3) основной объем данных получен с водотоков. Согласно данному обобщению, Diptera составляют 60–99 % от выплывающей биомассы, далее в порядке убывания значений идут Ephemeroptera, Plecoptera, Trichoptera и на последнем месте Odonata [Gratton, Vander Zanden, 2009].

В то же время стрекозы в силу ряда биологических и экологических особенностей представляют существенный интерес для продукционной экологии. Во-первых, за время личиночного развития в водоеме (от нескольких месяцев до нескольких лет) в теле личинок аккумулируется значительный по количеству и качеству запас вещества. Во-вторых, морфо-физиологическая организация и образ жизни имаго стрекоз обуславливают их высокую подвижность: они способны разлетаться от родных водоемов на десятки, а некоторые виды и на сотни километров [Haritonov, Popova, 2011; Kharitonov, Popova, 2011], тем самым способствуя рассеиванию вещества на большом пространстве суши. В-третьих, Odonata заселяют почти все типы пресноводных водоемов, и большая часть видов обитает во временных водоемах, таких как котлованы, лужи, болота и т. п. [Clark, Samways, 1996; Harabis, Dolny, 2010; Haritonov, Popova, 2011]. Так, в некоторых ландшафтах, например, степях, где большая часть водоемов представляют собой временные лужи и заболоченности, а также на территориях с большими колебаниями уровня об-

водненности (например, Барабинская лесостепь), стрекозы могут быть количественно важной группой амфибионтных насекомых. Таким образом, главная цель нашего исследования – оценка выноса стрекозами продукции водных экосистем в наземные ценозы в конкретном ландшафте – Барабинской лесостепи на юго-востоке Западной Сибири.

Помимо выноса органического углерода, представляющего источник пищи для наземных консументов, экспортируемая из водных экосистем биомасса содержит в себе другие биогенные и токсичные элементы, например, тяжелые металлы (ТМ). ТМ могут накапливаться в высших звеньях трофических цепей, представляя потенциальную опасность для здоровья человека [Zhou et al., 1998; Gladyshev et al., 2009]. Содержание ТМ определяют в основном в личинках амфибионтных насекомых с целью мониторинга качества вод [Lavilla et al., 2010; Corbi, Froehlich, 2010; Corbi et al., 2011], при этом данные по ТМ в имаго ограничены [Scheuhammer et al., 1997; Boron, Miroslawski, 2009; Burghel et al., 2011]. Исследования, в которых оценен вынос металлов, в том числе неэссенциальных, на сушу амфибионтными насекомыми, включая стрекоз, единичны [Currie et al., 1997]. Таким образом, вторая цель нашего исследования – измерение содержания металлов в имаго стрекоз и оценка экспорта металлов выплывающими стрекозами в конкретном ландшафте. В нашей работе мы не ставили задачу обнаружить как можно большее число химических элементов, но остановились на наиболее значимых для экосистемы как в общебиологическом, так и в токсикологическом плане: К, Na, Ca, Mg, Fe, Cu, Zn, Mn, Ni, Cr, Pb и Cd.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Место исследования. Исследования проводились на юго-востоке Западной Сибири, в Барабинской лесостепи, в бассейне оз. Чаны. Климат региона континентальный. Средняя температура самого холодного месяца (января) – около $-20\text{ }^{\circ}\text{C}$, самого жаркого месяца (июля) – выше $+18\text{ }^{\circ}\text{C}$. Безморозный вегетационный период короткий, в среднем составляет 112 дней. Количество

осадков – 350 мм в год, относительная влажность воздуха – 50–60 %. Самый дождливый месяц – июль. Среднегодовая скорость ветра – около 5 м/с. Годовая радиация составляет приблизительно 4000 МДж/м². Равнинные ландшафты чередуются с гривами и островками березовых и березово-осиновых лесов, с подлеском из черемухи, шиповника и других кустарников. Большая часть территории представляет собой займищно-лугово-солончаковую лесостепь, пашни и залежи. Барабинская лесостепь – это самый пониженный (так называемая Чановская депрессия) и, соответственно, заболоченный участок Западно-Сибирской лесостепи, отличается высоким уровнем обводненности (30 % от общей территории) и нестабильным водным режимом [Природные условия..., 1963].

Исследованный участок находится на территории Новосибирской обл. (54°32′–54°39′ с. ш., 78°06′–78°19′ в. д.), занимает площадь 272 км² и примыкает к северо-восточному берегу оз. Малые Чаны. Площади различных биотопов рассчитывались с использованием космических снимков в системе Image 2010 Terra Metrics, карт, аэрофотоснимков; кроме того, непосредственно осуществлялись замеры расстояний и углов на местности. В итоге установлено, что водопокрытая территория (озера, реки, пруды, каналы, лужи, болота, включая тростниковые заросли) составляет 82 км², из которых только 69 км² являются местообитаниями личинок стрекоз (далее в тексте – одонатогенная акватория). Вне одонатогенной акватории, а именно на горько-соленых озерах (2 км²) и участках водоемов без водной растительности (11 км²), личинки стрекоз или отсутствуют, или их численность очень низкая [Попова, Харитонов, 2012]. В пределах суши, 190 км², выделено семь биотопов, в которых проводились регулярные количественные учеты имаго: 1) увлажненные луга в понижениях рельефа (87 км²); 2) остепненные луга и залежи (61 км²); 3) засеянные поля (19 км²); 4) березовые и березово-осиновые колки (8 км²); 5) заросли кустарников (11 км²); 6) лесополосы (3,5 км²); 7) грунтовые дороги (0,5 км²).

Объект исследования. В Барабинской лесостепи обитает 42 из 68 видов стрекоз, известных для Западно-Сибирской лесостепи в целом [Попова, 2007]. Для расчета продукции,

экспортируемой стрекозами в исследуемые наземные экосистемы, взяли 18 массовых и среднечисленных видов, на которые приходится 95–98 % как численности, так и биомассы стрекоз: подотряд *Zygoptera* – *Coenagrion lunulatum* (Charpentier, 1840), *C. armatum* (Charpentier, 1840), *C. pulchellum* (Vander Linden, 1823), *Enallagma cyathigerum* (Charpentier, 1840), *Erythromma najas* (Hansemann, 1823), *Lestes dryas* Kirby, 1890, *L. sponsa* (Hansemann, 1823), *L. virens* (Charpentier, 1825), *Symptetma paedisca* (Brauer, 1877); подотряд *Anisoptera* – *Aeshna mixta* Latreille, 1805, *A. serrata* Hagen, 1856, *Leucorrhinia pectoralis* (Charpentier, 1825), *L. rubicunda* (Linnaeus, 1758), *Libellula quadrimaculata* Linnaeus, 1758, *Sympetrum danae* (Sulzer, 1776), *S. flaveolum* (Linnaeus, 1758), *S. sanguineum* (Müller, 1764), *S. vulgatum* (Linnaeus, 1758).

Методы количественных учетов имаго. Всего на протяжении 31 года, с 1980 по 2010 г., проведено 16 721 количественных учетов на суше, в которых зарегистрировано 614 120 имаго стрекоз. Учеты проводились ежегодно и на протяжении всего летного периода стрекоз – с мая по октябрь. Ниже приведено краткое описание четырех использованных методов учета имаго, общепринятых в популяционной экологии насекомых, включая стрекоз [Кожанчиков, 1961; Палий, 1970; Corbet 1952, 1999; Parr, 1972; Conrad et al., 1999; Попова, Харитонов, 2012, 2014; Bried, Ervin, 2006].

Отлов – мечение – повторный отлов. Данный метод учета является основным, поскольку дает наиболее надежные результаты по плотности популяций стрекоз и применим ко всем исследованным видам [Corbet, 1952; Parr, 1972; Попова, Харитонов, 2010, 2014]. На учетной площадке определенной площади *a* (в зависимости от мобильности вида от 2000 до 15 000 м²) в течение нескольких часов (обычно в первой половине дня) при помощи воздушного сачка отлавливались *M* особей имаго стрекоз; каждая особь сразу после поимки метилась красной водостойкой краской, а затем сразу выпускалась. На следующий день, на той же площадке, в то же время суток *n* особей отлавливались повторно, среди них присутствовали *m* ранее меченых особей. Расчет численности *N* (ос./м²) производился по формуле:

$$N = [M \times (n + 1) / (m + 1)] / a.$$

Ленточный трансект (маршрут). Данный метод в основном используется для учета стрекоз из подотряда Anisoptera и представляет собой визуальный учет на полосе с заданными длиной и шириной. В солнечную погоду без сильного ветра учетчик двигается пешком или на транспортном средстве по полосе со скоростью около 4 км/ч и регистрирует всех взлетающих или пересекающих учетную полосу стрекоз (вид, количество особей), наговаривая информацию на диктофон. В нашем исследовании трансекты практически совпадали с грунтовыми дорогами, а также пересекали все изучаемые биотопы. Всего использовано восемь трансект длиной от 1375 до 5750 м и шириной 2 м каждая. Соответственно, максимальная площадь учетной полосы составляла $5750 \times 2 \text{ м} = 11500 \text{ м}^2$. Учеты на трансектах проводились каждые 2–10 дней в течение сезона. Результаты учетов на трансектах и мечением с повторным отловом оказались достаточно близкими [Наритонов, Ророва, 2011].

Энтомологическое кошение по травостоям. Данный метод в основном применяется для учета стрекоз из подотряда Zygoptera. Учетчик двигается по площадке, на каждом шаге делая перед собой один взмах-кошение сачком по травостоям. При диаметре обруча сачка 30 см каждые 100 взмахов прокашивали 30 м^2 . Число собранных особей умножалось на 2, поскольку параллельными подсчетами установлено, что в сачок попадает не более половины присутствующих на прокашиваемой площадке особей, остальные успевают улететь или отбрасываются в сторону, сбитые сачком или стеблями травы.

