

Цикличность многолетней динамики численности стрекоз рода *Sympetrum* (Odonata, Anisoptera) в бассейне оз. Чаны

О. Н. ПОПОВА, А. Ю. ХАРИТОНОВ, Л. Н. ЕРДАКОВ

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

Статья поступила 07.03.2018

Принята к печати 12.04.2018

АННОТАЦИЯ

Работа направлена на продолжение изучения цикличности многолетней (1980–2010) динамики численности популяций стрекоз в бассейне оз. Чаны (юг Западной Сибири). С использованием метода спектрального анализа исследовались четыре симпатричных вида рода *Sympetrum*. Для каждого вида построены спектры циклов динамики численности, рассчитаны основные параметры этих циклов (период, фаза, мощность). У каждого вида обнаружилось свои циклы численности. Межвидовые различия усиливались по направлению от высоких к низким частотам спектра. В случаях сходных циклов межвидовые различия проявились в соотношении их мощностей и/или фаз: одинаковые фазы могут указывать на способность видов наращивать свою численность синхронно с любым из близких видов, разные фазы – на возможность малочисленным видам достигать максимума своей численности на фоне ее минимума у многочисленных видов. Сравнение спектров симпатричных видов рода *Coenagrion* и рода *Sympetrum* позволяет предположить, что чем более проявлено сходство экологических стандартов видов внутри рода (как у *Sympetrum*), тем более видоспецифичны их частотные спектры.

Все виды симпетрумов могут синхронизировать колебания своей численности с 2–3- и 4–5-летними колебаниями местного климата. У каждого вида также обнаружилась своя специфическая синхронизация с важными для него природно-климатическими ритмами: у *S. danae* – с 18-летним ритмом уровня оз. Чаны и с 16-летним июньских температур; у *S. flaveolum* – с 24-летним брикнеровским, с 8-летним осадков и с 28-летним апрельских и майских температур; у *S. vulgatum* – с 40–42-летним уровнем оз. Чаны, с 12-летним осадков и с 7-летним апрельских и июньских температур; у *S. sanguineum* – с 7-летним апрельских и июньских температур. Возможно, именно в цикличном характере многолетних колебаний численности видов заключен механизм адаптации видов друг к другу и к внешней среде.

Ключевые слова: Odonata, *Sympetrum* spp., многолетняя динамика численности, популяционные циклы, спектральный анализ, Западная Сибирь, бассейн оз. Чаны, Барабинская лесостепь.

Динамика численности прямо или косвенно связана с действием экологических факторов (абиотических и биотических), а также с процессами, спонтанно протекающими внутри самой популяции [Бигон и др., 1989; Sinclair, 1973; Symonides, 1979]. Изменчивость численности популяции можно рассмат-

ривать как приспособительный ответ на условия существования вида [Никольский, 1965]. Популяции насекомых также подвержены колебаниям численности [Varley, Gradwell, 1968; Harcourt, 1971; Polle, 1978].

Стрекозы, будучи амфибионтными насекомыми, имеют в своем жизненном цикле

водные (яйцевую и личиночную) и наземную (имагинальную) фазы развития. При таком сложном жизненном цикле очень не просто вычленивать факторы, воздействующие на численность локальной популяции стрекоз [Corbet, 1999; Stoks, Córdoba-Aguilar, 2012]. Можно только выделить универсальные для всех насекомых абиотические факторы – климат [Попова, 2001a; Hickling et al., 2005; Hassall, Thompson, 2008; Monitoring climatic..., 2010] и погодные условия [Бельшев и др., 1989; Dingemanse, Kalkman, 2008; Suhling et al., 2015]. Все фазы жизненного цикла стрекоз тесно связаны между собой. Так, количественные и качественные параметры кладки яиц определяют личиночное развитие [Hottenbacher, Koch, 2006; Remsburg, 2011]. Условия и характеристики развития водных личинок сказываются на жизни наземных имаго, например, на их численности [Stoks et al., 2005; McCoy et al., 2009; Попова, 2010; Попова, Харитонов, 2010] и расселительной способности [Conrad et al., 2002; Benard, McCauley, 2008; Haritonov, Popova, 2011]. В зарубежной экологической литературе такая опосредованная связь водной и наземной составляющих таксоцена, называется “carry-over effects” – переносимые эффекты [McPeck, Peckarsky, 1998].

Изучение личиночных популяций разных видов стрекоз показало, что факторов, определяющих их численность, много. Это и свойства водоема – гидрологические [Попова, 2001b; 2010] и биотопические [Попова, Смирнова, 2010; Попова, Харитонов, 2014], а также пищевые ресурсы [Corbet, 1999; McPeck, 2008; Sahlén et al., 2008]. Важны и биотические взаимодействия: территориальная внутри- и межвидовая конкуренция [Pierse, Crowley, 1985; Рязанова, 1998; Дронзикова, 2010], а также стрессированность и смертность личинок, вызванная взаимодействием с хищниками [McPeck, Peckarsky, 1998; Baker et al., 1999; Stoks et al., 2005; Katayama, 2013] и паразитами [Сербина, Харитонов, 2001; Baker et al., 2007; Wildermuth, Martens, 2007]. Полевой опыт работы со взрослыми стрекозами, а также литературные данные [Бельшев и др., 1989; Харитонов, 1991; Corbet, 1999; Conrad et al., 2002; Remsburg, Turner, 2009; Harabiš, Dolný, 2010; Remsburg,

2011] говорят о том, что все выше приведенные для личинок факторы актуальны и для имаго, только с той разницей, что здесь вместо водных биотопов фигурируют наземные. Плюс к этим факторам на численные характеристики взрослого населения стрекоз оказывает влияние уже упомянутое “личиночное наследие”. В итоге численность имаго стрекоз, вбирая в себя разные составляющие, представляет собой комплексный, интегральный и, соответственно, информационно емкий популяционный показатель, особенно в его временной динамике. Адекватной характеристикой временной организации биологической системы является спектр ее периодов, или циклов [Мартынюк и др., 2007].

Для многих популяций животных описаны циклы динамики численности и определены их характеристики [Bjørnstad et al., 1998; Чернявский, Лазуткин, 2004; Дуванова и др., 2009; Ермаков, 2011; Киселев, Ямборко, 2014; Телепнев, Ермаков, 2014; и др.]. Публикаций по циклическости стрекоз до настоящего времени не встречалось. Ранее исследовалась многолетняя циклическость колебаний численности популяций нескольких видов равнокрылых стрекоз (подотряд Zygoptera) рода *Coenagrion* в бассейне оз. Чаны [Попова и др., 2016a]. В представленной работе рассмотрены разнокрылые стрекозы (подотряд Anisoptera) рода *Sympetrum*, обитающие на той же территории и относящиеся к той же многолетней учетной выборке, что и *Coenagrion* spp. Представители рода *Sympetrum* играют важную роль в биоценозах умеренного пояса в силу их высокой численности и присущих им экологических особенностей [Сухачева и др., 1988; Corbet, 1999; Попова, 1999; Попова, Харитонов, 2013].

