

Обнаружение топических группировок в одной из популяций стрекозы *Coenagrion armatum* (Charpentier, 1840)

О. Н. ПОПОВА, А. Ю. ХАРИТОНОВ

Институт систематики и экологии животных СО РАН
630091, Новосибирск, ул. Фрунзе, 11
E-mail: popova.olga.nik@gmail.com

Статья поступила 31.01.2013

АННОТАЦИЯ

Описано пространственно-временное распределение стрекозы *Coenagrion armatum* (Charpentier, 1840) на оз. Фадиха с бордюрным типом зарастания в Барабинской лесостепи. Показано, что локальная популяция этого вида разделена на две топические группировки: особи одной развиваются на акватории и после метаморфоза не мигрируют на берег, другой – развиваются в тростниках и после метаморфоза мигрируют на берег для дополнительного питания.

Ключевые слова: стрекоза, *Coenagrion armatum*, плотность, гемипопуляция имаго (личинок), озерный плес, тростниковый бордюр, внутривидовые топические группировки.

У стрекоз как амфибионтных насекомых выплывшие из водных личинок молодые имаго улетают с водоемов на сушу, где они кормятся, ночуют, находят укрытия от непогоды, а по достижении половой зрелости через несколько дней возвращаются к водоемам для размножения. Иногда эта простая схема осложняется миграцией имаго между водоемами и даже длительной задержкой предрепродуктивного развития [Corbet, 1999; Харитонов, Попова, 2011].

Исследуя популяции стрекоз на оз. Фадиха в Барабинской лесостепи на юге Западной Сибири, мы столкнулись еще с одним неизвестным ранее вариантом пространственного распределения имаго после выхода из личинок. У вида *Coenagrion armatum* (Charpentier, 1840) в локальной популяции на одном из озер с мощным тростниковым бордю-

ром обнаружили две топические внутривидовые группировки. Личинки одной из них развиваются в прибрежных зарослях тростника, и имаго после выплыва по обычной схеме улетают на берег, личинки другой обитают среди погруженной растительности на открытом плесе, отгороженном от берега тростниковым бордюром, и имаго после окрыления не покидают плес, а проходят дополнительное питание и размножение здесь же, на месте выплыва. Предположение о возможности такой несвойственной стрекозам филопатрии, выраженной в привязанности к одному плесу, возникло на основе визуальных наблюдений за поведением имаго, а также серии небольших учетов имаго и личинок [Попова, 2006; Харитонов, Попова, 2011]. Цель данного исследования – получить убедительные количественные до-

казательства существования таких группировок, для чего в мае – июле 2012 г. изучены сроки выплода, сезонная динамика численности, пространственное распределение и перемещение имаго *Coenagrion armatum* на оз. Фадиха.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Объект исследования. Стрекоза *Coenagrion armatum* широко распространена в лесной и лесостепной зонах Евразии, но наиболее многочисленна на юге Западной Сибири, в частности, в районе исследования [Попова, Харитонов, 2012]. Этот вид по комплексу морфологических признаков хорошо узнаваем в роде *Coenagrion* и легко идентифицируется даже на расстоянии в 1–2 м, что облегчает работу с ним в поле. Цикл развития унивольтинный. Имаго выходят из личинок весной раньше всех других видов стрекоз: в районе исследования обычно во второй декаде мая. Максимальной численности имаго достигают в конце мая – первых числах июня, последние особи регистрируются до конца первой декады июля. Яйца откладываются в конце весны и начале лета, а к концу осени большинство личинок завершают развитие и уходят на зимовку в финальном возрасте.

Место исследования. Исследование проводилось в мае – июле 2012 г. в центральной части Барабинской лесостепи на территории Новосибирской обл. (юг Западной Сибири). Данные о биотопических особенностях популяции *C. armatum* получили в северной части оз. Фадиха (54°36' с. ш., 78°12' в. д.), расположенном в 5 км восточнее оз. Малые Чаны в межгрядном понижении среди лесостепного ландшафта. Озеро проточное, мелководное, площадью 5 км² с бордюрным типом зарастания тростником (*Phragmites australis*) по периметру озера. В небольших прогалах мощных тростниковых зарослей произрастают пузырчатка (*Utricularia vulgaris*), ряска (*Lemna trisulca*) и немного роголистника (*Ceratophyllum demersum*). В исследуемой части озера такой тростниковый бордюр (условная литораль) тянется от уреза воды в глубь озера примерно на 80 м (средняя глубина 0,4 м); далее следует плес (условная сублитораль) длиной 1 км и средней шириной 120 м (сред-

няя глубина 0,7 м); за плесом начинается открытая вода (средняя глубина около 1,5 м), свободная от всех типов водных макрофитов (профундаль). Плес – это чередование открытых участков воды с куртинами сильно разреженного тростника, так называемые ределя. Плес отделен от профундали полосой плотных высокорослых тростниковых зарослей. Примерно 1/8 часть плеса занимают ределя, а вся его акватория зарастает обильной погруженной растительностью, среди которой доминируют пузырчатка и роголистник. Сведения о качественном и количественном составе гидробионтов на плесе и в прибрежных тростниках опубликованы ранее [Попова, Смирнова, 2010].