Отлов в течение 15 мин. Отлов насекомых воздушным сачком в течение определенного отрезка времени является одним из стандартных методов для определения относительной численности насекомых [Палий, 1970]. Метод может применяться для учета всех Odonata. Мы использовали его в основном для изучения биотопической приуроченности видов, сезонной и суточной динамики их численности. Отлов стрекоз производился в течение 15 мин воздушным сачком на площадке около 500 м^2 . Учетчик не торопясь двигался сначала по периметру площадки,

затем вдоль и поперек, всматриваясь в травостой и над ним, и методично одну за другой отлавливал всех увиденных равнокрылых стрекоз – сидящих и летящих – и складывал их в закрывающуюся емкость.

При подборе времени и места проведения учетов принимались во внимание особенности жизнедеятельности стрекоз – реакция на погодные условия, суточная и сезонная активность, биотопические предпочтения, летные способности. Все места проведения учетов более или менее равномерно распределялись по семи основным биотопам исследуемой территории. Учеты, относящиеся к методам отлов – мечение – повторный отлов, энтомологическое кошение и отлов на время, осуществлялись на 74 учетных площадках, по 3–12 раз за сезон на каждой.

Для оценки численности имаго стрекоз задействовались все четыре метода учета, поскольку каждый из них имеет свою таксономическую, биотопическую и функциональную специфику, а также отличается от остальных точностью конечных результатов и оперативностью в использовании.

Для расчета сырой массы одной особи взвешивали 30–70 живых ювенильных особей, самцов и самок, и определяли среднюю сырую массу с точностью $\pm 1\text{--}20 \text{ мг}$. Для расчета сухой массы этих же насекомых высушивали в сушильном шкафу при температуре $80 \text{ }^\circ\text{C}$ в течение 24 ч, затем взвешивали с точностью $\pm 0\text{--}6 \text{ мг}$.

Большинство пойманных особей после регистрации и идентификации выпускались обратно в природу, небольшое количество особей использовались для морфометрии, взвешивания и биохимического анализа.

Период массового выплода. ПМВ (дней в году) каждого вида определялся при отслеживании численности имаго на учетных площадках, расположенных вблизи от прибрежной зоны, зарастающей гелофитами, гигрогелофитами (растениями уреза воды) и гигрофитами и являющейся зоной выплода стрекоз. При этом использовался метод отлова имаго в течение 15 мин, описанный выше. За начало ПМВ принималась дата, когда вид оказывался представлен в учете в количестве не менее трех особей, и его относительная численность достигала 5 % от всех особей в учете [Песенко, 1982], за окончание ПМВ – ког-

да вид представлялся в количестве менее трех особей, и его относительная численность становилась менее 5 %. С использованием данных всех прибрежных площадок вычислялась средняя продолжительность ПМВ для каждого вида и за каждый год. Затем рассчитывалась среднесуточная продолжительность ПМВ за период 1980–2010 гг.

Продолжительность жизни имаго. ПЖИ каждого вида измерялась двумя методами: 1) мечение имаго, которое позволяет выяснить экологическую ПЖИ [Гаврилов, Гаврилова, 1991]. Индивидуальные и дата-специфичные метки наносились на крылья молодых имаго вскоре после их выплода, но не раньше, чем затвердеет кутикула, а затем на протяжении летнего сезона при локальных и маршрутных учетах отслеживались меченые особи [Rajunen, 1962; Ubukata, 1981; Bennett, Mill, 1995]; 2) содержание в садках, которое позволяет выяснить физиологическую (видовую) ПЖИ [Гаврилов, Гаврилова, 1991]. Свежевыплодившиеся имаго помещались в садок $1 \times 1 \times 1$ м, обтянутый мелкаячейстой сеткой. В качестве насестов для стрекоз ко дну садка крепились ветки растений. Садки со стрекозами располагались в хорошо проветриваемом помещении в условиях естественного освещения. Стрекозам 1 раз в сутки скармливали различных насекомых, а также пауков. За продолжительность жизни отдельно взятой особи принимался временной интервал от ее даты выплода до даты смерти в садке. Значения ПЖИ, полученные этими двумя методами, оказались довольно близкими.

Расчет вылета имаго. Количественная оценка вылета (выплода) имаго стрекоз включала в себя расчет численности, биомассы и коэффициента Харитоновна. Сначала все расчеты производились отдельно для каждого вида и за каждый год (сезон) на основании всех проведенных количественных учетов. Число учетов за год варьировало от 394 до 850. Все ниже приведенные расчеты дают оценку вылета имаго стрекоз на единицу исследуемой сухопутной территории. Для того, чтобы оценить вылет с единицы исследуемой акватории, использован коэффициент, равный соотношению площадей суша/одонатогенная акватория: $190 \text{ км}^2 / 69 \text{ км}^2 = 2,75$.

Среднегодовая численность отдельно взятого вида (N_{YS} , $\times 10^6$ ос./ км^2 или ос./ м^2) в пределах всей исследованной территории вычислялась по следующей формуле:

$$N_{YS} = \sum_{i=1}^7 N_{Si} A_i / \sum_{i=1}^7 A_i,$$

т. е. сначала рассчитывалась средняя за год численность вида S в пределах биотопа i (всего семь биотопов), для чего средняя за год плотность популяции в биотопе (N_{Si} , $\times 10^6$ ос./ км^2 или ос./ м^2) умножалась на площадь биотопа A_i (км^2 или м^2). Затем численности всех семи биотопов складывались, и эта сумма делилась на всю исследуемую площадь,

$$\sum_{i=1}^7 A_i = 190 \text{ км}^2.$$

Общая среднегодовая численность (N_Y , $\times 10^6$ ос./ км^2 или ос./ м^2) представляла собой сумму среднегодовых численностей (N_{YS}) всех 18 видов стрекоз.

Среднегодовая численность отражает только часть всего количества стрекоз, вылетевших из водоемов, так как период выплода растягивается на несколько недель и даже месяцев и в целом превышает среднестатистическую продолжительность индивидуальной жизни имаго. В итоге за сезон через одну и ту же территорию последовательно проходит несколько составов (потоков) имаго одного и того же вида.

Таким образом, годовой вылет вида, основанный на его численности, т. е. на количестве особей вида стрекоз, поступивших на исследуемую сушу за весь год (E_S , ос./($\text{м}^2 \cdot \text{год}$)), рассчитывался по следующей формуле:

$$E_S = N_{YS} \cdot R_S,$$

где N_{YS} – среднегодовая численность вида, R_S (год) – коэффициент возобновления или сменяемости потоков имаго вида. Этот коэффициент введен в экологию стрекоз А. Ю. Харитоновым и рассчитан по следующей формуле:

$$R_S = D_S / L_S,$$

где D_S – это период массового выплода вида S за год (дней/год), L_S – продолжительность жизни имаго (дней) данного вида S , расчеты которых приведены выше.

Общий вылет населения стрекоз за год (E_Y , ос./ $(\text{м}^2 \cdot \text{год})$) представляет собой сумму годовых вылетов E_S всех 18 видов.

Общий вылет населения стрекоз за год (B_Y , г/ $(\text{м}^2 \cdot \text{год})$ или т/ $(\text{км}^2 \cdot \text{год})$), основанный на биомассе, рассчитывался по следующей формуле:

$$B_Y = \sum_{S=1}^{18} E_S B_S,$$

где E_S – годовой вылет вида, B_S – средняя масса вида S .

Определение содержания металлов в имаго стрекоз. Для определения валового содержания металлов предварительно высушенные пробы измельчались в агатовой ступке, затем выдерживались при 105 °С до постоянного веса. Навеску пробы (0,2–0,6 г) минерализовали упариванием в смеси азотной и хлорной кислот (1 : 1) и доводили дистиллятом до 15 мл. Для определения Ca и Mg разведение проб проводили в следующем соотношении: на 1 мл озоленной пробы – 1 мл раствора LaCl_3 (массовая концентрация La – 20 г/л) и 8 мл дистиллированной воды. Калибровочные стандарты также содержали соответствующую добавку LaCl_3 .

Концентрации Na и K определяли на пламенном фотометре FLAPHO-4 (Carl Zeiss, Jena) в воздушно-пропановом пламени (ГОСТ 30503-97, ГОСТ 30504-97), Ca и Mg – атомно-абсорбционным методом в воздушно-ацетиленовом пламени на спектрофотометре Solaar M5 (Thermo Electron Corp., USA) (ГОСТ 26570-95, ГОСТ 30502-97), Fe, Mn, Zn, Cu, Cr, Ni, Cd и Pb – на спектрофотометре “ААС Квант 2А” (ГОСТ 30692-2000). Пределы обнаружения Na и K составляют 0,1 мг/л, Ca – 0,001, Mg – 0,0005, Fe, Ni, Pb и Co – 0,003, Cr – 0,002, Cu – 0,0006, Mn – 0,001, Zn и Cd – 0,0003 мг/л. В качестве эталонов определяемых элементов использовали государственные стандартные образцы (ГСО) (ОАО “Уральский завод химреактивов”). Пробы проанализированы в одной параллели, включали 20 особей *S. paedisca*, 4 – *L. rubicunda*, 54 – *E. cyathigerum*, 33 – *E. najas*, 4 – *L. quadrimaculata*, 2 – *A. serrata*, 7 – *S. vulgatum*, 10 – *S. flaveolum*. Содержание металлов в стрекозах вида *L. dryas* было определено в двух пробах, состоявших из 45 самцов и 40 самок.

Статистический анализ. Для расчета основных статистических параметров использован программный пакет “Statistica, version 9” (StatSoft, Inc., Tulsa, OK, USA).

РЕЗУЛЬТАТЫ

За весь период исследования, 1980–2010 гг., общая среднегодовая численность населения стрекоз N_Y изменялась в довольно широких пределах – от 3,0 (в 2010 г.) до 23,2 ос./ м^2 (в 1988 г.), при среднем значении, равном 8,3 ос./ м^2 .

В табл. 1, 2 представлены среднемноголетние значения по вылету стрекоз, E_Y , выраженные через численность и биомассу. Эти значения хорошо коррелируют со среднегодовой численностью N_Y , и поэтому минимальные и максимальные значения вылета, указанные в таблицах, соответствуют 2010 и 1988 гг. соответственно.