При выборе объектов мы руководствовались следующими их характеристиками: 1) близкородственностью (виды относятся к одному роду); 2) симпатричностью (виды совместно обитают на исследованной территории); 3) относительной стабильностью численности (на протяжении всего времени наблюдения за популяциями виды более или менее сохраняли свою категорию численности). При всей своей “близости” эти виды довольно дружно сосуществуют в практически едином пространстве и времени.

Цель исследования – выявление закономерностей цикличности многолетнего хода численности четырех видов рода *Sympetrum*.

Задачи исследования следующие: построение спектров популяционных ритмов; расчет периодов и мощностей гармонических составляющих (циклов, ритмов) в спектрах динамики каждого вида; анализ хронограмм и спектров с учетом экологических особенностей видов; выяснение природных датчиков времени, поддерживающих ритмы численности стрекоз.

Во избежание перегрузки текста часто повторяющейся латынью, мы сочли возможным использовать уже “прижившуюся” у одонатологов русскую транскрипцию латинского названия рода *Sympetrum* – Симпетрум и соответственно стрекоз этого рода называть симпетрумами.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Место исследования. Работы проводились на юго-востоке Западной Сибири, в Барабинской лесостепи, в бассейне оз. Чаны (54°32′–54°39′ с. ш., 78°06′–78°19′ в. д.) на территории Новосибирской обл.

Объект исследования и его экологические характеристики. Исследовались четыре симпатричных вида разнокрылых стрекоз рода *Sympetrum* Newman, 1833: *S. danae* (Sulzer, 1776), *S. flaveolum* (Linnaeus, 1758), *S. sanguineum* (Müller, 1764) и *S. vulgatum* (Linnaeus, 1758), имеющих широкие ареалы: три трансевразийских – у *Sympetrum flaveolum*, *S. sanguineum*, *S. vulgatum* и один циркумбореальный – у *S. danae*. Стрекозы средних размеров: размах крыльев 50–60 мм, длина заднего крыла 25–40 мм, тела – 30–50 мм. Самый крупный вид из четырех – *S. vulgatum*, самый мелкий – *S. danae*. В силу большой внутривидовой изменчивости размерные характеристики всех видов довольно сильно перекрываются. В умеренном поясе симпетрумы относятся к летне-осенней фенологической группе. Сроки лета видов совпадают – с середины июня до начала октября.

Прослеживаются видовые топические преференции: *S. flaveolum* и особенно *S. sanguineum* – “опушечные” виды, предпочитающие экотопы на границе древесно-кустар-

никовой растительности и открытых пространств; *S. vulgatum* – “степной”, тяготеющий к открытым биотопам; *S. danae* – “лесной”, связанный с древесно-кустарниковой растительностью [Попова, 1999]. Личинки имеют довольно сходный набор требований – развиваются в полупроточных и стоячих водоемах при обилии водной растительности и наличии илистого дна [Попова, 2001б].

Выплодившиеся стрекозы широко разлетаются от водоемов в наземные биотопы, где в течение 2–3 недель активно питаются (с 7–8 ч утра и до вечерних сумерек). Имаго и личинки охотятся во всех ярусах биоценоза и питаются самой разнообразной животной пищей (двукрылые, клопы, слепни, мелкие чешуекрылые, поденки, ручейники, перепончатокрылые, пауки), которой могут физически завладеть; отмечены случаи каннибализма.

Материал и методы учета имаго стрекоз. Для хроноэкологического анализа использованы учетные данные А. Ю. Харитоновой и О. Н. Поповой по численности имаго стрекоз за 31 год (1980–2010 гг.), в течение которых проведено 16 721 количественных учетов, зарегистрировано 614 120 имаго стрекоз, в том числе 120 310 имаго симпетрумов. Учеты проводились ежегодно и на протяжении всего летного периода стрекоз – с мая по октябрь. Данные для расчета плотности (особей/м²) получены в основном двумя методами: массовым мечением имаго стрекоз с повторным отловом и визуальными учетами на ленточных трансектах. Описание методов опубликовано [Попова и др., 2016б].

Для выяснения числа и характеристик гармонических составляющих оз. Чаны (динамика уровня и зеркала) использовали табличные данные многолетних учетов (1971–2000 гг.), приведенные в работе В. М. Савкина с соавт. [2006]. Из этой же публикации заимствованы сведения по осадкам и температуре воздуха в районе водоема. Отдельно В. М. Савкиным с соавт. [2005] “методом классического спектрального анализа” выявлены циклы изменения уровня оз. Чаны на материале, составившем ряд в 103 года; эти данные также включены в табл. 4 колебаний характеристик оз. Чаны.

Методы анализа учетных данных. Временные ряды представляли в виде хроно-

грамм, а также при помощи спектрального анализа исследовали на содержание скрытых гармонических составляющих. Вычисления произведены с использованием пакета программ спектрального анализа, находящимся в собственности ИСиЭЖ СО РАН (г. Новосибирск). Также применялась авторская программа А. В. Тарновского "Harms". Оценка спектральной плотности (мощности) проводилась методом Уэлча [Марпл-мл., 1990]; отобранные наиболее устойчивые картины распределения спектральной плотности. Все расчеты выполнены с использованием свободной системы для математических вычислений GNU Octave [GNU...]. Для трендов проверяли гипотезу об отличии коэффициентов от нуля и рассчитывали коэффициент детерминации R^2 . Статистическую обработку данных проводили с помощью программ Past.

РЕЗУЛЬТАТЫ

На протяжении всего периода исследования 1980–2010 гг. среднегодовая численность видов рода *Sympetrum* изменялась ежегодно и в довольно широких пределах, ее минимальное значение отличалось от максимального у *S. danae* в 4,2 раза, у *S. flaveolum* и *S. vulgatum* – в 10,7, у *S. sanguineum* – в 22 раза (табл. 1). В порядке убывания среднелетней численности виды расположи-

лись следующим образом: *S. flaveolum*, *S. vulgatum*, *S. danae* и *S. sanguineum*. Три первых вида этой группы имели довольно высокую численность, *S. sanguineum* оказался стабильно малочисленным (см. табл. 1). Различия средних (по критерию Стьюдента) у всех приведенных видов достоверны ($t \geq 1,7$; $p \leq 0,05$), и даже у таких близких по численности, как *S. flaveolum* и *S. vulgatum* ($t = 1,8$).

Для выяснения синхронности хода численности стрекоз рассчитывали коэффициент ранговой корреляции Спирмена (R_S) (табл. 2): тест на характер распределения выборок в рядах показал заметные отклонения от нормального распределения, поэтому использован ранговый критерий. Получен всего один значимый ($\alpha = 0,01$) коэффициент Спирмена.

На рис. 1 представлены хронограммы, отражающие многолетние изменения численности исследуемых видов на шкале времени. Выглядят они как сложные кривые с многочисленными пиками и спадами.