Примыкающий к исследуемому сектору оз. Фадиха сухопутный ландшафт представляет собой открытую гриву шириной около 500 м, протянувшуюся между озером и устьевой частью р. Каргат. Вершина и склоны гривы заняты разнотравно-злаковым остепненным лугом, а ее прибрежная часть, примыкающая к озеру, покрыта вейниковым и солодково-вейниковым лугами, которые ниже по тексту мы будем принимать за единый прибрежный луг – сухопутный, наземный или береговой биотоп. Известно, что многие виды стрекоз, не относящиеся к числу склонных к дальним миграциям, в основной своей массе концентрируются после выплода в прибрежных биотопах, не далее 250 м от водоема [Bried, Ervin, 2006], поэтому учеты на суше проводились в пределах этого расстояния от воды

Описание методов и расчетов. Количественные данные о гемипопуляции личинок (т.е. о личиночной части популяции вида) получали двумя методами: 1) регулярным “кошением” по погруженной растительности гидробиологическим сачком с длиной проводки 1 м; 2) водным биоценометром – металлической трубой квадратного сечения (25 × 25 см), захватывающей 1/16 м² обследуемого водоема [Николаева, Ольшванг, 1978].

Изучены следующие аутоэкологические параметры *C. armatum*: сроки выплода имаго, сезонная динамика численности, пространственное распределение и перемещения имаго. Выплод оценивался при помощи плавающих ловушек, сезонная динамика числен-

ности имаго – учетом стрекоз на ленточных трансектах, пространственное распределение и перемещения имаго – мечением стрекоз (метод “отлов – мечение – повторный отлов”). Если для изучения плесовой группировки возможно реализовать все эти методы непосредственно на самом плесе и, соответственно, отследить все заданные параметры, то для изучения тростниковой группировки непосредственно в самих тростниках возможно применить только метод плавающих ловушек, так как ни учет на трансектах, ни мечение в непроходимых тростниках невозможны. Исходя из предположения, что все стрекозы из тростникового бордюра после выноса мигрируют на берег, составляя единую тростниково-береговую группировку, то оценка их перемещений и динамики численности может быть сделана на прибрежном лугу. Поэтому, помимо двух основных водных биотопов (плеса и тростников), был взят третий – наземный (прибрежный луг). Каждый из трех упомянутых методов, с одной стороны, нацелен на изучение какого-то конкретного явления в жизни популяции, а с другой стороны, позволяет рассчитать абсолютную численность, т. е. “одномоментное число особей вида или их группы в пределах определенного пространства” [Реймерс, 1990]. Абсолютная численность может быть переведена в плотность популяции. Мечение с повторным отловом является одним из наиболее надежных методов оценки абсолютной численности популяции [Коли, 1979; Vegon, 1979]. Чтобы иметь возможность сравнивать размеры исследуемых топических группировок, необходимо вычислить суммарные за сезон значения численности и плотности *S. armatum*, что напрямую достигается методом плавающих ловушек и опосредованно – мечением и учетом на трансектах. Последние два метода приемлемы только в том случае, если продолжительность массового лета вида небольшая (не более недели, как у *S. armatum*), тогда приходящаяся на это время (максимальная) численность соответствует суммарной численности вида за сезон. Такой подход больше приемлем для исследования плеса, чем тростников, поскольку на плесе выплод более синхронизирован, а в тростниках он растянут. Каждый из использованных методов имеет свои преимущества и не-

достатки, и не может рассматриваться в качестве приоритетного для расчетов численности. В совокупности все три метода взаимно дополняют друг друга и повышают точность конечного результата, поэтому там, где это возможно (на плесе), по-видимому, точнее отражает ситуацию средняя арифметическая результатов всех трех методов.

Площадь плеса (акватории) составила $120 \times 1000 \text{ м} = 120\,000 \text{ м}^2$ (в том числе площадь ределей – 15000 м^2), тростникового бордюра – $80 \times 1000 \text{ м} = 80\,000 \text{ м}^2$, прибрежного луга – $250 \times 1000 \text{ м} = 250\,000 \text{ м}^2$.