Можно выделить следующие экологические тренды изученных видов и их среднемноголетние значения. Продолжительность жизни L_S варьировала от 10 (*Coenagrion armatum*, *C. lunulatum* и *C. pulchellum*) до 20 дней (*Aeshna mixta* и *A. serrata*), продолжительность периода массового выплода D_S – от 30 (*Coenagrion sp.* и *Leucorrhinia sp.*) до 60 дней (*Aeshna spp.*, *Sympetrum danae*, *S. flaveolum*, *Enallagma cyathigerum* и *Symptetrum paedisca*). Значение размерного коэффициента Харитоновна R_S изменялось от 2,5 (*Leucorrhinia pectoralis* и *L. rubicunda*) до 4 (*E. cyathigerum*, *S. paedisca* и *S. flaveolum*), что в среднем соответствует числу пиков выплода в год. Средняя сырая масса одной особи изменялась от 29 (*Lestes virens*) до 47 мг (*Lestes dryas*) у видов из подотряда Zygoptera и от 90 (*S. danae*) до 771 мг (*A. serrata*) у Anisoptera. Средняя сухая масса одной особи варьировала от 9 до 14 мг у видов из подотряда Zygoptera и от 27 до 241 мг – у Anisoptera при том же видовом наборе. У всех видов содержание влаги в телах оказалось сходным, в среднем $69,0 \pm 0,5 \%$, поэтому сухая масса хорошо коррелировала с сырой массой. Доля видов (число особей вида от числа особей всех видов) варьировала от 0,5 % (*A. mixta*) до 19,4 % (*E. cyathigerum*), весовая доля (масса особей вида от массы особей всех видов) –

Т а б л и ц а 1

Вылет стрекоз на исследованную сушу, Барабинская лесостепь, Западная Сибирь

Вид	Численность, ос./($m^2 \cdot \text{год}$)		Биомасса сырая, мг/($m^2 \cdot \text{год}$)		Биомасса сухая, мг/($m^2 \cdot \text{год}$)	
	$M \pm m$	min-max	$M \pm m$	min-max	$M \pm m$	min-max
<i>Coenagrion armatum</i>	1,55 ± 0,16	0,53-3,96	47 ± 5	16-120	14 ± 1	5-36
<i>Coenagrion lunulatum</i>	2,86 ± 0,78	0,40-20,30	91 ± 25	13-650	32 ± 9	4-220
<i>Coenagrion pulchellum</i>	1,14 ± 0,08	0,40-2,12	34 ± 2	12-64	10 ± 1	4-19
<i>Enallagma cyathigerum</i>	5,79 ± 0,85	0,62-26,83	197 ± 29	21-912	67 ± 10	7-322
<i>Erythromma najas</i>	1,35 ± 0,23	0,35-7,36	6 ± 1	2-31	19 ± 3	5-103
<i>Lestes dryas</i>	0,64 ± 0,06	0,16-1,63	30 ± 3	8-77	9 ± 1	2-23
<i>Lestes sponsa</i>	3,00 ± 0,17	1,00-5,30	129 ± 7	43-228	39 ± 2	13-69
<i>Lestes virens</i>	0,63 ± 0,06	0,24-1,45	18 ± 2	7-42	6 ± 1	2-13
<i>Sympsecta paedisca</i>	1,87 ± 0,09	0,46-2,66	58 ± 3	14-83	19 ± 1	5-27
<i>Aeshna mixta</i>	0,12 ± 0,01	0,03-0,20	52 ± 4	13-88	16 ± 1	4-28
<i>Aeshna serrata</i>	0,15 ± 0,01	0,08-0,29	119 ± 7	58-222	37 ± 2	18-69
<i>Leucorrhinia pectoralis</i>	0,45 ± 0,04	0,10-0,87	89 ± 7	21-170	27 ± 2	6-53
<i>Leucorrhinia rubicunda</i>	0,46 ± 0,05	0,09-1,20	86 ± 10	16-224	26 ± 3	5-69
<i>Libellula quadrimaculata</i>	1,12 ± 0,18	0,12-5,00	356 ± 59	38-1600	95 ± 16	10-430
<i>Sympetrum danae</i>	1,20 ± 0,07	0,50-2,12	108 ± 7	45-191	32 ± 2	13-57
<i>Sympetrum flaveolum</i>	1,94 ± 0,17	0,38-3,88	204 ± 18	40-407	64 ± 6	12-128
<i>Sympetrum sanguineum</i>	0,22 ± 0,02	0,03-0,56	25 ± 3	3-64	8 ± 1	1-20
<i>Sympetrum vulgatum</i>	2,96 ± 0,21	0,68-7,22	447 ± 32	103-1090	130 ± 9	30-318
Всего	27,47 ± 2,09	9,99-77,59	2147 ± 132	843-4856	650 ± 40	252-1493

П р и м е ч а н и е. M – среднее значение за 31 год, m – стандартная ошибка среднего, min – минимальное значение, max – максимальное значение.

Т а б л и ц а 2

Вылет стрекоз с одонатогенной акватории, Барабинская лесостепь, Западная Сибирь

Вид	Численность, ос./($m^2 \cdot \text{год}$)		Биомасса сырая, мг/($m^2 \cdot \text{год}$)		Биомасса сухая, мг/($m^2 \cdot \text{год}$)	
	$M \pm m$	min-max	$M \pm m$	min-max	$M \pm m$	min-max
<i>Coenagrion armatum</i>	4,27 ± 0,44	1,45-10,86	128 ± 13	43-326	38 ± 4	13-98
<i>Coenagrion lunulatum</i>	7,85 ± 2,15	1,14-55,70	252 ± 69	36-1780	86 ± 24	12-610
<i>Coenagrion pulchellum</i>	3,13 ± 0,22	1,10-5,82	94 ± 7	33-174	28 ± 2	10-52
<i>Enallagma cyathigerum</i>	15,91 ± 2,33	1,69-73,70	541 ± 79	57-2506	191 ± 28	20-884
<i>Erythromma najas</i>	3,70 ± 0,63	0,96-20,23	156 ± 26	40-850	52 ± 9	13-283
<i>Lestes dryas</i>	1,76 ± 0,17	0,45-4,48	83 ± 8	21-210	25 ± 2	6-63
<i>Lestes sponsa</i>	8,25 ± 0,47	2,75-14,56	355 ± 20	118-626	107 ± 6	36-189
<i>Lestes virens</i>	1,74 ± 0,16	0,66-3,98	51 ± 5	19-116	16 ± 1	6-36
<i>Sympsecta paedisca</i>	5,13 ± 0,26	1,27-7,32	159 ± 8	39-227	51 ± 3	13-73
<i>Aeshna mixta</i>	0,32 ± 0,02	0,08-0,55	142 ± 10	35-243	45 ± 3	11-76
<i>Aeshna serrata</i>	0,43 ± 0,03	0,21-0,79	329 ± 19	165-611	103 ± 6	52-191
<i>Leucorrhinia pectoralis</i>	1,24 ± 0,10	0,29-2,40	246 ± 20	58-480	76 ± 6	18-150
<i>Leucorrhinia rubicunda</i>	1,28 ± 0,14	0,25-3,31	237 ± 27	46-616	73 ± 8	14-189
<i>Libellula quadrimaculata</i>	3,09 ± 0,51	0,33-13,90	982 ± 163	110-4410	258 ± 43	30-1180
<i>Sympetrum danae</i>	3,31 ± 0,21	1,38-5,85	298 ± 18	124-526	89 ± 6	37-158
<i>Sympetrum flaveolum</i>	5,35 ± 0,46	1,05-10,68	562 ± 49	110-1122	176 ± 15	35-352
<i>Sympetrum sanguineum</i>	0,60 ± 0,07	0,07-1,55	69 ± 8	8-176	21 ± 2	3-54
<i>Sympetrum vulgatum</i>	8,15 ± 0,59	1,88-19,87	1230 ± 89	283-3001	358 ± 26	83-875
Всего	75,50 ± 5,74	27,53-213,28	5912 ± 363	2321-13347	1793 ± 110	705-4108

П р и м е ч а н и е. Усл. обозн. см. в табл. 1.

от 0,9 % (*L. virens*) до 21,3 % (*S. vulgatum*) как в сыром, так и в сухом весе.

Из 18 видов 11 имели довольно высокую численность (количество особей, поступивших на сушу за год), и их совокупная среднемноголетняя численная доля составила 90 % от среднемноголетней численности всех 18 видов: *Enallagma cyathigerum* (19,4 %), *Lestes sponsa* (11,4 %), *Sympetrum vulgatum* (11,3 %), *Coenagrion lunulatum* (8,3 %), *Sympetrum paedisca* (7,8 %), *S. flaveolum* (7,4 %), *C. armatum* (6,0 %), *S. danae* (4,9 %), *Coenagrion pulchellum* (4,8 %), *Erythromma najas* (4,5 %), *Libellula quadrimaculata* (3,8 %). Из этих 11 видов семь (совокупная доля 62,2 %) относятся к подотряду Zygoptera и четыре (совокупная доля 27,4 %) – к подотряду Anisoptera (*L. quadrimaculata* и три вида из рода *Sympetrum*). Остальные 7 из 18 видов имеют невысокую численность (их индивидуальные доли ниже 3 %), и в совокупности составляют 10 %.

Из 18 видов 11 имели довольно высокую биомассу (биомасса особей, поступивших на сушу за год), и их совокупная среднемноголетняя доля составила 87,2 % от биомассы всех 18 видов: *Sympetrum vulgatum* (21,3 %), *Libellula quadrimaculata* (14,8 %), *S. flaveolum* (9,5 %), *Enallagma cyathigerum* (8,6 %), *Lestes sponsa* (6,3 %), *Aeshna serrata* (6,2 %), *S. danae* (5,5 %), *Leucorrhinia pectoralis* (4,4 %), *Leucorrhinia rubicunda* (4,1 %), *Coenagrion lunulatum* (3,5 %), *Sympetrum paedisca* (3 %). Из этих 11 видов семь (совокупная доля 65,8 %) относятся к подотряду Anisoptera и четыре (совокупная доля 21,4 %) – к подотряду Zygoptera (*C. lunulatum*, *E. cyathigerum*, *L. sponsa* и *S. paedisca*). Эти 11 видов обеспечивают около 87 % выноса (экспорта) биомассы. Остальные семь из 18 видов имели невысокую биомассу (их индивидуальные доли ниже 3 %), и в совокупности составили 12,8 %.