Используя быстрое преобразование Фурье для каждого вида построены спектры колебаний в нескольких полосах частот – высоких, средних и низких (рис. 2). Длительность наблюдений не позволяет получить линейчатый спектр колебаний, а только непрерывный. На нем цикличность можно оценить в виде пика в определенной частотной полосе. Чем более экспоненциальная форма

Т а б л и ц а 1

Статистические характеристики средней численности (особь/м²) стрекоз рода *Sympetrum*

Вид	n, год	Min – max	$M \pm m$	σ	CV	Тренд
<i>Sympetrum danae</i>	31	0,5–2,1	$1,19 \pm 0,07$	0,41	34,45	$1,300 - 0,007 \cdot t$ не значим
<i>S. flaveolum</i>	31	0,3–3,2	$1,56 \pm 0,14$	0,76	48,72	$1,599 - 0,003 \cdot t$ не значим
<i>S. sanguineum</i>	31	0,02–0,44	$0,17 \pm 0,02$	0,11	64,71	$0,256 - 0,006 \cdot t$ $R^2 = 0,241$; $\alpha = 0,05$
<i>S. vulgatum</i>	31	0,3–3,2	$1,31 \pm 0,10$	0,53	40,46	$1,536 - 0,015 \cdot t$ не значим

Т а б л и ц а 2

Коэффициент ранговой корреляции Спирмена для стрекоз рода *Sympetrum*

Вид	<i>S. danae</i>	<i>S. flaveolum</i>	<i>S. sanguineum</i>	<i>S. vulgatum</i>
<i>Sympetrum danae</i>	0			
<i>S. flaveolum</i>	-0,1729	0		
<i>S. sanguineum</i>	0,47627	-0,27318	0	
<i>S. vulgatum</i>	0,32103	0,33411	0,18554	0

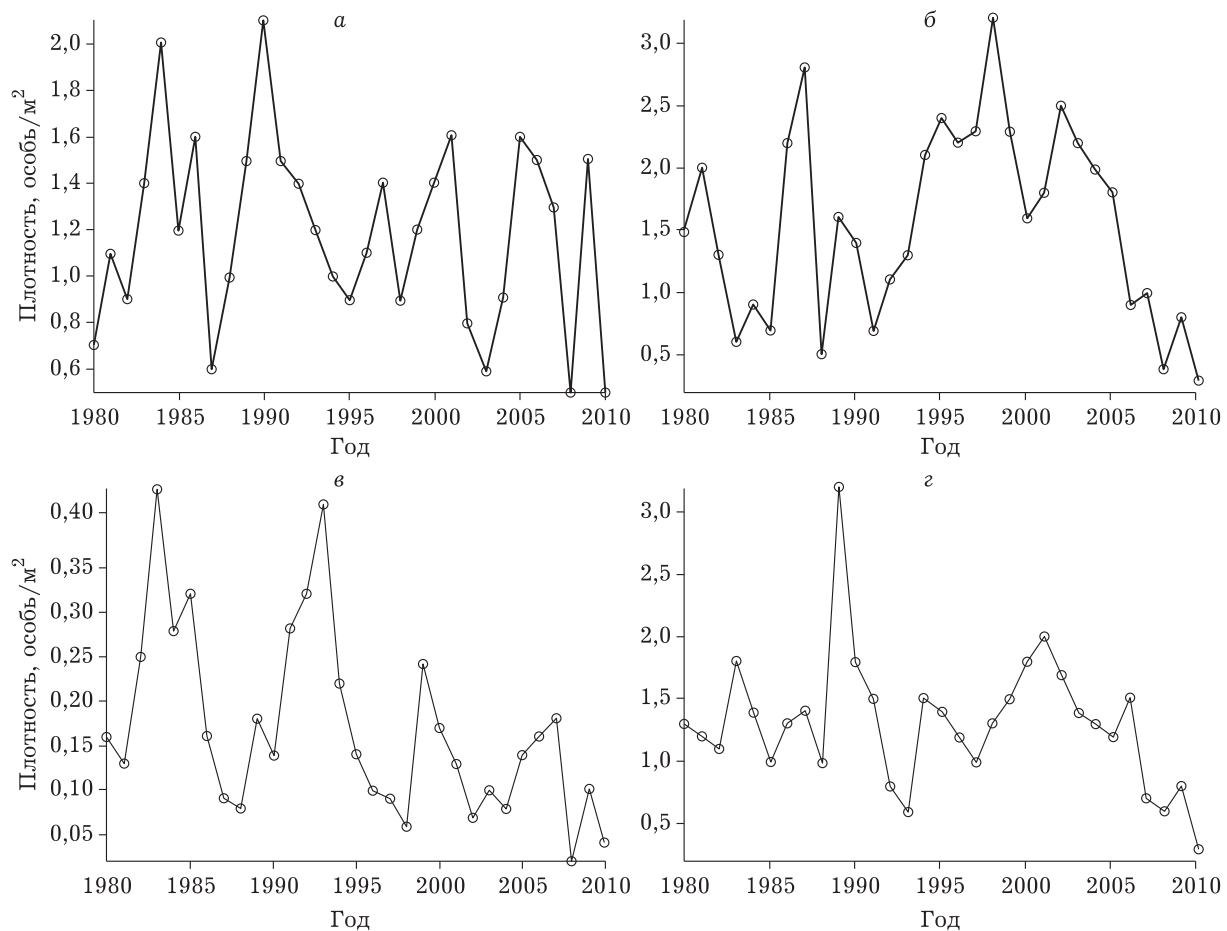


Рис. 1. Хронограммы многолетней динамики численности стрекоз рода *Sympetrum*: а – *S. danae*, б – *S. flaveolum*, в – *S. sanguineum*, г – *S. vulgatum*

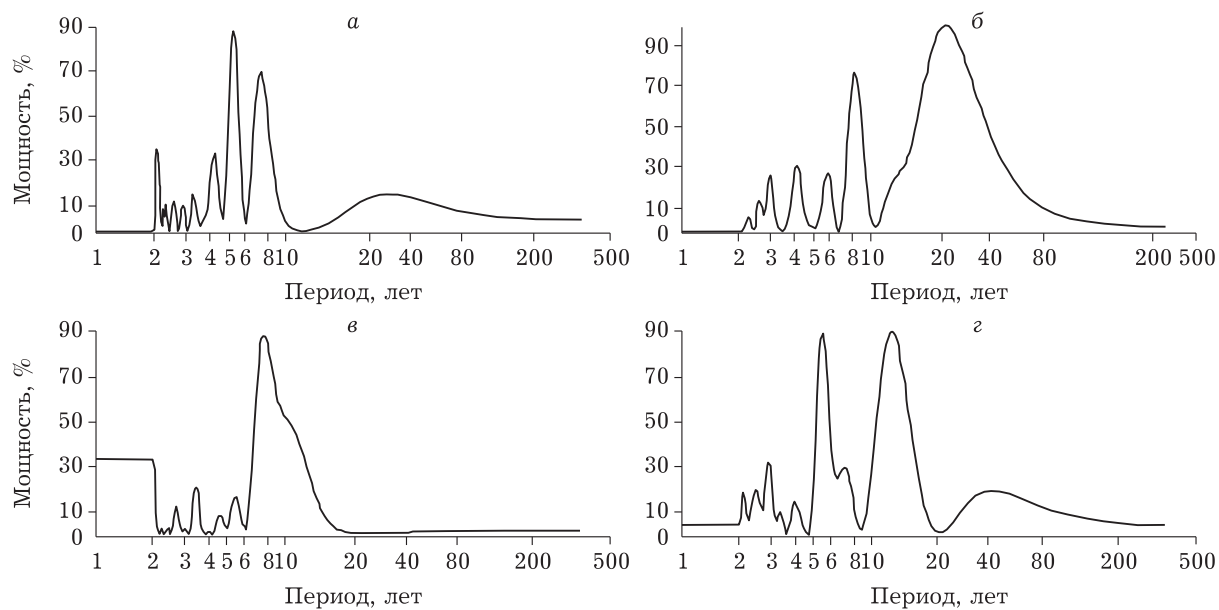


Рис. 2. Спектры циклов многолетней динамики численности стрекоз рода *Sympetrum*: а – *S. danae*, б – *S. flaveolum*, в – *S. sanguineum*, г – *S. vulgatum*