Учет имаго стрекоз на ленточных трансектах – водном и сухопутном. Ленточный трансект – это полоса визуального учета с заданными длиной и шириной. Всего на плесе и на берегу с 16 мая по 7 июля проведено по 31 учету, суммарная длина которых на плесе составила 12,4 км, на берегу – 6,2 км. Для каждого учета рассчитывалась плотность гемипопуляции имаго (т. е. имагинальной части популяции вида), для чего количество встреченных особей делилось на площадь трансекта; график сезонной динамики численности вида на плесе и в тростниках строился по показателю плотности (рис. 1).

Учет на водном трансекте длиной 400 и шириной 2 м (т. е. на площади 800 м^2) проводился на лодке и делился на две половины для лучшего охвата биотопа: первая из них (200 м) пролегла по краю плеса вблизи тростникового бордюра, вторая (200 м) – в обратном направлении – в центральной части плеса. Из 31 проведенного на трансекте учета максимальная численность в 384 особи/учет отмечена 28 мая (см. рис. 1). Площадь трансекта составила 1/150 всей акватории плеса, соответственно, максимальная в сезоне численность *S. armatum* на всем плесе равна $384 \text{ особи} \times 150 = 57\,600 \text{ особей}$, а максимальная в сезоне плотность гемипопуляции имаго на плесе равна $384 \text{ особи} / 800 \text{ м}^2 = 0,48 \text{ особей} / \text{м}^2$.

Сухопутный трансект был вдвое короче и уже ($200 \times 1 \text{ м} = 200 \text{ м}^2$), поскольку учитывать мелких стрекоз в травостое сложнее, чем на воде. Из тех же соображений он также делился на две половины: первая (100 м) проходила вдоль берега озера по солодково-вейниковому лугу, вторая (100 м) – в обрат-

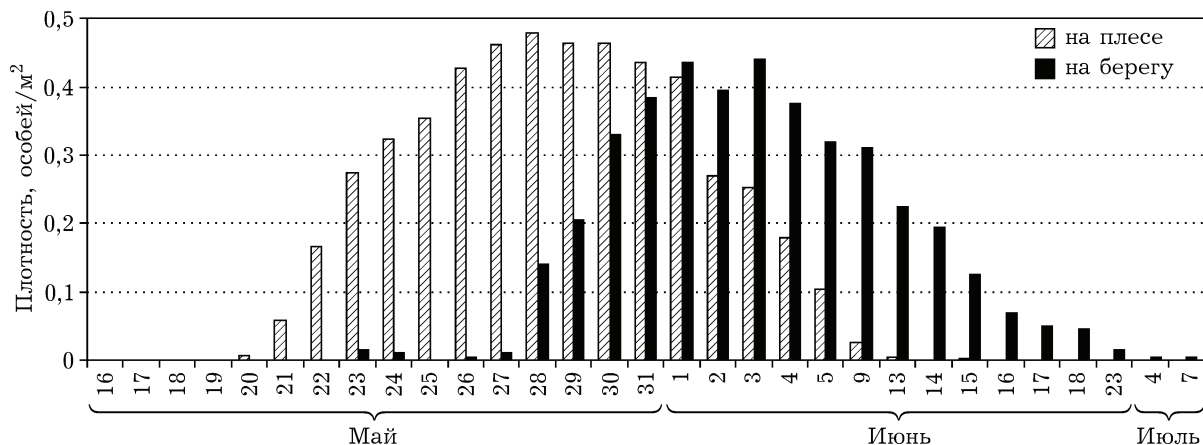


Рис. 1. Динамика плотности гемипопуляции имаго *Coenagrion armatum* на плесе и на берегу оз. Фади-ха в 2012 г.

ном направлении – в 40 м от берега по разнотравно-злаковому остепненному лугу. Из 31 проведенного на трансекте учета максимальная численность в 88 особей отмечена 3 июня (см. рис. 1). Площадь трансекта составила 1/1250 часть всей площади исследованного сухопутного биотопа, соответственно максимальная в сезоне численность *C. armatum* на прибрежном лугу равна $88 \times 1250 = 110\,000$ особей, а максимальная в сезоне плотность гемипопуляции имаго – $88 \text{ особей} / 200 \text{ м}^2 = 0,44 \text{ особи/м}^2$.