У девяти видов стрекоз, относящихся к двум подотрядам – Anisoptera (5 видов) и Zygoptera (4 вида), измерено содержание и рассчитан экспорт на сушу 12 химических элементов, из которых восемь (Cr, Mn, Fe, Ni, Cu, Zn, Cd, Pb) относятся к микроэлементам и, в частности, к тяжелым металлам (ТМ), а четыре (K, Na, Ca, Mg) – к макроэлементам (МЭ). Все исследованные 12 элементов, кроме свинца и кадмия, относятся к

биологически значимым, или эссенциальным. Содержание металлов в исследованных имаго стрекоз (всего проанализировано 10 проб) представлено в табл. 3. Концентрация Со в исследованных образцах оказалась ниже аналитического предела обнаружения. В среднем содержание ТМ в девяти видах Odonata убывает в ряду Fe > Zn > Cu > Mn > Pb > Ni > Cr > Cd, МЭ – К > Na > Mg > Ca; содержание МЭ в обоих подотрядах стрекоз и ТМ в подотряде Anisoptera убывает в таких же рядах, т. е. как в отряде в целом; распределение тяжелых металлов в подотряде Zygoptera несколько иное – Fe > Zn > Cu > Mn > Ni > Cd > Cr, а Pb не обнаружен. Содержание элементов между разными видами изменялось как в качественном (набор элементов), так и в количественном (концентрация элементов) отношениях (см. табл. 3). Во всех исследованных девяти видах стрекоз обнаружены все четыре макроэлемента и четыре (Fe, Cu, Zn, Mn) из восьми исследованных тяжелых металлов. На один вид приходится от 5 (*S. paedisca*) до 7 (*E. najas* и *L. quadrimaculata*) ТМ. Шесть из 12 обнаруженных в стрекозах элементов имеют довольно высокие концентрации в большинстве исследованных видов стрекоз. Так, четыре ТМ составили 99 % от суммарной концентрации всех восьми ТМ для девяти видов: Fe – 50 %, Zn – 37 %, Cu – 9 %, Mn – 3 %. Два МЭ составили 93 % от суммарной концентрации четырех МЭ для девяти видов: К – 70 %, Na – 23 %.

Суммарное содержание всех исследованных металлов примерно одинаково как в разных видах стрекоз, так и в разных подотрядах. Содержание отдельных элементов довольно сильно изменяется между видами одного подотряда, семейства и даже рода (см. табл. 3). Так, *A. serrata* характеризовался наибольшим содержанием Cu, Zn, Mn, Ni, Cd и Ca, *S. paedisca* – Fe, *S. flaveolum* – Cr, *L. dryas* и *E. cyathigerum* – K, Na и Mg. У *L. rubicunda* и *S. flaveolum* Ni не обнаружен, но только у этих видов найден Pb, содержание которого различалось в 18 раз – от 0,49 у *S. flaveolum* до 8,81 мкг/г сухого веса у *L. rubicunda*. У *S. paedisca* и *S. flaveolum* не обнаружен Cd. Только у *E. najas*, *L. quadrimaculata* и *S. flaveolum* выявлен Cr. Существенные различия проявились в содержании ме-

Содержание металлов в стрелоках (мкг/г) Барабинской лесостепи, Западная Сибирь

Подотряд	Вид	Тяжелые металлы										Макроэлементы				Сумма МЭ		
		Fe	Cu	Zn	Mn	Ni	Pb	Cr	Cd	TiM	K	Na	Ca	Mg				
Zygoptera	<i>Sympetrum paedisca</i>	172,37	13,30	95,75	8,16	0,391	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	289,97	7950	2850	146	716	11 662
	<i>Lestes dryas</i>	141,00	24,00	94,35	6,96	0,212	0,000	0,000	0,128	266,64	15100	4700	95	1224	21 119			
Среднее	<i>Ecnallagma cyathigerum</i>	146,72	24,14	96,58	7,54	0,423	0,000	0,000	0,136	275,54	15100	5030	90	1223	21 443			
	<i>Erythronma najas</i>	144,86	23,20	93,09	7,22	0,444	0,000	0,301	0,062	269,18	11270	2950	74	941	15 235			
Аnisoptera	На сухой вес	151,24	21,16	94,94	7,47	0,368	0,000	0,075	0,082	275,33	12355	3883	101	1026	17 365			
	<i>Aeshna serrata</i>	170,66	38,61	117,05	17,55	0,465	0,000	0,404	344,74	10690	3310	258	968	15 226				
	<i>Leucorrhinia rubicunda</i>	153,65	19,62	96,49	7,06	0,000	8,813	0,000	0,053	285,69	12740	3300	79	1094	17 213			
	<i>Libellula quadrimaculata</i>	137,86	21,13	105,58	7,05	0,433	0,000	0,517	272,73	10520	4280	112	1005	15 917				
	<i>Symptetrum vulgatum</i>	88,68	31,77	93,42	6,27	0,248	0,000	0,046	220,43	9040	3010	44	884	12 978				
Среднее	<i>Symptetrum flaveolum</i>	74,32	16,27	107,61	2,82	0,000	0,493	0,878	0,000	202,39	11330	4120	99	956	16 505			
Среднее для 9 видов	На сухой вес	125,03	25,48	104,03	8,15	0,229	1,861	0,279	0,132	265,20	10864	3604	118	981	15 567			
± ошибка	На сухой вес	136,68	23,56	99,99	7,85	0,291	1,034	0,188	0,110	269,70	11527	3728	111	1001	16367			
Минимальное		11,24	2,57	2,75	1,32	0,062	0,974	0,106	0,041	13,60	815	273	21	54	1090			
Максимальное		74,32	13,30	93,09	2,82	0,000	0,000	0,000	0,000	202,39	7950	2850	44	716	11 662			
Среднее для 9 видов	*На влажный вес	172,37	38,61	117,05	17,55	0,465	8,813	0,878	0,404	344,74	15100	5030	258	1224	21 443			
		42,32	7,29	30,96	2,43	0,090	0,320	0,058	0,034	83,50	3569	1154	34	310	5067			

* Разделено на коэффициент 3,23, исходя из средней влажности 69 %. TiM – тяжелые металлы, МЭ – макроэлементы.

Вынос металлов стрекозами на исследованную сушу (мкг/(м² · год)), Барабинская лесостепь, Западная Сибирь

Подотряд	Вид	Тяжелые металлы										Сумма				Макроэлементы				Сумма МЭ
		Fe	Cu	Zn	Mn	Ni	Pb	Cr	Cd	TM	K	Na	Ca	Mg	TM	K	Na	Ca	Mg	
Zygoptera	<i>Sympetrum paedisca</i>	3,28	0,25	1,82	0,16	0,007	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	5,51	151,05	54,15	2,77	13,60	221,58	
	<i>Lestes dryas</i>	1,27	0,22	0,85	0,06	0,002	0,000	0,000	0,000	0,001	2,40	135,90	42,30	0,86	11,02	190,07				
Эмаллягма сyathigerum	<i>Enallagma cyathigerum</i>	9,83	1,62	6,47	0,51	0,028	0,000	0,000	0,009	18,46	1011,70	337,01	6,03	81,94	1436,68					
	<i>Erythromma najas</i>	2,75	0,44	1,77	0,14	0,008	0,000	0,006	0,001	5,11	214,13	56,05	1,41	17,88	289,47					
Сумма для Zygoptera		17,13	2,53	10,91	0,86	0,045	0,000	0,006	0,011	31,48	1512,78	489,51	11,07	124,44	2137,80					
Anisoptera	<i>Aeshna serrata</i>	6,31	1,43	4,33	0,65	0,017	0,000	0,000	0,015	12,76	395,53	122,47	9,55	35,82	563,36					
	<i>Leucorrhinia rubicunda</i>	4,00	0,51	2,51	0,18	0,000	0,229	0,000	0,001	7,43	331,24	85,80	2,05	28,44	447,54					
Libellula quadrimaculata	<i>Libellula quadrimaculata</i>	13,10	2,01	10,03	0,67	0,041	0,000	0,049	0,015	25,91	999,40	406,60	10,64	95,48	1512,12					
	<i>Sympetrum vulgatum</i>	11,53	4,13	12,15	0,82	0,032	0,000	0,000	0,006	28,66	1175,20	391,30	5,72	114,92	1687,14					
Сумма для Anisoptera		4,76	1,04	6,89	0,18	0,000	0,032	0,056	0,000	12,95	725,12	263,68	6,34	61,18	1056,32					
Сумма для 9 видов Odonata		39,69	9,12	35,90	2,50	0,090	0,261	0,105	0,037	87,70	3626,49	1269,85	34,30	335,84	5266,48					
Сумма для 18 видов		56,82	11,64	46,81	3,36	0,135	0,261	0,111	0,048	119,18	5139,27	1759,36	45,36	460,28	7404,27					
*Всего для 18 видов		88,84	15,31	64,99	5,10	0,189	0,672	0,122	0,072	175,31	7492,55	2423,20	72,15	650,65	10638,55					

*Рассчитано для суммарной сухой биомассы (0,650 г/(м² · год)) всех исследованных видов (по табл. 1). TM – тяжелые металлы, МЭ – макроэлементы.Вынос металлов стрекозами с одонатогенной акватории (мкг/(м² · год)), Барабинская лесостепь, Западная Сибирь