Т а б л и ц а 3

Характеристики циклов многолетней динамики популяций видов рода *Sympetrum*

Вид	Период, лет								
	20,0–30,0	10,0–19,0	7,0–9,0	5,1–6,0	4,1–5,0	3,6–4,0	2,9–3,5	2,5–2,8	2,0–2,4
<i>Sympetrum danae</i>	–	<u>18,6*</u> 0,097**	<u>7,2</u> 0,288	<u>5,3</u> 0,326	<u>4,1</u> 0,204	–	<u>3,2</u> 0,139	<u>2,5</u> 0,126	<u>2,1</u> 0,209
								<u>2,8</u> 0,119	<u>2,3</u> 0,117
<i>S. flaveolum</i>	<u>24,4</u> 0,640	–	<u>8,1</u> 0,549	<u>5,9</u> 0,334	–	<u>4,0</u> 0,353	<u>2,9</u> 0,323	<u>2,5</u> 0,248	<u>2,2</u> 0,171
<i>S. sanguineum</i>	–	–	<u>7,6</u> 0,083	<u>5,4</u> 0,036	<u>4,4</u> 0,025	<u>3,8</u> 0,010	<u>3,3</u> 0,040	<u>2,6</u> 0,031	<u>2,2</u> 0,015
							<u>2,9</u> 0,015		<u>2,3</u> 0,015
<i>S. vulgatum</i>	<u>35,3</u> 0,166	<u>12,5</u> 0,378	<u>7,0</u> 0,190	<u>5,4</u> 0,371	–	<u>3,9</u> 0,146	<u>3,2</u> 0,136	<u>2,8</u> 0,232	<u>2,4</u> 0,182
									<u>2,1</u> 0,169

П р и м е ч а н и е. * – период (лет); ** – мощность (амплитуда).

Т а б л и ц а 4

Цикличность некоторых природно-климатических факторов в местообитании стрекоз рода *Sympetrum*

Характеристика	Период, лет								
	20,0–30,0	10,0–19,0	7,0–9,0	5,1–6,0	4,1–5,0	3,6–4,0	2,9–3,5	2,5–2,8	2,0–2,4
Колебание уровня оз. Чаны	<u>42,7*</u> 13,24**	<u>17,9</u> 28,1	<u>8,5</u> 8,368	<u>6,1</u> 7,88	<u>4,2</u> 3,024	<u>3,8</u> 4,415	<u>3,5</u> 2,555	<u>2,8</u> 2,359	<u>2,4</u> 2,355
		<u>13,3</u> 24,287	<u>6,9</u> 9,24	<u>5,5</u> 4,277	<u>5,0</u> 4,602				
		<u>10,7</u> 16,449							
Динамика зеркала оз. Чаны	<u>39,4</u> 20,733	–	<u>9,9</u> 110,143	–	<u>4,7</u> 38,664	–	<u>3,5</u> 36,888	<u>2,9</u> 14,574	<u>2,2</u> 13,477
								<u>2,6</u> 21,039	
Осадки	<u>35,3</u> 1,501	<u>12,6</u> 3,551	<u>8,1</u> 3,702	–	<u>4,3</u> 1,488	<u>3,8</u> 1,269	<u>3,2</u> 1,261	<u>2,6</u> 0,999	<u>2,1</u> 1,136
Температура	Апрель	<u>28,0</u> 29,6	–	<u>7,1</u> 18,8	–	<u>4,7</u> 53,1	<u>3,6</u> 15,1	–	<u>2,8</u> 27,5
	Май	<u>28,0</u> 13,9	–	<u>9,5</u> 17,8	–	<u>4,7</u> 16,4	–	<u>3,5</u> 2,7	<u>2,5</u> 18,9
	Июнь	–	<u>16,0</u> 43,3	<u>7,1</u> 26,9	–	<u>4,3</u> 22,1	–	<u>3,4</u> 25,9	<u>2,9</u> 31,1
									<u>2,0</u> 26,4

П р и м е ч а н и е. * – период (лет); ** – мощность (амплитуда).

такого пика и уже его основание, тем точнее определяется его период на изображении спектра. Общее для спектров всех видов симпетрумов – очень широкое основание низкочастотного пика, что можно объяснить недостаточно длинным отрезком наблюдений (31 год). В табл. 3 представлены результаты расчетов периодов и мощностей циклов в спектрах динамики каждого вида, в табл. 4 – основные параметры цикличности некоторых природно-климатических факторов в местобитании стрекоз.

ОБСУЖДЕНИЕ

В картине динамики численности симпетрумов прослеживаются две общие для видов особенности: 1) несмотря на проявленные ежегодные изменения плотности популяций среднегодовые многолетние оценки численности весьма стабильны – ни один из видов на протяжении всего срока наблюдений не проявил всплеск численности или ощутимых депрессий; 2) постепенное снижение численности видов в 31-летнем ряду наблюдений, особенно у *S. sanguineum* (см. табл. 1).

Объяснять динамику численности видов на основе визуального сравнения хронограмм затруднительно: некоторые пики/спады численности совпадали по годам, но нередко на фоне спада численности одного вида, наблюдался подъем у другого (см. рис. 1). Расчет коэффициента ранговой корреляции Спирмена (R_S) (см. табл. 2) достоверно выявил синхронность колебания численности только у видов *S. danae* и *S. sanguineum* ($R_S = 0,48$). Это можно интерпретировать как отсутствие напряженности между их популяциями – у видов разные топические предпочтения, что должно смягчать конкуренцию за общие пищевые ресурсы и насесты. В динамике *S. flaveolum* и *S. sanguineum* можно предположить противофазу ($R_S = -0,27$), поскольку эта пара, имея одинаковые топические предпочтения, должна стремиться избегать конкурентной напряженности, разделяя во времени свою максимальную многолетнюю численность. Коэффициенты корреляции (даже значимые) и хронограммы дают фрагментарную информацию о динамике плотности популяций. Если многолетний ход численности пред-

ставить не на шкале времени, а на частотной шкале, то можно исследовать функциональные связи.

Анализ частотных спектров колебаний численности видов рода *Sympetrum*. С привлечением экологических особенностей исследуемых видов проанализированы частотные спектры их популяционных ритмов. На рис. 2 показано, что видовые спектры внешне заметно различаются между собой как по гармоническим составляющим (ось абсцисс), так и по их мощностям (ось ординат). Рассмотрим последовательно все частотные полосы построенных видовых спектров – высокие, средние и низкие.