Учет имаго стрекоз методом “отлов – мечение – повторный отлов”. Мечение позволило отследить, летают ли стрекозы плесовой группировки на берег, а тростниковой – на плес, или они соблюдают стациальную верность своим биотопам. Мечение проводилось в двух биотопах – на плесе и на лугу, в каждом из биотопов в дни максимальной численности имаго в них. Метки наносились ярко-красной водостойкой губной помадой и были хорошо заметны на протяжении всего периода наблюдений. Расчет численности производился по формуле $N = M(n + 1)/m + 1$, где M – количество особей, которые были отловлены, помечены и затем обратно выпущены, n – количество повторно отловленных особей и m – количество особей ранее меченых среди повторно отловленных.

На плесе стрекоз метили с 24 по 27 мая на участке акватории длиной 200 и шириной 60 м (12 000 м²). Стрекозы для мечения отлавливались над водой с легкой маневренной двухместной лодки, управляемой шестом.

Метили базальную часть крыльев – между основанием крыла и узелком в области крылового четырехугольника. Всего поместили 350 особей (182 ♂♂, 168 ♀♀) имаго. 28 мая, на пике численности *C. armatum*, на плесе провели повторный отлов: 330 особей, среди которых 21 с метками. Расчет по приведенной выше формуле показал, что на участке плеса площадью 12 000 м², где проводилось мечение, численность стрекоз $N = 350(330 + 1)/21 + 1 = 5266$ особей. Этот результат можно считать достоверным, поскольку его отношение к расчетной ошибке ($SE_N = 1061$) равно 5,0, что отвечает условиям метода [Коли, 1979]. Участок плеса, на котором проводилось мечение, составляет 1/10 от всей его акватории, следовательно, максимальная в сезоне численность *C. armatum* на всем плесе равна $5266 \text{ особей} \times 10 = 52\,660$ особей, а максимальная в сезоне плотность гемипопуляции имаго на плесе равна $5266 \text{ особей} / 12\,000 \text{ м}^2 = 0,44 \text{ особи/м}^2$.

На прибрежном лугу стрекоз метили 30 и 31 мая на участке длиной 200 и шириной 100 м (20 000 м²). Метили дистальную часть крыльев немного проксимальнее птеростигмы. Всего поместили 500 особей (237 ♂♂, 263 ♀♀) имаго. 1 июня, на пике численности *C. armatum*, на этом участке провели повторный отлов: 400 особей, среди которых 23 с метками. Расчет показал, что на участке луга площадью 20 000 м², где проводилось мечение, численность стрекоз $N = 500 \times (400 + 1)/23 + 1 = 8354$ особи. Этот результат также можно считать достоверным, по-

сколькo его отношение к расчетной ошибке ($SE_N = 1620$) равно 5,2. Участок берега, на котором проводилось мечение, составляет 1/12,5 от исследуемой прибрежной территории, следовательно, максимальная в сезоне численность *C. armatum* на этой территории равна $8354 \text{ особи} \times 12,5 = 104\,425$ особей, а максимальная в сезоне плотность гемипуляции имаго – $104\,425 \text{ особей} / 250\,000 \text{ м}^2 = 0,42 \text{ особи/м}^2$.

Учет имаго стрекоз плавающими ловушками. Этот метод позволяет непосредственно рассчитать общесезонные значения численности и плотности *C. armatum*. Для этого на плесовых ределях и в глубине тростникового бордюра установили шесть ловушек оригинальной конструкции: трапециевидная палатка высотой 2,5 м из мелкоячеистой сетки, закрепленная на деревянной раме 2×2 м и зафиксированная на поверхности воды с помощью кольев. Каждая такая ловушка изолировала участок водоема вместе с тростником, служащим субстратом для метаморфоза личинок, площадью 4 м^2 . В самой высокой части сетчатой конструкции делалось отверстие диаметром 10 см, в которое вшивалось широкое пластиковое кольцо. На кольце с помощью резинки крепился диск из тонкого прозрачного полиэтилена, смазанного энтомологическим клеем ВЛН-11. Выплывшие внутри ловушки амфибионтные насекомые, включая стрекоз, в силу положительного фототаксиса и трапециевидной конструкции сооружения устремлялись в его самую высокую и светлую часть и приклеивались к съемному диску, который ежедневно заменялся на новый. По три ловушки на плесе и три в тростниковом бордюре позволяли оценивать выплод с 12 м^2 в каждом из биотопов, а затем экстраполировать эти данные на всю их площадь.