Подотряд	Вид	Тяжелые металлы										Сумма				Макроэлементы				Сумма МЭ
		Fe	Cu	Zn	Mn	Ni	Pb	Cr	Cd	TM	K	Na	Ca	Mg	TM	K	Na	Ca	Mg	
Zygoptera	<i>S. paedisca</i>	8,79	0,68	4,88	0,42	0,020	0,000	0,000	0,000	0,000	14,79	405,45	145,35	7,45	36,52	594,76				
	<i>L. dryas</i>	3,53	0,60	2,36	0,17	0,005	0,000	0,000	0,003	6,67	377,50	117,50	2,38	30,60	527,98					
Эмаллягма сyathigerum	<i>E. cyathigerum</i>	28,02	4,61	18,45	1,44	0,081	0,000	0,000	0,026	52,63	2884,10	960,73	17,19	233,59	4095,61					
	<i>E. najas</i>	7,53	1,21	4,84	0,38	0,023	0,000	0,016	0,003	14,00	586,04	153,40	3,85	48,93	792,22					
Сумма для Zygoptera		47,87	7,10	30,53	2,41	0,129	0,000	0,016	0,032	88,08	4253,09	1376,98	30,86	349,64	6010,57					
Anisoptera	<i>A. serrata</i>	17,58	3,98	12,06	1,81	0,048	0,000	0,000	0,042	35,51	1101,07	340,93	26,57	99,70	1568,28					
	<i>L. rubicunda</i>	11,22	1,43	7,04	0,52	0,000	0,643	0,000	0,004	20,86	930,02	240,90	5,77	79,86	1256,55					
L. quadrimaculata	<i>L. quadrimaculata</i>	35,57	5,45	27,24	1,82	0,112	0,000	0,133	0,041	70,37	2714,16	1104,24	28,90	259,29	4106,59					
	<i>S. vulgatum</i>	31,75	11,37	33,44	2,25	0,089	0,000	0,000	0,016	78,92	3236,32	1077,58	15,75	316,47	4646,12					
S. flaveolum	<i>S. flaveolum</i>	13,08	2,86	18,94	0,50	0,000	0,087	0,155	0,000	35,62	1994,08	725,12	17,42	168,26	2904,88					
	Сумма для Anisoptera	109,19	25,10	98,72	6,88	0,249	0,730	0,288	0,103	241,27	9975,65	3488,77	94,41	923,58	14482,42					
Сумма для 9 видов Odonata		157,06	32,19	129,25	9,29	0,378	0,730	0,304	0,135	329,35	14228,74	4865,75	125,27	1273,23	20492,99					
Сумма для 18 видов		245,07	42,24	179,28	14,07	0,522	1,854	0,337	0,197	483,57	20667,91	6684,30	199,02	1794,79	29346,03					

* Рассчитано для суммарной сухой биомассы (1,793 г/(м² · год)) всех исследованных видов (по табл. 2). TM – тяжелые металлы, МЭ – макроэлементы.

таллов у двух видов, принадлежащих к одному роду *Sympetrum*: в *S. vulgatum*, по сравнению с *S. flaveolum*, отсутствует Pb и Cr, обнаружен Ni и Cd, в 2 раза больше Cu и Mn.

Полученные данные по содержанию металлов и вылету стрекоз использовались для расчета выноса металлов (табл. 4, 5) на 1 м² суши и с 1 м² акватории. Для этого содержание металлов (мкг/г сухого веса) (см. табл. 3) умножалось на величину сухой биомассы стрекоз соответствующего вида (г/(м² · год)) (см. табл. 1, 2). Для 18 видов вынос ТМ составил 175,31, МЭ – 10 638,55, итого обнаруженных металлов – 10 813,86 мкг/(м² · год). Вынос ТМ стрекозами убывает в ряду Fe > Zn > Cu > Mn > Pb > Ni > Cr > Cd, МЭ – K > Na > Mg > Ca. Среди исследованных девяти видов максимальный вынос металлов отмечен у представителей подотряда Anisoptera: Cu, Zn, Mn, K, Mg – *S. vulgatum*, Fe, Ni, Cd, Na, Ca – *L. quadrimaculata*, Pb – *L. rubicunda*, Cr – *S. flaveolum*, Cd – *A. serrata* (см. табл. 4, 5). Среди Zygoptera вид *E. cyathigerum* является абсолютным лидером по экспорту металлов, за исключением отсутствующих в *E. cyathigerum* Pb и Cr (см. табл. 4, 5).

ОБСУЖДЕНИЕ

Изучение сезонной и межгодовой динамики численности имаго стрекоз, их пространственного распределения и перемещения в течение 31 года позволили оценить вынос биомассы (органического вещества) и металлов этими насекомыми из водоемов на причановский участок Барабинской лесостепи. Вылет исследованного населения стрекоз оказался значительным – 27,5–213,3 особей с 1 м² акватории за год. Для сравнения, годовой вылет стрекоз из временных водоемов Южной Каролины (США) составил 0,8–8,4 [Leeper, Taylor, 1998], из малых речек о. Палаван (Филиппины) – 98 особей с 1 м² акватории [Freitag, 2004].

Вынос стрекозами биомассы с единицы акватории составил 2,3–13,3 г/(м² · год) сырой и 0,7–4,1 г/(м² · год) сухой массы, что в 4–5 раз больше этого показателя у представителей Diptera: для кровососущих комаров (Culicidae) – 1,25 г/(м² · год) сырой массы или 0,45 г/(м² · год) сухой массы [Гладышев и др.,

2011], для куликоморфных насекомых (подотряд Nematocera: Chironomidae, Ceratopogonidae, Chaoboridae) – 0,35 г/(м² · год) сухой массы [Демина, 2014].

У одних видов стрекоз амплитуда межгодовых колебаний численности оказалась очень высокой, у других, наоборот, очень низкой. Например, у *C. lunulatum* максимальная численность отличалась от минимальной в 51 раз, у *E. cyathigerum* – в 43 раза, у *L. quadrimaculata* – в 42 раза, а у *A. serrata* – в 3,6 раза, у *S. danae* – в 4,2 раза, у *C. pulchellum* и *L. sponsa* – в 5,3 раза; остальные виды имели среднюю кратность – от 6 до 21 раза. Для всего населения стрекоз максимальный поток численности отличался от минимального всего в 8 раз, в том числе для подотряда Anisoptera – в 5 раз, Zygoptera – в 9 раз. Таким образом, общий поток вещества из водных экосистем в наземные остается сравнительно стабильным, независимо от межгодовых перепадов численности отдельных видов. К тому же выплод, выраженный через биомассу, имел меньшую амплитуду межгодовых колебаний – шестикратную.

Численность стрекоз непосредственно связана с уровнем обводненности территории: в период подъема уровня воды увеличивается количество водоемов и улучшаются условия обитания в них личинок, что приводит к увеличению численности стрекоз; обратная картина наблюдается в период спада уровня воды. Поэтому для стрекоз крайне важными являются озерные природные циклы, свойственные Западной Сибири в целом. Водные экосистемы Барабинской лесостепи характеризуются нестабильным водным режимом. Наглядным индикатором проявления трансгрессивно-регрессивных фаз увлажнения территории является оз. Чаны, так называемое “пульсирующее озеро”, которое имеет несколько циклов колебания уровня воды: максимальный – примерно 100 лет, минимальный – 2–4 года и ряд промежуточных [Пульсирующее озеро..., 1982; Экология..., 1986]. Ранее установлено, что численность популяций подавляющего большинства исследованных видов стрекоз имеет сильную зависимость от водного баланса оз. Чаны [Попова, Харитонов, 2010]. Так, 14 видов из 18 исследованных имеют значимые коэффициенты

корреляции, находящиеся в диапазоне от 0,4 до 1, и только четыре вида – незначимые (диапазон 0,1–0,3). Максимальное значение коэффициента ($r = 0,9$) отмечено у *L. quadrimaculata*, численность которого становится наибольшей через 1–2 года после достижения максимального уровня воды [Попова, Харитонов, 2010], как и у большинства других видов.

Немаловажно, что в годы с наибольшей численностью наблюдается максимальная миграционная активность стрекоз. Так, для ряда видов Барабы отмечены массовые миграции (*L. quadrimaculata*, *Leucorrhinia pectoralis*, *L. rubicunda*, *Sympetrum danae*, *S. flaveolum*, *S. vulgatum* и *Aeshna mixta*), т. е. выселение из перенаселенных мест обитания большого количества особей, при этом абсолютное большинство мигрантов погибает, и только единицы переселяются в новые места [Kharitonov, Porova, 2011]. К другой разновидности миграционной активности стрекоз можно отнести массовые репродуктивные кочевки стрекоз, в том числе *Sympetrum danae* и *S. vulgatum* в Барабе [Porova, Haritonov, 2014]. Такие расселительные стратегии стрекоз оптимизируют численность популяций, особенно на территориях с нестабильной обводненностью, и увеличивают интенсивность выноса химических элементов и органического вещества из эвтрофных водоемов.

Основной вылет (72,5 %) обеспечили восемь видов, которые лидировали как по численности, так и по биомассе: черыре Anisoptera – *L. quadrimaculata*, *S. flaveolum*, *S. vulgatum*, *S. danae*; четыре Zygoptera – *C. lunulatum*, *E. cyathigerum*, *L. sponsa*, *S. paedisca*. Эти виды являются широкоареальными. На исследованной территории они встречены в самых разнообразных биотопах. По-видимому, эвритопность вида является одним из ведущих факторов его широкого распространения и высокой плотности распределения в пространстве, на что уже обращали внимание и другие авторы [Harabis, Dolny, 2010].

В некоторых работах личинки стрекоз занимают последние позиции (в большей степени по численности и в меньшей степени по биомассе из-за своих больших размеров) в ряду других амфибионтов. Такая оценка вполне объективна, когда речь идет о водотоках, на которых среди амфибионтных на-

секомых обычно доминируют Diptera, Trichoptera, Plecoptera или Ephemeroptera. Однако, когда рассматриваются полупроточные и особенно непроточные (временные) пресные водоемы, то такая оценка видится нам ошибочно заниженной по причине использования неадекватных методов применительно к стрекозам – не учитываются большие размеры личинок, их высокая подвижность и скорость реакции, а также то, что распределение личинок стрекоз в пространстве носит в равной степени как случайный, так и агрегированный характер.