В высоких частотах (2–4,5 года) на всех видовых спектрах значения периодов близки, мощность пиков невелика; самый мощный примерно 4-летний цикл отмечен у трех видов из четырех, исключение составил *S. sanguineum* (см. рис. 2, в). То есть каждые 2, 3 и 4 года виды имеют невысокую или среднюю численность и, соответственно, могут легко разойтись в пространстве, занимая каждый свой биотоп – степной, опушечный или лесной. С учетом общих сроков лета такие маломощные циклы служат хорошей адаптацией видов друг к другу на определенном отрезке времени (2–4,5 года).

В средних частотах (5–10 лет) межвидовых различий становится больше, на что указывает расположение и высокая мощность циклов. Для всех видов, по-видимому, важен примерно 5–7-летний цикл, но его важность, судя по мощности этого ритма, неодинакова. Если на спектрах *S. danae* и *S. vulgatum* он доминирует (см. рис. 2, а, г), то у остальных двух видов – *S. flaveolum* и *S. sanguineum* – он незначителен по мощности (см. рис. 2, б, в). Для *S. flaveolum* и *S. sanguineum*, судя по мощности, гораздо важнее примерно 8-летняя цикличность (см. рис. 2, б, в), причем для *S. sanguineum* именно она имеет самый высокий пик на всем спектре. Правда, у *S. danae* этот ритм также обладает большой мощностью – субдоминирующий пик на спектре (см. рис. 2, а).

Несмотря на близость некоторых циклов у разных видов, их фазовые отношения могут различаться. Так для общего у видов 7-летнего цикла такие различия ведут к

тому, что *S. danae* и *S. sanguineum* достигают максимума своей численности, в то время как *S. flaveolum* и *S. vulgatum* – ее минимума. Такая дифференциация фаз имеет определенный биологический смысл: *S. flaveolum* и *S. vulgatum* являются доминантными видами в этой группе (см. табл. 1), поэтому вполне естественно, что другим малочисленным видам увеличивать свою численность легче на фоне уменьшения численности доминантов.

Другой пример фазовых соотношений. У всех четырех видов имеется цикл величиной в 5,5 года, который для двух видов – *S. danae* и *S. vulgatum*, судя по большой его мощности, особенно важен (см. рис. 2, а, з). При сравнении параметров данного цикла обнаружилось, что виды *S. danae*, *S. vulgatum* и *S. sanguineum* оказываются в противофазе к самому многочисленному *S. flaveolum*: т. е. каждые 5,5 года максимальная плотность популяций первых трех видов достигается при минимуме плотности популяции четвертого. Это событие может оказаться важным для поддержания жизнеспособности популяций мало- и среднечисленных *S. sanguineum* и *S. danae*, а также для разведения во времени двух многочисленных видов – *S. flaveolum* и *S. vulgatum* (см. табл. 1).

В полосе низких частот (от 10 лет и более) наблюдаются наибольшие межвидовые различия циклов – от полного отсутствия гармонических составляющих у *S. sanguineum* до более чем 30-летнего цикла у *S. vulgatum*. Постепенное увеличение периода гармоник в низких частотах наблюдается последовательно в ряду *S. danae*, *S. flaveolum* и *S. vulgatum*, причем мощность этого пика у них различается (см. рис. 2).

В приведенном выше анализе частотных спектров внимание акцентировано на различиях в цикличности видов и связанным с этим снижением межвидовой конкуренции за жизненно важные ресурсы. Однако у симпетрумов имеются также сходные циклы с близкими фазами и мощностями, т. е. виды способны какое-то время наращивать свою численность синхронно с любым из близких видов, невзирая на межвидовую конкуренцию. Такая пластичность, возможно, обусловлена экологическими особенностями симпетрумов, связанными с биотопическим распре-

делением (наличие предпочтений), размножением и питанием. Исследуемые виды стрекоз слабо привязаны к местам своего выплода и могут откладывать яйца в разнообразные водоемы, а иногда и просто на грунт в понижениях рельефа, которые весной будут заполнены тальми водами, что способствует наличию большого количества потенциальных репродуктивных стадий и, соответственно, снижению конкуренции за места размножения, обычно самой жесткой для них. Стрекозы являются всеядными хищниками, поэтому при нормальных жизненных условиях они не должны испытывать недостатка пищи. Вместе с тем запасы корма могут сильно варьировать в зависимости от биотопа, сезона, специфики динамики численности отдельных видов жертв, погодных и других условий. К тому же при помощи серологического метода анализа показано, что некоторые виды проявляют избирательность кормовых объектов: например, бабочки в корме стрекоз в пробах встречались только у видов *S. flaveolum* и *S. danae*, слепни – у *S. vulgatum* [Сухачева (Смирнова), 1989]. Поэтому в отдельные годы, при чрезмерном увеличении плотности популяций, конкуренция между видами может усиливаться, но в целом для симпетрумов практически всегда доступны их основные жизненные ресурсы – еда, территория и места размножения.

У видов рода *Sympetrum*, так же как у видов рода *Coenagrion*, рассмотренных ранее [Попова и др., 2016а], спектры динамики численности имеют каждый свою видовую специфику только с той поправкой, что у симпетрумов они более своеобразны и различимы, чем у стрекоз: видовые спектры последних содержат сходные циклы во всех трех исследованных частотных полосах, в то время как у симпетрумов сходные циклы отмечены только в полосе высоких и отчасти средних частот. Хотя во всех случаях сходство циклов относительно – практически у каждого цикла свое значение мощности. Виды родов *Sympetrum* и *Coenagrion*, являются близкородственными, обитают на одной территории и имеют топические предпочтения. Тем не менее у симпетрумов существуют некоторые обстоятельства, способные усиливать межвидовую конкуренцию, что, возможно, и нашло свое отражение в боль-

шей степени специфичности их видовых спектров. Так, симпетрумы, будучи стрекозами среднего размера и активными летунами, чисто объективно не могут быть надолго привязанными к определенному биотопу, они облетывают и обсиживают за день большую территорию, включая биотопы других видов. Стрелки, имеющие маленький размер и слабый полет, более скромны в своих перемещениях, ограничиваясь в основном предпочитаемым биотопом. Следует также отметить почти полную совпадаемость сроков лета видов симпетрумов по сравнению с видами стрекоз. Возможно, именно эти две причины – сильное перекрывание ниш и сроков лета – приводят к тому, что у видов рода *Sympetrum* более четко, чем у *Coenagrion* проявлены различия многолетних колебаний численности, явно имеющие адаптивный характер.

В целом рассматриваемые виды рода *Sympetrum* по морфологическому строению, образу жизни и требованиям к среде представляют собой сравнительно однородную группу насекомых с функционально однотипной ролью в сообществах [Попова, 1999]. Для обозначения таких группировок в экологической литературе нередко применяется термин гильдия [Root, 1967; Пианка, 1981]. Симпатричную совокупность популяций разных видов стрекоз принято называть “одонатокм-плексом” [Харитонов, 1994]. Комплекс – не случайный набор видов. Есть факты высокой повторяемости комплексов видов даже на весьма разнотипных водоемах. Для стрекоз рода *Sympetrum* выявлена закономерность: в одном локальном биотопе совместно летают четыре – пять видов, при этом в число доминантов входят не более трех и структура их доминирования может меняться [Попова, 2001в]. Подмечено, что смена структуры доминирования симпетрумов приходится на годы подъема численности стрекоз – это примерно каждый 5–7-й год, что укладывается в 5–6- и 7–8-летние мощные циклы.