В каждую из трех ловушек, установленных в куртины тростниковых ределей на плесе, за сезон попало 15, 19 и 21 выплывших имаго *C. armatum* соответственно. Суммарная за сезон плотность стрекоз, выплывающих в пределах площади, занимаемой тремя ловушками, составляет $(15 + 19 + 21) \text{ особей} / 12 \text{ м}^2 = 4,6 \text{ особи/м}^2$. Полученное значение плотности нельзя экстраполировать на всю акваторию плеса по следующей причине:

хотя личинки стрекоз распределены по всему плесу относительно равномерно, однако перед выплодом они концентрируются в разбросанных по плесу разреженных куртинах тростника, на стебли которого они заползают для метаморфоза. Так как площадь этих ределей составляет 1/8 акватории, то, соответственно, значение плотности личинок в них оказывается в 8 раз завышенным по сравнению с таковым на плесе в целом. Таким образом, суммарная за сезон плотность гемипуляции имаго на плесе равна $4,6 \text{ особи/м}^2 / 8 = 0,58 \text{ особи/м}^2$, а общий выход стрекоз (суммарная численность) изучаемого вида из плесового биотопа составляет $0,58 \text{ особи/м}^2 \times 120\,000 \text{ м}^2 = 69\,600$ особей за сезон.

В каждую из трех ловушек, установленных в глубине тростникового бордюра, за сезон попало 6, 7 и 9 выплывших имаго *C. armatum* соответственно. Суммарная за сезон плотность стрекоз, выплывающих в пределах площади, занимаемой тремя ловушками, составила $(6 + 7 + 9) \text{ особей} / 12 \text{ м}^2 = 1,8 \text{ особи/м}^2$. Полученное значение плотности можно экстраполировать на всю площадь исследованных тростников, и, соответственно, общий выход стрекоз изучаемого вида из тростникового бордюра составил $1,8 \text{ особи/м}^2 \times 80\,000 \text{ м}^2 = 144\,000$ особей за сезон.

Координатные привязки и все необходимые расстояния на территории и акватории измерялись GPS-навигатором Garmin eTrex Legend.

Температура воды на плесе и в тростниковом бордюре измерялась водным термометром, который фиксировался подвижным зажимом на градуированной в сантиметрах рейке. Показания снимались в 8–9 ч утра на трех уровнях: у дна, в среднем слое воды и у поверхности. На плесе замеры производились в его центральной части, в тростниковом бордюре – на расстоянии примерно 40 м от берега.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Биотопические различия абиотических условий обитания. Условия обитания, складывающиеся на открытом плесе и в тростниковом бордюре оз. Фадиha, существенно различны, в том числе по такому важному

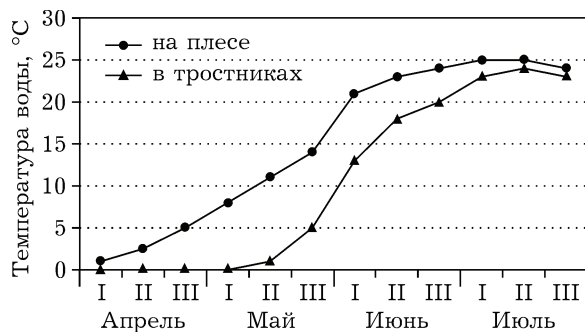


Рис. 2. Среднедекадные температуры воды на оз. Фадиха в 2012 г.

параметру, как сезонная динамика температуры воды. На протяжении всего свободного ото льда сезона температура воды на плесе в среднем на 5 °C выше, чем в тростниковом бордюре (рис. 2). Особенно сильно эти различия проявляются весной. Среднедекадная температура воды в мае на средней глубине (30–35 см) на плесе на 9,5 °C выше, чем в тростниках. В июне и июле эти различия составляют 5,6 и 1,4 °C соответственно. Лед на плесе сходит обычно в середине апреля, после чего вода начинает быстро прогреваться. Более мелководная зона тростникового бордюра зимой промерзает до дна, густой тростник долго удерживает толстый слой снега (до 80 см), и придонный слой воды остается промерзшим до конца мая. Данные различия гидрологического и температурного режимов приводят к фенологическим различиям между плесовой и тростниковой частями популяции *S. armatum*.

Биотопические различия возрастной структуры гемипопуляции личинок по усредненным многолетним данным гидробиологических проб. В первой декаде мая возрастной состав личинок *S. armatum* на плесе однороден: личинки старших возрастов составляют 95,5 %, средних – только 4,5 %, а личинки младших возрастов отсутствуют совсем (рис. 3). Это свидетельствует о том, что более высокие температуры воды на плесе дают возможность абсолютному большинству личинок завершить развитие в течение вегетационного сезона и уйти на зимовку, готовыми к дружному синхронизированному выплуду имаго весной следующего года. В этот же период возрастной состав личинок в тростниках существенно отличается: личин-

ки старших возрастов составляют 40,3 %, средних – 53,9 % и младших – 5,8 % (см. рис. 3). Пониженные температуры воды, несинхронизированный выплуд имаго и, соответственно, растянутый период яйцекладки приводят к тому, что возрастной состав личинок в тростниках весной оказывается неоднородным.