В наших исследованиях вылет стрекоз оценивался на основании изучения населения имаго. Большое количество учетов имаго (16 721 за 31 год) нивелировало неравномерность распределения особей в пространстве. Провести подобное количество учетов личинок в тех же целях не представляется возможным в силу большой трудоемкости и времязатратности по сравнению с учетами взрослых насекомых. Кроме того, наши расчеты вылета стрекоз основывались не просто на среднегодовой численности (в свою очередь, усредненной по всем исследованным биотопам), которая отражает только часть всей массы стрекоз, вылетевших из водоема. Мы применили коэффициент Харитонова R_S , который учитывает сменяемость потоков вещества. Изначально он рассчитывался как отношение периода массового выплода вида за год (D_S) к продолжительности жизни имаго данного вида (L_S). Значение этого коэффициента оказалось в целом видоспецифично и варьировало от 2 до 4. Впоследствии мы обратили внимание на то, что для каждого вида и за каждый год эти расчетные значения коэффициента практически совпали с количеством пиков выплода, а также пиков лета имаго. Последние два события в жизни стрекоз тесно взаимосвязаны – обычно вслед за массовым выплодом вида в тот же или на следующий день наступает массовый лет этого вида.

Конечно, поток выплывающихся стрекоз и других насекомых несопоставимо мал по сравнению с наземной первичной продукцией. Например, среднемноголетний максимальный вылет стрекоз на причановском участке, 283,6 т/год в сухом весе, составил всего около 0,04 % от наземной растительной продук-

ции, 643900 т/год. Последняя рассчитана на основании данных по наземной продукции разнотравно-тростниковых болот, 2092 г/м² [Косых, 2009], и остепненных разнотравно-злаковых лугов, 430 г/м² [Титлянова, 2007], Барабинской лесостепи, а также на основании данных по наземной продукции широколиственных лесов и кустарников, 19 000 г/м² [Покаржевский, 1985], лесной и лесостепной зон, а также с учетом занимаемых этими растительными ассоциациями площадей на исследованном участке лесостепи. Интересно, что такая же доля – 0,04 % – получена при изучении вылета насекомых в прибрежную зону оз. Мичиган [MacKenzie, Kaster, 2004].

Если за единицу сравнения взять вторичную наземную продукцию, а именно консументов первого порядка, то поток водной продукции, поступающий в наземные экосистемы при выплоде амфибионтных насекомых, может быть в 3 раза выше потока продукции травоядных насекомых [Gray, 1989]. К сожалению, мы не располагаем данными по продукции наземных насекомых на исследованном участке Барабинской лесостепи. Можно провести формальное сравнение, безотносительно к территории, если применить такой показатель, как процентное содержание углерода от сухой массы, %: Odonata – 52–54 (наши данные), Coleoptera – 37–56, Lepidoptera – 44–57, Hymenoptera – 47–57 [Покаржевский, 1985]. То есть в среднем содержание углерода в стрекозах на 4–5 % выше, чем в наземных жуках, бабочках и перепончатокрылых.

В нашем исследовании суммарное содержание как всех металлов, так и отдельных элементов в подотряде Zygoptera (для всех металлов – 275,3 мкг/г сухого веса на один усредненный вид Zygoptera) оказалось практически таким же, как в подотряде Anisoptera (для всех металлов – 265,2 мкг/г сухого веса на один усредненный вид Anisoptera) (см. табл. 3). Хотя *a priori* предполагался перевес концентрации (как суммарной, так и для отдельных элементов) металлов в сторону Anisoptera, что связано со спецификой передвижения личинок разнокрылых стрекоз: помимо присущего всем личинкам Odonata передвижения с помощью ног по субстрату или посредством плавания, у личинок подотряда Anisoptera существует реактивное движение,

когда вода по принципу вакуумного насоса сначала всасывается через анальное отверстие в прямую кишку, а затем под напором выбрасывается наружу. При этом в организм насекомого помимо растворенного в воде кислорода могут поступать и другие элементы, в том числе ТМ. В организм личинок подотряда Zygoptera химические элементы поступают только с пищей. Кроме того, за исключением общего для всех Odonata типа питания (облигатные хищники), личинки этих подотрядов сильно различаются по внешнему виду и размерам (личинки Anisoptera имеют в среднем большие размеры, чем личинки Zygoptera), по биотопической приуроченности (личинки Anisoptera входят в состав фитофильных, придонных и бентосных сообществ, а личинки Zygoptera – только в состав фитофильных сообществ).

Межвидовые различия в суммарном содержании всех металлов оказались незначительными: минимальное и максимальное значения для ТМ составили 202,4 (*S. flaveolum*) и 344,7 (*A. serrata*) мкг/г сухого веса, для МЭ – 11 662 (*S. paedisca*) и 21 443 (*E. cyathigerum*) мкг/г сухого веса (см. табл. 3). Видовая специфика обнаружилась в предпочтительном накоплении отдельных элементов отдельными видами стрекоз или, наоборот, в их отсутствии. Маловероятно, чтобы подобные отличия зависели от состава пищи, поскольку личинки стрекоз практически “всеядные” хищники – потребляют любой живой животный корм, с которым могут физически совладать. В некоторых случаях элективное накопление металлов видами может быть связано с локальной концентрацией металлов в водоемах. Например, отмеченный максимум Pb в *L. rubicunda*, концентрация которого в большинстве случаев ниже предела аналитического обнаружения, может свидетельствовать либо о локальном загрязнении, либо об элективности в накоплении металлов данным видом, что требует дальнейшего исследования. В любом случае, выносимый некоторыми видами стрекоз Pb может представлять опасность для водоплавающих птиц, гнездящихся по берегам озер Барабинской лесостепи. Однако содержание Pb в исследованных стрекозах не превышает максимального уровня (10 мкг/г сухого веса), рекомендованного для кормов домашних животных –

грызунов, птиц, а также рыб [Mineral tolerance..., 2005]. По другим данным, концентрация Pb в пище менее 100 мкг/г сухого веса не оказывает влияния на размножение птиц [Eeva, Lehikoinen, 1996].

Содержание Cd, Ca, Cr, Co, Cu, Fe, Mg, Mn и Ni в стрекозах Барабинской лесостепи также не превышает рекомендованных значений для питания домашних птиц и грызунов [Mineral tolerance..., 2005], исключение составляет калий (незначительно, установленная норма – 10 мг/г сухого веса). При содержании Ni более 300 мг/кг сухого веса в пище отмечено снижение скорости роста цыплят. Корм, содержащий 20 мг/кг сухого веса Cd, вызывал поражение почек и анемию у птенцов кряквы [Eeva, Lehikoinen, 1996].

Исследованные представители отряда Odonata содержали в среднем больше ТМ, чем стрекозы *Coenagrion puella* (подотряд Zygoptera) национального парка в Польше [Boron, Miroslawski, 2009]: в 3 раза больше Fe и Cu, и почти в 2 – Cu и Mn. При этом концентрация Cd в имаго стрекоз Барабинской лесостепи в 20 раз ниже отмеченного фонового значения для *C. puella*. Однако на загрязненном ТМ участке промышленного района [Boron, Miroslawski, 2009] содержание большинства элементов превышает таковое в стрекозах лесостепной зоны Западной Сибири. В одном из канадских озер на северо-западе провинции Онтарио после экспериментального внесения Cd [Currie et al., 1997] также отмечается повышенное (в 3 раза) содержание данного элемента в вышедших стрекозах по сравнению со средним значением, полученным нами для стрекоз Барабинской лесостепи. Содержание металлов в исследованных видах стрекоз в основном не превышает таковое в клопах (Hemiptera) водоемов Канады и Финляндии и жуках (Coleoptera) канадских водоемов [Scheuhammer et al., 1997]. Стрекозы Западной Сибири содержат больше Fe, Zn, Ni, Pb и Cd, по сравнению с жуками сем. Dytiscidae фоновой территории Испании [Burghilea et al., 2011]. Среднее содержание Pb в представителях Odonata, собранных на территории Барабинской лесостепи, почти вдвое больше, чем в клопах сем. Gerridae (водомерки) и в жуках сем. Gyridae (вертячки) водоемов Канады [Scheuhammer et al., 1997] и

в 6 раз – чем в жуках сем. Dytiscidae (плавунцы) рисовых полей Испании [Burghilea et al., 2011], что определяется повышенной концентрацией данного элемента в теле *L. rubicunda* (см. табл. 3). Однако отмеченный максимум Pb не превышает концентрацию данного элемента в *Coenagrion puella*, обитающем на загрязненной территории Верхнесилезского промышленного района (Польша) [Boron, Miroslawski, 2009] и в клопах сем. Notonectidae водоемов и ветлендов Канады [Scheuhammer et al., 1997].

Исследования специфики накопления металлов разными видами и таксонами водных насекомых проводили в ходе экспозиции личинок в воде с добавками ТМ [Tollet et al., 2009]. Оказалось, что личинки стрекоз *Pachydiplax longipennis* и *Erythemis simplicicollis* (Anisoptera: Libellulidae) обладают большей толерантностью к действию ТМ по сравнению с другими водными беспозвоночными и способны накапливать очень большие концентрации Pb, Cd и Cu (>1000 мкг/г сухого веса); при этом личинки более чувствительны к накоплению Cu, чем Pb и Cd, что авторы объясняют способностью водных насекомых быстро аккумулировать медь [Tollet et al., 2009]. Эта особенность, возможно, определяется более быстрым взаимодействием меди с металл-связывающими белками. Экспериментально показано [Poteat, Buchwalter, 2014; Poteat et al., 2015], что скорость и эффективность накопления растворенных ТМ личинками ручейников, поденок и веснянок определяются размерами и массой тела, а также филогенией (на уровне отрядов). При этом отмечена большая вариабельность накопления ТМ между видами одного семейства и даже рода. Предполагается, что подобные отличия также связаны с разными источниками питания. Например, поденки, относящиеся к одному роду, могут различаться по типу питания [Poteat et al., 2015].