Возможно, одним из решающих факторов становления комплексов служит эффективное разделение ниш симпатричными видами, которое эволюционно складывается в результате конкуренции [Реймерс, 1994]. При невысоких плотностях популяций виды рода *Sympetrum* распределяются в пространстве

более или менее локально – каждый в предпочитаемом им биотопе, в своей экологической нише (в соответствии с принципом конкурентного исключения). При высоких плотностях виды выходят за пределы своих биотопов, вторгаясь тем самым в чужие экологические ниши, что согласуется с парадоксом Дж. Хатчинсона (для двух и более видов) – они могут сосуществовать в одной экологической нише, используя одни и те же ресурсы. С учетом мозаичности ландшафтов Барабинской лесостепи (когда тесно переплетаются кустарниковые пойменные луга и лесные колки) все четыре вида симпетрумов обнаруживают большое перекрывание своих ниш, образуя как бы единую большую экологическую нишу, “супернишу”, в которой суммарная максимальная плотность популяций может достигать 25 особей/м² [Попова, 2001в].

Природные датчики времени. Для того чтобы эндогенный популяционный ритм оставался стабильным (неугасаемым) необходима его синхронизация с внешним подобным ритмом [Ердаков, 1991; Kausrud et al., 2008; Korpela et al., 2013; и др.]. В ходе исследования проведено сравнение циклов стрекоз (см. табл. 3) с некоторыми природно-климатическими ритмами их местообитания (см. табл. 4) – уровнем и зеркалом оз. Чаны, осадками и температурой воздуха, в выборе которых руководствовались их значимостью в жизни стрекоз [Бельшев и др., 1989].

Для стрекоз как амфибионтных насекомых особое место занимает водная среда. В умеренных широтах основная часть их жизненного цикла (1–3 года) приходится на водные преимагинальные фазы, тогда как лет имаго занимает наиболее благоприятный и короткий летний сезон. Плотность личиночных популяций, а в конечном итоге – имагинальных, непосредственно связана с водным режимом территории. В период подъема уровня воды увеличивается количество водоемов и улучшаются условия обитания в них личинок: уменьшается летний и зимний дефицит кислорода, снижаются масштабы их пересыхания и промерзания. Это, в свою очередь, приводит к росту числа местообитаний и выживаемости личинок, в результате возрастает численность популяций стрекоз. И, наоборот, в период снижения обводненности

территории численность стрекоз уменьшается. 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 [Экология..., 1986]. Например, установлено, что численность популяций стрекозы *Libellula quadrimaculata* L., 1758 имеет сильную зависимость от водного баланса оз. Чаны [Попова, Харитонов, 2010] и бывает максимальной через год-два после достижения максимального уровня воды.

В полосе высоких частот все рассматриваемые виды стрекоз имеют выраженные циклы численности (см. табл. 3). В ней все анализируемые природно-климатические факторы имеют также устойчивые и заметные по мощности ритмы (см. табл. 4). Возможно, циклы стрекоз в диапазоне 2–4,5 года хорошо приспособлены к динамике местных условий.

В полосе средних частот видовые спектры ритмов начинают дифференцироваться (см. табл. 3, 4). Вид *S. danae* может подстраиваться к 4–6-летней цикличности уровня и зеркала оз. Чаны, *S. flaveolum* – к близкому 8-летнему циклу осадков, *S. vulgatum* – к 5–7-летней цикличности уровня оз. Чаны и к 7-летней цикличности апрельских и июньских температур. *S. sanguineum*, имея промежуточные значения периодов, может подстраивать свои циклы почти одновременно к разным природным ритмам в диапазоне от 4 до 7 лет.

Значительные различия в приспособлениях к природной цикличности наблюдаются в полосе низких частот. Так *S. vulgatum* обладает мощным (доминирующим на спектре) 12-летним циклом численности. Этот ритм обретает устойчивость, подстраиваясь к подобному по значению циклу осадков (самые дождливые годы имеют здесь 12,6-летнюю цикличность), а также – к 12-летнему циклу динамики уровня оз. Чаны, так называемому “барабинскому” природному циклу. Повышение уровня озера каждые 11–13 лет, а также обильные осадки приводят к затоплению берегов, образованию временных водоемов и

в итоге – улучшению условий существования личинок. Видимо, именно такие условия – максимальное обилие водоемов и благоприятный водный режим – необходимы для успешного развития личинок *S. vulgatum*. Остальные три вида также зависят от гидрологических характеристик оз. Чаны, подстраиваясь к ним в других циклах.

Для *S. vulgatum* фиксируется самый большой период ритма в этой группе стрекоз – примерно 35-летний. Длина представленного ряда не позволяет вместить даже один такой цикл, поэтому проявлен он на спектре как пик с очень широким основанием, его истинное значение между 30 и 45 годами. Такой же цикл имеется в спектре колебаний уровня (42,7 года) и зеркала (39,4 года) оз. Чаны. А. М. Догановский [2007] отмечал, что на бессточном оз. Бол. Чаны имеются 40–42-летние флуктуации. По-видимому, это один из главных циклов изменений уровня системы озер Чаны и подстройка к нему может рассцениваться как наиболее эффективная адаптация к местным условиям.

В многолетней динамике *S. danae* имеется небольшой по мощности 18-летний цикл. В этой местности он может подстроиться к близкому 16-летнему ритму июньских температур (см. табл. 4). Июнь является ключевым месяцем в развитии личиночных популяций симпетрумов: личинки старших возрастов совершают последние линьки, идет накопление личинок финальных возрастов, готовых к выводу из водоемов. Возможно, *S. danae* для очередного пополнения своей в среднем невысокой численности делает ставку на стабильный и хороший прогрев воды в июне, приходящийся на каждые 16 лет, и для этих же целей вид синхронизируется с мощным 18-летним циклом колебаний уровня оз. Чаны.

В спектре многолетнего хода численности *S. flaveolum* доминирует по мощности приблизительно 24-летний цикл, близкий к брикнеровскому и хорошо проявленный на всей обширной площади Западной Сибири. Под его влиянием в Барабе изменяются фазы увлажнения ландшафта и сухие теплые времена сменяются прохладными и влажными [Фефелов, 1999]. Подстроиться под такую периодичность изменений климата весьма адап-

тивно, чему также могут способствовать 28-летние циклические изменения апрельских и майских температур.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

При унифицированной обработке материалов 31-летнего хода численности в популяциях четырех видов стрекоз рода *Sympetrum* построены спектры гармонических составляющих (циклов), рассчитаны их основные параметры (период, фаза, мощность). У всех спектров проявилась видовая специфика.