Биотопические различия численности и плотности гемипопуляции имаго. Плесовая топическая группировка. Метод учета на трансекте показал, что на плесе первые имаго *S. armatum* появились 20 мая, в течение шести последующих дней их численность быстро нарастала, после чего около недели (с 26 мая по 1 июня) оставалась относительно стабильной, а с первых чисел июня начала резко снижаться, последние единичные особи на плесе были в середине июня (см. рис. 1). Максимальные в сезоне значения численности и плотности пришлось в среднем на 28 мая: метод трансект – 57 600 особей и 0,48 особей/м², метод мечения – 52 660 особей и 0,44 особей/м² соответственно. Методом плавающих ловушек оценены общий за сезон выход стрекоз изучаемого вида из плесового биотопа – 69 600 особей – и суммарная за сезон плотность гемипопуляции имаго на плесе – 0,58 особи/м². Полученные разными методами, эти значения оказались сходными, поскольку общая продолжительность жизни имаго *S. armatum* на плесе довольно короткая (около трех недель), и все выплудив-

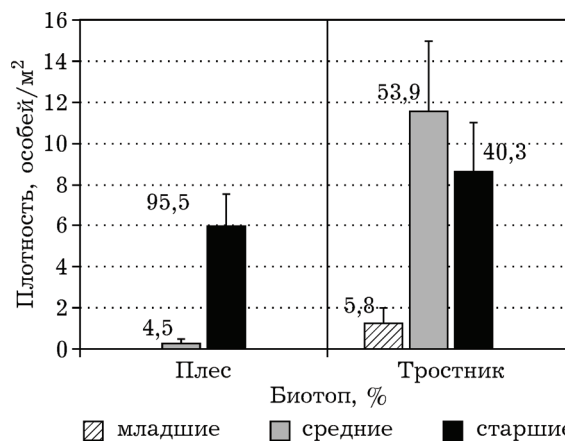


Рис. 3. Возрастная структура гемипопуляции личинок *Coenagrion armatum* в топических группировках на оз. Фадиха в первой декаде мая 2012 г.

Вертикальные линии – ошибка средней.

шие стрекозы концентрируются в пределах плеса. Поэтому более точно должна отражать ситуацию средняя арифметическая результатов всех методов, равная для суммарных за сезон численности $59\,953 \pm 6240$ особей и плотности гемипопуляции имаго $0,5 \pm 0,05$ особи/м². Ниже, при сравнении размеров двух топических группировок, для плесовой группировки мы будем использовать именно эти усредненные значения.

После мечения (24–27 мая) стрекозы с плесовой меткой ежедневно отмечались на акватории при лодочных учетах до 5 июня, при этом ни одной особи с этой меткой не было встречено на суше в околотовных биотопах, т. е. представители плесовой группировки не совершали миграций на берег.

Тростниковая топическая группировка. Несмотря на то что на плесе к концу третьей декады мая насчитывалось примерно 60 тыс. имаго *S. armatum*, в прибрежном биотопе при ежедневных учетах на трансекте до 23 мая ни одной стрекозы этого вида отмечено не было, а с 23 до 28 мая они встречались здесь единично и были, судя по всему, первыми представителями тростниковой части популяции (см. рис. 1).

Интенсивный выплод имаго в тростниковом бордюре начался 28 мая, когда первые ювенильные имаго в значительном количестве появились на берегу и одновременно обнаружались в ловушках в глубине тростников. С этого дня они стали ежедневно регистрироваться в учетах на прибрежном лугу. До первых чисел июня их численность возрастала, затем начала постепенно снижаться. Последние единичные особи в прибрежных биотопах были отмечены в конце первой декады июля.

После мечения (30–31 мая) стрекозы с тростниковой меткой ежедневно отмечались при трансектных сухопутных учетах до 14 июня, при этом ни одна особь с этой меткой не встретила на плесе, т. е. представители тростниковой группировки не совершали миграций на плес.