Количество (мкг/(м² · год)) выносимых ТМ стрекозами Барабинской степи на 1 м² суши или с 1 м² акватории убывает в ряду Fe > Zn > Cu > Mn > Pb > Ni > Cr > Cd, макроэлементов – K > Na > Mg > Ca (см. табл. 4, 5). В таком же ряду убывает и среднее содержание металлов в стрекозах (см. выше). Однако связь между содержанием металла и его выносом не всегда имеет прямую зависимость

(прослеживается аналогия с численностью и биомассой стрекоз, когда численность вида может быть низкой, а выносимая им биомасса – высокой, см. табл. 1, 2). Например, среди исследованных девяти видов самая высокая концентрация Fe обнаружена в *S. paedisca* (172,4 мкг/г сухого веса), а самая низкая – в *S. flaveolum* (74,3), который тем не менее вносит бóльший вклад (4,8 мкг/(м² · год) в сухом весе) в вынос Fe, чем *S. paedisca* (3,3); самый значительный вклад по выносу железа у вида *L. quadrimaculata* (13,1), который занимает промежуточное положение среди других видов по содержанию Fe (137,8 мкг/г). Прослеживается положительная корреляция между выносимой биомассой и выносом металлов – с бóльшей биомассой стрекоз (которая характерна в основном для разнокрылых) выносятся бóльшее количество содержащихся в них металлов. И, соответственно, сохраняется описанная выше пропорция по вкладу двух подотрядов в экспорт водной продукции: представители подотряда Anisoptera выносят в 2 раза больше совокупного вещества, в том числе в 3 раза больше металлов, чем представители подотряда Zygoptera.

В ходе экспериментального внесения хлорида кадмия в озерную экосистему проведена оценка выноса Cd водными насекомыми из донных отложений [Currie et al., 1997]. В цитируемой работе использованы литературные данные по продуктивности исследованных групп насекомых. Показано, что потенциальный экспорт Cd имаго стрекоз может составлять от 0,0019 до 4,4 мкг/(м² · год) при их минимальной и максимальной продуктивности соответственно. Для имаго Diptera величина выноса Cd составила 3,3 мкг/(м² · год), для Ephemeroptera – от 0,3 до 2,9 мкг/(м² · год). Таким образом, величина выноса Cd с 1 м² акватории стрекозами Барабинской лесостепи в 21 раз ниже максимального экспорта данного металла стрекозами из канадского озера [Currie et al., 1997].

В соответствии с пятибалльной шкалой экологических индексов по содержанию химических элементов в различных звеньях пищевой цепи (1 балл – относительное благополучие, 2 – риск, 3 – кризис, 4 – бедствие, 5 баллов – катастрофа) Барабинская

лесостепь относится к зоне экологического риска; почвы Барабы имеют средний уровень содержания макро- и микроэлементов [Ильин, Сысо, 2001]. В трех основных типах барабинских почв – черноземах, лугово-черноземных и солонцах – среднее содержание тяжелых металлов следующее: Cu – 24,1 мг/кг, Zn – 70,6, Mn – 775, Ni – 39,3, Pb – 19,7, Cr – 95,1, Cd – 0,17, всего – 1023,97 мг/кг; эти значения незначительно превышают государственные почвенные стандарты [Ильин, Сысо, 2001]. Через выплод стрекоз в Барабинские ландшафты в среднем за год поступает 86,5 мкг/м² этих металлов. Мы имеем дело с разными размерностями (в одном случае – мг/кг почвы, в другом – мкг/м²), однако можно сделать примерную оценку по вкладу стрекоз (с учетом путей утилизации стрекоз по цепям питания) в общее содержание этих металлов в исследованной местности. В количественном отношении этот вклад невелик – всего 0,01 %, и, возможно, не так важен для биогеоценоза в целом, но существенен для токсикологической оценки питания консументов более высоких порядков, в рацион которых входят стрекозы. Например, как отмечено ранее [Tollet et al., 2009], а также по нашим данным, стрекозы как водные насекомые способны накапливать большие концентрации Pb, Cd и Cu.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Представленное исследование по экспорту биомассы и металлов стрекозами из водных экосистем в наземные, проведенное не просто в прибрежной зоне водоема, а на большой площади (272 км²), включающей и акваторию, и сушу, является практически беспрецедентным в мировой научной литературе.

На протяжении всего периода исследования, 1980–2010 гг., общая среднегодовая численность населения стрекоз Барабинской лесостепи Западной Сибири изменялась в широких пределах – от 3,0 до 23,2 ос./м², при среднем значении, равном 8,3 ос./м².

Независимо от значительных межгодовых перепадов численности отдельных видов (например, 51-кратная межгодовая вариабельность у *Coenagrion lunulatum*), общий поток вещества из водных экосистем в наземные

остаётся сравнительно стабильным (шести-кратная межгодовая вариабельность).

Максимальный суммарный вылет стрекоз (283,6 т/год в сухом весе) составил всего около 0,04 % от наземной первичной (растительной) продукции, однако он сопоставим с потоком наземной вторичной продукции, а именно продукции консументов первого порядка (травоядных насекомых). Вынос стрекозами биомассы с одонатогенной акватории составил 2,3–13,3 г/(м² · год) (при среднем значении 5,9 ± 0,4) в сыром весе и 0,7–4,1 (1,8 ± 0,1) в сухом, что в 4–5 раз больше этого показателя у представителей Diptera.

Содержание металлов (мкг/г) в стрекозах Барабинской лесостепи, а также их экспорт (мкг/(м² · год)) из водоемов на сушу убывает в ряду K > Na > Mg > Ca > Fe > Zn > Cu > Mn > Pb > Ni > Cr > Cd.

Содержание металлов в стрекозах Барабинской лесостепи не превышает максимального уровня, рекомендованного для кормов домашних животных – грызунов, птиц, а также рыб.

Обнаружена элективность в накоплении элементов разными видами стрекоз (даже относящихся к одному роду), что, скорее всего, обусловлено генетическими факторами (видовой принадлежностью), а не составом пищи.

Практически отсутствуют различия в накоплении металлов на уровне подотрядов, за исключением Pb, который присутствовал только в стрекозах подотряда Anisoptera. Однако, обладая большой биомассой, представители подотряда Anisoptera выносят в 2 раза больше совокупного вещества, в том числе в 3 раза больше металлов, чем представители Zygoptera.

Полученные высокие значения вылета стрекоз из водоемов Барабинской лесостепи, их высокая миграционная активность, экологическая пластичность и способность осваивать самые разнообразные типы водоемов (а особенно многочисленные временные) говорят о значительном вкладе Odonata в поток водной продукции, включая металлы, на сушу, а также в экспорт этой продукции на значительные расстояния от мест выплода.

Исследования поддержаны программой ФНИ государственных академий наук на 2013–2020 гг., проекты № VI.51.1.9 и № 51.1.1.

- Алимов А.Ф. Элементы теории функционирования водных экосистем. СПб.: Наука, 2000. 148 с.
- ГОСТ 30503-97. Корма, комбикорма, комбикормовое сырье. Пламенно-фотометрический метод определения содержания натрия. Межгосударственный стандарт. Официальное издание. Межгосударственный совет по стандартизации, метрологии и сертификации. Минск, 1997. 8 с.
- ГОСТ 30504-97. Корма, комбикорма, комбикормовое сырье. Пламенно-фотометрический метод определения содержания калия. Межгосударственный стандарт. Официальное издание. Межгосударственный совет по стандартизации, метрологии и сертификации. Минск, 1998. 11 с.
- ГОСТ 26570-95. Корма, комбикорма, комбикормовое сырье. Методы определения содержания кальция. Межгосударственный стандарт. Официальное издание. Межгосударственный совет по стандартизации, метрологии и сертификации. Минск, 1995. 16 с.
- ГОСТ 30502-97. Корма, комбикорма, комбикормовое сырье. Атомно-абсорбционный метод определения содержания магния. Межгосударственный стандарт. Официальное издание. Межгосударственный совет по стандартизации, метрологии и сертификации. Минск, 1998. 8 с.
- ГОСТ 30692-2000. Корма, комбикорма, комбикормовое сырье. Атомно-абсорбционный метод определения содержания меди, свинца, цинка и кадмия. Межгосударственный стандарт. Официальное издание. Межгосударственный совет по стандартизации, метрологии и сертификации. Минск, 2000. 8 с.
- Гаврилов Л. А., Гаврилова Н. С. Биология продолжительности жизни. Количественные аспекты. М.: Наука, 1991. 280 с.
- Гладышев М. И., Харитонов А. Ю., Попова О. Н., Суцшик Н. Н., Махутова О. Н., Калачёва Г. С. Количественное определение роли стрекоз в переносе незаменимых полиненасыщенных жирных кислот из водных экосистем в наземные // Докл. АН. 2011. Т. 438, № 5. С. 708–710.
- Демина И. В. Роль куликоморфных насекомых (Diptera, Nematocera) в формировании потоков вещества и энергии через границу “вода – воздух” пойменных озер р. Волга (Саратовская область): автореф. дис. ... канд. биол. наук. Саратов, 2014. 220 с.
- Ильин В. Б., Сысо А. И. Микроэлементы и тяжелые металлы в почвах и растениях Новосибирской области. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2001. 229 с.
- Кожанчиков И. В. Методы исследования экологии насекомых. М.: Высш. шк., 1961. 286 с.
- Косых Н. П. Биологическая продуктивность болот лесостепной зоны // Вестн. Том. гос. пед. ун-та. 2009. Т. 81, № 3. С. 87–90.
- Лежачев Э. Информационный статус экосистемы // Экологический прогноз. М., 1986. С. 157–163.
- Палий В. Ф. Методика изучения фауны и фенологии насекомых. Воронеж: Центрально-черноземное кн. изд-во, 1970. 192 с.
- Песенко Ю. А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука, 1982. 288 с.
- Покаржевский А. Д. Геохимическая экология наземных животных. М.: Наука, 1985. 300 с.