В высоких частотах межвидовые различия стрекоз рода *Sympetrum* проявлены очень слабо из-за сильного перекрывания значений параметров ритмов. В средних частотах межвидовых различий становится больше. Наибольшие значения мощности здесь приходится на 5-6- и 7-8-летние циклы; замечено, что изменения структуры доминирования в одонатокомплексах симпетрумов происходят с такой же частотой. В низких частотах различия между видами становятся еще заметнее: у *S. danae* проявлен 18,6-летний цикл небольшой мощности, у *S. flaveolum* – 24,4-летний, близкий к брикнеровскому и доминирующий по мощности, у *S. vulgatum* – 12- и примерно 35-летний циклы большой мощности. Только спектр *S. sanguineum* не содержит в полосе низких частот гармоник и имеет только один продолжительный и мощный ритм численности в полосе средних частот – 7,6-летний, что отчасти может обуславливать его малочисленность.

У видов стрекоз рода *Sympetrum* помимо различных циклов динамики численности имеются также сходные циклы. Данное сходство носит относительный характер, поскольку циклы различаются по соотношению мощностей и/или фаз. Так, сходные циклы с разными фазами могут указывать на определенные межвидовые взаимодействия, ведущие к разделению популяций симпатричных видов во времени. В результате, средне- и малочисленные виды достигают максимума своей численности на фоне ее минимума у многочисленных видов. Сходные циклы с одинаковыми фазами свидетельствуют о возможности видов наращивать свою численность синхронно с любым из близких видов. При-

чем, в зависимости от мощности гармоник, такая синхронность может выражаться как в повышении численности – например, при улучшении кормовой базы, так и в ее снижении – например, при нарастании конкурентной напряженности.

Виды стрекоз рода *Sympetrum* имеют (адаптивную) возможность подстроить свои мощные гармоник колебаний численности к соответствующим по периоду природно-климатическим факторам местности, в результате чего их популяционные ритмы не угаснут. Все виды симпетрумов могут синхронизировать колебания своей численности с 2-3- и 4-5-летними колебаниями местного климата. У каждого вида также обнаружилась своя специфическая синхронизация с важными для него природно-климатическими ритмами: у *S. danae* – с 18-летним уровнем оз. Чаны и с 16-летним июньских температур; у *S. flaveolum* – с 24-летним брикнеровским, с 8-летним осадков и с 28-летним апрельских и майских температур; у *S. vulgatum* – с 40-42-летним уровнем оз. Чаны, с 12-летним осадков и с 7-летним апрельских и июньских температур; у *S. sanguineum* – с 7,1-летним апрельских и июньских температур.

Сравнивая спектры симпатричных видов родов *Coenagrion* и *Sympetrum*, можно предположить следующую закономерность: чем более проявлено у видов сходство их экологических стандартов (как у стрекоз рода *Sympetrum*), тем более различимыми будут их частотные спектры (по числу циклов, значению периодов, мощности периодов, фазам).

Анализ спектральных характеристик многолетней динамики численности изученных видов (как внутри рода *Coenagrion*, так и внутри рода *Sympetrum*) с учетом их экологических особенностей наглядно показал приспособительный характер межгодовых популяционных колебаний: виды посредством своих ритмов подстраиваются друг к другу и к окружающей среде в соответствии с эволюционно наработанным опытом совместного проживания. Возможно, благодаря такой “ритмичной” настройке таксономически и экологически близкие виды могут сосуществовать в едином пространстве и времени.

Авторы искренне благодарят А. Б. Щербакову (ИСиЭЖ, г. Новосибирск) за помощь в сборе по-

левого материала, директора ИСиЭЖ СО РАН В. В. Глухова за идейное вдохновение на исследование и предоставление пакета программ спектрального анализа, А. В. Тарновского, разработчика программы “Harms”, за консультации по расчетам. Исследование поддержано РФФИ (грант № 18-04-00725а), а также Программой фундаментальных научных исследований (ФНИ) государственных академий наук на 2013–2020 гг., проект VI.51.1.7. (AAAA-A16-116121410123-1).

ЛИТЕРАТУРА

- Бельшев Б. Ф., Харитонов А. Ю., Борисов С. Н. и др. Фауна и экология стрекоз. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1989. 205 с.
- Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология. Особи, популяции и сообщества. М.: Мир, 1989. Т. 2. 667 с.
- Догановский А. М. Уровненный режим озер – интегральный показатель климатических и экологических изменений // Общество. Среда. Развитие (Terra Humana). 2007. № 1. С. 103–110.
- Дронзикова М. В. Поведение личинок *Libellula quadrimaculata* (Linnaeus, 1758) (Odonata, Libellulidae) и его изменение в онтогенезе // Евразият. энтомол. журн. 2010. Т. 9, вып. 2. С. 255–262.
- Дуванова И. А., Хицова Л. Н., Недосекин Ю. В., Дроздова В. Ф. К популяционному анализу механизмов динамики численности полевой мыши (*Apodemus agrarius* Pall., 1777) в условиях Липецкой обл. // Поволж. эколог. журн. 2009. № 1. С. 26–34.
- Ердаков Л. Н. Биологические ритмы и принципы синхронизации в экологических системах (хроноэкология). Томск: Изд-во Том. гос. ун-та, 1991. 216 с.
- Ердаков Л. Н. Биологические ритмы: особь, популяция, сообщество. Цикличность в живых системах. LAP LAMBERT Academic Publishing (01.07.2011) GmbH & Co.KG. 152 s.
- Киселев С. В., Ямборко А. В. Динамика численности средней (*Sorex caecutiens*) и равнозубой (*Sorex isodon*) бурозубок в бассейне Верхней Колымы // Зоол. журн. 2014. Т. 93, № 9. С. 1106–1116.
- Марпл-мл. С. Л. Цифровой спектральный анализ и его приложения. М.: Мир, 1990. 584 с.
- Мартынюк В. С., Владимирский Б. М., Темурьянц Н. А. Биологические ритмы и электромагнитные поля среды обитания // Бюл. ВСНЦ СО РАМН. 2007. № 2 (54). С. 143–146.
- Никольский Г. В. О некоторых современных проблемах в области изучения динамики численности животных // Зоол. журн. 1965. Т. XLIV, № 8. С. 971–983.
- Пианка Э. Эволюционная экология. М.: Мир, 1981. 400 с.
- Попова О. Н. Стрекозы рода *Sympetrum*: дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 1999. 261 с.
- Попова О. Н. Влияние климата на расселение и периоды лета стрекоз рода *Sympetrum* // Вестн. Челябинск. гос. пед. ун-та. Сер. 10. Экология. Валеология. Педагогическая психология. Челябинск, 2001а. № 2. С. 24–33.
- Попова О. Н. Зависимость распространения стрекоз рода *Sympetrum* от свойств личиночных местообитаний // Belyshevia. 2001б. Т. 1, № 1. С. 14–17.
- Попова О. Н. Роль межвидовых взаимодействий в распространении стрекоз рода *Sympetrum* (Odonata: Libellulidae) // Биологическая наука и образование в пед. вузах: мат-лы Всерос. конф. 11–12 мая 2001. Новосибирск, 2001в. С. 15–22.
- Попова О. Н. Население личинок стрекоз (Odonata) временного водоема // Евразият. энтомол. журн. 2010. Т. 9, вып. 2. С. 239–248.
- Попова О. Н., Смирнова Ю. А. Население водных насекомых лесостепных озер Барабы (юг Западной Сибири) // Сиб. эколог. 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. Динамика численности и миграции стрекозы *Libellula quadrimaculata* L., 1758 (Odonata, Libellulidae) // Евразият. энтомол. журн. 2010. Т. 9, вып. 2. С. 231–238.
- Попова О. Н., Харитонов А. Ю. Массовые репродуктивные кочевки стрекоз рода *Sympetrum* (Odonata, Libellulidae) // Зоол. журн. 2013. Т. 92, № 8. С. 893–900 [Popova O. N., Haritonov A. Yu. Mass reproductive wanderings of dragonflies of the genus *Sympetrum* (Odonata, Libellulidae) // Entomol. Rev. 2014. Vol. 94, N 1. P. 21–28].
- Попова О. Н., Харитонов А. Ю. Обнаружение топических группировок в одной из популяций стрекозы *Coenagrion armatum* (Charpentier, 1840) // Сиб. эколог. журн. 2014. № 2. С. 215–223 [Popova O. N., Haritonov A. Yu. Disclosure of biotopical groups in the population of the dragonfly *Coenagrion armatum* (Charpentier, 1840) // Contemporary Problems of Ecology. 2014. Vol. 7, N 2. P. 175–181].
- Попова О. Н., Харитонов А. Ю., Ердаков Л. Н. Цикличность многолетней динамики численности стрекоз рода *Coenagrion* (Odonata, Zygoptera) в бассейне озера Чаны // Экология. 2016а. № 1. С. 62–70 [Popova O. N., Haritonov A. Y., Erdakov L. N. Cyclicity of long-term population dynamics in damselflies of the genus *Coenagrion* (Odonata, Zygoptera) in the lake Chany basin // Rus. Journ. Ecol. 2016. Vol. 47, N 1. P. 74–81].
- Попова О. Н., Харитонов А. Ю., Анищенко О. В., Гладышев М. И. Экспорт биомассы и металлов из водных экосистем в наземные при вылете стрекоз (Insecta: Odonata) // Сиб. эколог. журн. 2016б. № 4. С. 557–574 [Popova O. N., Haritonov A. Yu., Anishchenko O. V., Gladyshev M. I. Export of biomass and metals from aquatic to terrestrial ecosystems via the emergence of dragonflies (Insecta: Odonata) // Contemporary Problems of Ecology. 2016. Vol. 9, N 4. P. 458–473].
- Реймерс Н. Ф. Экология. Теории, законы, правила, принципы и гипотезы. М.: Журнал “Россия Молодая”, 1994. 367 с.
- Рязанова Г. И. Внутривидовая территориальная конкуренция у личинок стрекоз: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 1998. 36 с.
- Савкин В. М., Двуреченская С. Я., Сапрыкина Я. В., Марусин К. В. Основные гидролого-морфометрические и гидрохимические характеристики озера Чаны // Сиб. эколог. журн. 2005. № 2. С. 183–192.
- Савкин В. М., Орлова Г. А., Кондакова О. В. Современный водный баланс бессточного озера Чаны // Геогр. и прир. рес. 2006. № 1. С. 123–131.