Максимальные в сезоне значения численности и плотности в прибрежном биотопе пришлись на первые числа июня: метод трансект – 110 000 особей и 0,44 особи/м², метод мечения – 104 425 особей и 0,42 осо-

би/м² соответственно. Как и на плесе, полученные разными методами, эти значения оказались сходными. Методом плавающих ловушек оценены общий за сезон выход стрекоз из тростникового бордюра – 144 000 особей – и суммарная за сезон плотность гемипопуляции имаго в тростниках – 1,8 особи/м². Различия между максимальными значениями численности и плотности на берегу и суммарными за сезон значениями этих показателей по данным ловушек в тростниках проявились сильнее, чем на плесе. Такая разница вполне объяснима. Плотность в тростниковом бордюре (1,8 особи/м²) в 4,2 раза выше плотности на лугу (в среднем 0,43 особи/м²), так как мигрируя на прибрежный луг ($S = 250\,000$ м²) стрекозы распределяются здесь на площади, в несколько раз превышающей площадь тростникового бордюра ($S = 80\,000$ м²), и плотность их снижается. Более высокую общую численность в тростниках (144 000 особей) по сравнению с лугом (в среднем 107 213 особей) можно объяснить тем, что разновозрастность личинок в этом биотопе приводит к растянутому выплуду имаго, и только учет ловушками отражает полный масштаб выхода стрекоз из личинок. Поэтому, сравнивая размеры двух топических группировок, для тростниковой группировки мы будем использовать данные, полученные с помощью плавающих ловушек.

Суммарное за сезон значение численности *S. armatum* в тростниковом бордюре (144 000 особей) оказалось в 2,4 раза выше, чем на плесе (59 953 особей).

Суммарное за сезон значение плотности гемипопуляции имаго *S. armatum* в тростниковом бордюре (1,8 особи/м²) оказалось в 3,6 раза выше, чем на плесе (0,5 особи/м²). Такое же соотношение для этого водоема по многолетним данным было установлено и для населения личинок *Zygoptera* в целом [Попова, Смирнова, 2010].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Информация о том, что локальные популяции *S. armatum* на озерах с тростниково-бордюрным типом зарастания могут дифференцироваться на топические группировки, получена и опубликована нами ранее [Попо-

ва, 2006; Харитонов, Попова, 2011]. Однако до проведения мечения отсутствовала уверенность в том, что жизнедеятельность стрекоз, развивающихся на акваториях, изолированных от берега обширными тростниковыми зарослями, действительно целиком проходит в пределах этих акваторий без миграций в сухопутные биотопы. Результаты мечения 850 особей *C. armatum* весной 2012 г. на оз. Фадиха подтвердили факт филопатрии плесовой части популяции стрекоз. Ни одна из 350 особей, помеченных на плесе, не была встречена на берегу, и все стрекозы с плесовыми метками до конца лета имаго регистрировались только в пределах акватории, где были помечены. Также ни одна из 500 особей, помеченных на берегу, не была встречена на плесе, и все стрекозы с береговыми метками регулярно встречались или на прибрежных лугах, или в тростниковом бордюре, где проходило их размножение.

Оценка суммарной за сезон численности плесовой и береговой топических группировок также подтверждает их автономность, так как в пределах каждого из биотопов эта численность сохраняла свои значения и динамику. Появление имаго на плесе произошло на неделю раньше, чем начался интенсивный выплод в тростниках, численность быстро достигла максимума и также быстро упала в первых числах июня, а в середине месяца стрекозы на плесе исчезли совсем. Численность имаго в тростниках возрастала медленнее, дольше сохранялась на высоком уровне, снижалась постепенно, и последние стрекозы тростниковой группы исчезли только в конце первой декады июля.

В целом, все этапы жизненного цикла плесовой группировки более синхронизированы, а имагинальный этап заметно укорочен по сравнению с тростниковой группировкой. Имаго на плесе появляются во второй декаде мая, когда растительный покров в наземных биотопах еще недостаточно сформирован и беден мелкими насекомыми, служащими пищей стрекозам. Зато в тростниковых ределях на плесе в это время обильны весенние виды хирономид, обеспечивающие стрекозам надежную кормовую базу. Мощный тростник, окружающий плес, создает неровную “стену” из растительности со множеством укрытий от ветра и дождя, что

особенно важно в мае – месяце с самой ветреной и неустойчивой погодой в Барабинской лесостепи. Кроме того, по нашим наблюдениям *C. armatum* в короткий период максимума своей численности на плесе сталкиваются с минимальной конкуренцией за места яйцекладки со стороны других видов, но уже в конце мая их вытесняют на периферию плеса более многочисленные *Coenagrion lunulatum* (Charpentier, 1840). Все эти обстоятельства делают обитание стрекоз на плесе во второй половине мая более комфортным, чем в береговых биотопах, и поддерживают стабильность существования плесовой топической группировки.