- Попова О. Н. Население личинок стрекоз (Odonata) временного водоема // Евразият. энтомол. журн. 2010. Т. 9, вып. 2. С. 239–248.
- Попова О. Н., Харитонов А. Ю. Динамика численности и миграции стрекозы *Libellula quadrimaculata* L., 1758 (Odonata, Libellulidae) // Там же. 2010. Т. 9, вып. 2. С. 231–238.
- Попова О. Н., Харитонов А. Ю. Оценка выноса вещества стрекозами из водоемов на сушу в лесостепи Западной Сибири // Сиб. экол. журн. 2012. Т. 19, № 1. С. 49–56 [Popova O. N., Haritonov A. Yu. Estimation of the carry-over of substances by dragonflies from water bodies to land in the forest-steppe of West Siberia // Contemporary Problems of Ecol. 2012. Vol. 5, N 1. P. 34–39].
- Попова О. Н., Харитонов А. Ю. Обнаружение топических группировок в одной из популяций стрекозы *Coenagrion armatum* (Charpentier, 1840) // Там же. 2014. Т. 21, № 2. С. 215–223 [Popova O. N., Haritonov A. Yu. Disclosure of Biotopical Groups in the Population of the Dragonfly *Coenagrion armatum* (Charpentier, 1840) // Ibid. 2014. Vol. 7. N 2. P. 175–181].
- Природные условия и естественные ресурсы СССР: Западная Сибирь / под ред. Г. Д. Рихтера М.: Изд-во АН СССР, 1963. 483 с.
- Пульсирующее озеро Чаны. Л.: Наука, 1982. 304 с.
- Титлянова А. А. Чистая первичная продукция травяных и болотных экосистем // Сиб. экол. журн. 2007. Т. 14, № 5. С. 763–770.
- Экология озера Чаны. Новосибирск: Наука, 1986. 270 с.
- Ballinger A., Lake P. S. Energy and nutrient fluxes from rivers and streams into terrestrial food webs // Marine Freshwater Res. 2006. N 57. P. 15–28.
- Baxter C. V., Fausch K. D., Saunders W. C. Tangled webs: reciprocal flows of invertebrate prey link streams and riparian zones // Freshwater Biol. 2005. N 50. P. 201–220.
- Bennett S., Mill P. J. Pre- and postmaturation survival in adults of the damselfly *Pyrrosoma nymphula* (Zygoptera: Coenagrionidae) // JZS. 1995. N 235. P. 559–575.
- Bried J. T., Ervin G. N. Note to abundance patterns of dragonflies along a wetland buffer // Wetlands. 2006. Vol. 26, N 3. P. 878–883.
- Boron M., Mirosławski J. Using insects (damselflies: azajre damselfly, *Coenagrion puella*) as biomarkers of environmental pollution // Fresenius Environ. Bull. 2009. Vol. 18, N 7a. P. 1219–1225.
- Burghel C. I., Zaharescu D. G., Hoodac P. S., Palanca-Soler A. Predatory aquatic beetles, suitable trace elements bioindicators // J. Environ. Monit. 2011. Vol. 13. P. 1308–1315.
- Clark T. E., Samways M. J. Dragonflies (Odonata) as indicators of biotope quality in the Kruger National Park, South Africa // J. Appl. Ecol. 1996. N 33. P. 1001–1012.
- Conrad K. F., Willson K. H., Harvey I. F., Thomas C. J., Sherratt T. N. Dispersal characteristics of seven odonate species in an agricultural landscape // Ecography. 1999. Vol. 22. P. 524–531.
- Corbet P. S. An adult population study of *Pyrrosoma nymphula* (Sulzer): (Odonata: Coenagrionidae) // J. Animal Ecol. 1952. Vol. 21. P. 206–222.
- Corbet P. S. Dragonflies: Behavior and Ecology of Odonata. Colchester: Harley Books? 1999. 829 p.
- Corbi J. J., Froehlich C. G. Bioaccumulation of metals in aquatic insects of streams located in areas with sugar cane cultivation // Quim. Nova. 2010. Vol. 33, N 3. P. 644–648.
- Corbi J. J., Froehlich C. G., Trivinho-Strixino S., dos Santos A. Evaluating the use of predatory insects as bioindicators of metals contamination due to sugar-cane cultivation in neotropical streams // Environ. Monit. Assess. 2011. Vol. 177. P. 545–554.
- Currie R. S., Fairchild W. L., Muir D. C. G. Remobilization and export of cadmium from lake sediments by emerging insects // Environ. Toxicol. Chem. 1997. Vol. 16, N 11. P. 2333–2338.
- Eeva T., Lehikoinen E. Growth and mortality of nestling great tits (*Parus major*) and pied flycatchers (*Ficedula hypoleuca*) in a heavy metal pollution gradient // Oecologia. 1996. Vol. 108. P. 631–639.
- Freitag H. Composition and longitudinal patterns of aquatic insect emergence in small rivers of Palawan Island, the Philippines // Int. Rev. Hydrobiol. 2004. N 89. P. 375–391.
- Gladyshev M. I., Sushchik N. N., Anishchenko O. V., Makhutova O. N., Kalachova G. S., Gribovskaya I. V. Benefit-risk ratio of food fish intake as the source of essential fatty acids vs. heavy metals: A case study of Siberian grayling from the Yenisei River // Food Chem. 2009. Vol. 115. P. 545–550.
- Gratton C., Vander Zanden M. J. Flux of aquatic insect productivity to land: comparison of lentic and lotic ecosystems // Ecology. 2009. N 90. P. 2689–2699.
- Gray L. J. Emergence production and export of aquatic insects from a tallgrass prairie stream // Southwestern Naturalist. 1989. N 34. P. 313–318.
- Harabis F., Dolny A. Ecological factors determining the density-distribution of Central European dragonflies (Odonata) // Eur. Journ. Entomol. 2010. N 107. P. 571–577.
- Haritonov A., Popova O. Spatial displacements of Odonata in south-west Siberia // Int. Journ. Odonatol. 2011. Vol. 14, N 1. P. 1–10.
- Kharitonov A. Yu., Popova O. N. Migrations of dragonflies (Odonata) in the south of the West Siberian plain // Entomol. Rev. 2011. Vol. 91, N 4. P. 411–419.
- Lavilla I., Rodríguez-Linares G., Garridob J., Bendicho C. A biogeochemical approach to understanding the accumulation patterns of trace elements in three species of dragonfly larvae: evaluation as biomonitors // J. Environ. Monit. 2010. Vol. 12. P. 724–730.
- Leeper D. A., Taylor B. E. Insect emergence from a South Carolina (USA) temporary wetland pond, with emphasis on the Chironomidae (Diptera) // J. North Amer. Benthol. Soc. 1998. N 17. P. 54–72.
- MacKenzie R. A., Kaster J. L. Temporal and spatial patterns of insect emergence from a Lake Michigan coastal wetland // Wetlands. 2004. N 24. P. 688–700.
- Mineral tolerance of animals. Second edition. 2005. Washington, DC: The National Academic press.
- Pajunen V. I. Studies on the population ecology of *Leucorrhinia dubia* V. d. Lind. (Odonata, Libellulidae) // Ann. Zool. Soc. 1962. Vol. 24, N 4. P. 1–79.
- Parr M. J. Comparative studies of Coenagriid (Odonata) population ecology // Proceedings of XIII of the Int. Entomol. congress (Moscow, August, 1968). St. Petersburg, 1972. Vol. 1. P. 540–541.

- Popova O. N. The dragonflies of forest-steppe in West Siberia: fauna, ecology, biology // Odonata: Biology of dragonflies / ed. B. K. Tyagi. Madurai: Scientific Publishers (India), 2007. P. 89–104.
- Popova O. N., Haritonov A. Yu. Mass reproductive wandering of dragonflies of the genus *Sympetrum* (Odonata, Libellulidae) // Entomol. Rev. 2014. Vol. 94, N 1. P. 21–28.
- Poteat M. D., Buchwalter D. B. Phylogeny and size differentially influence dissolved Cd and Zn bioaccumulation parameters among closely related aquatic insects // Environ. Sci. Technol. 2014. Vol. 48. P. 5274–5281.
- Poteat M. D., Jacobus L. M., Buchwalter D. B. The importance of retaining a phylogenetic perspective in traits-based community analyses // Freshwater Biol. 2015. Vol. 60. P. 1330–1339.
- Scheuhammer A. M., McNicol D. K., Mallory M. L., Kerekes J. J. Relationships between lake chemistry and calcium and trace metal concentrations of aquatic invertebrates eaten by breeding insectivorous waterfowl // Environ. Poll. 1997. Vol. 96, N 2. P. 235–241.
- Tollett V. D., Benvenuti E. L., Deer L. A., Rice T. M. Differential toxicity to Cd, Pb, and Cu in dragonfly larvae (Insecta: Odonata) // Arch. Environ. Contam. Toxicol. 2009. Vol. 56. P. 77–84.
- Ubukata H. Survivorship curve and annual fluctuation in the size of emerging population of *Cordulia aenea amurensis* Selys (Odonata: Corduliidae) // Jap. Journ. Ecol. 1981. N 31. P. 335–346.
- Zhou H. Y., Cheung R. Y. H., Chan K. M., Wong M. H. Metal concentrations in sediments and tilapia collected from inland waters of Hong Kong // Water Res. 1998. Vol. 32. P. 3331–3340.

Export of Biomass and Metals from Aquatic to Terrestrial Ecosystems Via the Emergence of Odonates (Odonata)

O. N. POPOVA¹, A. Yu. HARITONOV¹, O. V. ANISHCHENKO², M. I. GLADYSHEV^{2,3}

¹ Institute of Systematics and Ecology of Animals, SB RAS
630091, Novosibirsk, Frunze str., 11
E-mail: popova-2012@yandex.ru

² Institute of Biophysics, SB RAS
660036, Krasnoyarsk, Akademgorodok, 50/50
E-mail: hydrakr@rambler.ru

³ Siberian Federal University
660041, Krasnoyarsk, Svobodny ave., 79
E-mail: glad@ibp.ru

Due to long-term monitoring of the abundance and spatial distribution of 18 widespread species of Odonata, we estimated their contribution to the export of aquatic resources to the Barabinsk forest-steppe ecosystem. Annual emergence of Odonata varied from 0.8 to 4.9 g/m² of the land area and from 2.3 to 13.3 g/m² of the water area, which is 4–5 times more as compared to that of Diptera. The general flux of organic matter from water to terrestrial ecosystems remains relatively stable (6-fold interannual variability) irrespective of large interannual variations in the abundance of separate species (e. g., 42-fold interannual variability of *Libellula quadrimaculata*). The metal content in 9 Odonata species was defined. The export of metals provided by odonates decreases in the row K > Na > Mg > Ca > Fe > Zn > Cu > Mn > Pb > Ni > > Cr > Cd. Thus, odonates appeared to be quantitatively and qualitatively important providers of aquatic resources to the forest-steppe landscape of Western Siberia.

Key words: Odonata, long-term ecological monitoring, emergence, abundance, biomass, metals, Barabinsk forest-steppe, Western Siberia.