Имаго тростниковой группировки появляются позже и наиболее многочисленны в начале июня, когда растительный покров в прибрежных биотопах уже вполне сформирован и достаточно рослый травостой обеспечивает на берегу укрытия от непогоды и изобилие корма не только в виде амфибионтных хирономид и кулицид, но и других мелких наземных насекомых. Соответственно, жизнедеятельность стрекоз тростниковой группировки протекает по типичной для этих хищников схеме: сразу после выплода происходит миграция на берег, где происходит дополнительное питание, а с началом периода размножения устанавливается ротация между репродуктивными и трофическими станциями, т. е. тростником и берегом.

Несмотря на известные закономерности существования популяций стрекоз, адаптивная пластичность этих насекомых столь высока, что они могут находить и реализовывать нестандартные пути своего развития, тем самым повышая эффективность функционирования экосистемы в целом. Как амфибионты стрекозы являются важным звеном в формировании потоков вещества и энергии как внутри экосистем, так и между экосистемами. Чтобы эти потоки были эффективными, популяции необходимо максимально использовать пространственные, трофические и другие ресурсы среды, чему может способствовать ее разделение на топические группировки. Наличие топических группировок расширяет пространственные и временные границы существования локальной популяции, а для вида в целом повышает емкость его среды обитания и обеспечивает его

процветание в довольно суровых и нестабильных условиях Сибири.

Вероятно, разделение на топические внутривидовые группировки на соответствующих озерах не уникально только для вида *C. armatum*. По всем признакам это явление свойственно по крайней мере еще одному весеннему виду – *C. lunulatum*, но для подтверждения необходимо проведение дополнительных исследований.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ (№ 12-04-00824) и программы фундаментальных научных исследований (проект СО РАН № VI.51.1.9).

ЛИТЕРАТУРА

- Коли Г. Анализ популяций позвоночных / пер. с англ. М.: Мир, 1979. 364 с.
- Николаева Н. В., Олышванг В. Н. Простейший биоценометр для учета водных насекомых в мелких водоемах // Экология. 1978. № 5. С. 93–95.
- Попова О. Н. Топические группировки в популяциях равнокрылых стрекоз на лесостепных озерах // Энтомологические исследования в Северной Азии: материалы VII межрегион. совещ. энтомологов Сибири и Дальнего Востока, 20–24 сентября 2006. Новосибирск, 2006. С. 270–272.
- Попова О. Н., Смирнова Ю. А. Население водных насекомых лесостепных озер Барабы (юг Западной Сибири) // Сиб. экол. журн. 2010. Т. 17, № 1. С. 69–74. – Popova O. N., Smirnova Yu. A. Community of Aquatic Insects in Forest-Steppe Lakes of Baraba (South of West Siberia) // Contemporary Problems of Ecology. 2010, Vol. 3, N 1. P. 50–54.
- Попова О. Н., Харитонов А. Ю. Оценка выноса вещества стрекозами из водоемов на сушу в лесостепи Западной Сибири // Там же. 2012. № 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 // Ibid. 2012. Vol. 5, N 1. P. 34–39.
- Реймерс Н. Ф. Природопользование: словарь-справочник. М.: Мысль, 1990. 639 с.
- Харитонов А. Ю., Попова О. Н. Миграции стрекоз (Insecta, Odonata) на юге Западно-Сибирской равнины // Зоол. журн. 2011. Т. 90, № 3. С. 302–310.
- Begon M. Investigating animal abundance: Capture-recapture for biologists. Baltimore: University Park Press, 1979. 97 p.
- Bried J. T., Ervin G. N. Note abundance patterns of dragonflies along a wetland buffer // Wetlands. 2006. Vol. 26, N 3. P. 878–883.
- Corbet Ph. S. Dragonflies: Behaviour and Ecology of Odonata. Colchester: Harley Books, 1999. 829 p.

Detecting of Topical Groups in a Population of the Dragonfly *Coenagrion armatum* (Charpentier, 1840)

O. N. POPOVA, A. Yu. HARITONOV

*Institute of Systematics and Ecology of Animals, SB RAS
630091, Novosibirsk, Frunze str., 11
E-mail: popova.olga.nik@gmail.com*

The spatial-temporal distribution of the dragonfly *Coenagrion armatum* on the lake Fadiha (Barabinskaya forest-steppe) with border type of overgrowing was studied. It was shown that the local population of this species is divided into two topical groups. In one group dragonflies develop in the water area and do not migrate to the shore after metamorphosis. In the other group dragonflies develop in the reeds and migrate to the shore for additional feeding after metamorphosis.

Key words: dragonflies, *Coenagrion armatum*, density, imago (larva) hemipopulation, lake ploys, reedy border, intrapopulation topical groups.