- Сербина Е. А., Харитонов А. Ю. Роль стрекоз в реализации жизненных циклов трематод семейства Prosthogonimidae в условиях лесостепных водоемов юга Западной Сибири // *Belyshevia*. 2001. Т. 1, № 1. С. 18–20.
- Сухачева (Смирнова) Г. А. Стрекозы западно-сибирской лесостепи и их трофические связи: дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 1989. 202 с.
- Сухачева Г. А., Харитонов А. Ю., Перевозчикова Т. Ю. Количественная оценка питания стрекоз // *Изв. СО АН СССР. Сер. биол. наук*. 1988. Вып. 3, № 20. С. 3–7.
- Телепнев В. Г., Ермаков Л. Н. Описание цикличности динамики численности в популяции глухаря (*Tetrao urogallus* L., 1758) при многолетнем ее мониторинге // *Сиб. экол. журн.* 2014. № 5. С. 703–710.
- Фефелов И. В. Динамика орнитофауны в дельте Селенги: экологические предпосылки, проблемы и перспективы // *Вестн. Бурят. ун-та. Сер. 2. Биология*. 1999. Вып. 2. С. 40–51.
- Харитонов А. Ю. Бореальная одонатофауна и экологические факторы географического распространения стрекоз: дис. ... д-ра биол. наук. М., 1991. 531 с.
- Харитонов А. Ю. Внутри- и межвидовые взаимодействия стрекоз (Insecta, Odonata) как фактор формирования видовых ареалов и стабилизации их границ // *Сиб. экол. журн.* 1994. № 4. С. 321–329.
- Чернявский Ф. Б., Лазуткин А. Н. Циклы леммингов и полевков на Севере. Владивосток: Изд-во ИБПС ДВО РАН, 2004. 150 с.
- Экология озера Чаны. Новосибирск: Наука, 1986. 270 с.
- Baker R. A., Mill P. J., Zawal A. Mites on Zygoptera, with particular reference to *Arrenurus* species, selection sites and host preferences // *Odonatologica*. 2007. Vol. 36, N 4. P. 339–347.
- Baker R. L., Elkin C. M., Brennan H. A. Aggressive interactions and risk of fish predation for larval damselflies // *J. Insect Behav.* 1999. Vol. 12, N 2. P. 213–223.
- Benard M. F., McCauley S. J. Integrating across life-history stages: Consequences of natal habitat effects on dispersal // *Am. Nat.* 2008. N 171. P. 553–567.
- Bjørnstad O. N., Stenseth N. C., Saitoh T., Lingjserde O. C. Mapping the regional transition to cyclicity in *Clethrionomys rufocanus*: Spectral densities and functional data analysis // *Res. Population Ecol.* 1998. Vol. 40, N 1. P. 77–84.
- Conrad K. F., Willson K. H., Whitfield K., Harvey I. F., Thomas C. J., Sherratt T. N. Characteristics of dispersing *Ischnura elegans* and *Coenagrion puella* (Odonata): Age, sex, size, morph and ectoparasitism // *Ecography*. 2002. N 25. P. 39–45.
- Corbet P. S. Dragonflies: Behavior and Ecology of Odonata. Colchester: Harley Books, 1999. 829 p.
- Dingemans N. J., Kalkman V. J. Changing temperature regimes have advanced the phenology of Odonata in the Netherlands // *Ecol. Entomol.* 2008. N 33. P. 1–9.
- GNU Octave. <http://www.gnu.org/software/octave/>
- Harabiš F., Dolný A. Ecological factors determining the density-distribution of Central European dragonflies (Odonata) // *Eur. Journ. Entomol.* 2010. N 107. P. 571–577.
- Harcourt D. G. Population dynamics of *Leptinotarsa decemlineata* (Say) in eastern Ontario // *Canad. Entomologist*. 1971. N 103. P. 1049–1061.
- Haritonov A., Popova O. Spatial displacements of Odonata in south-west Siberia // *Int. Journ. Odonatology*. 2011. Vol. 14, N 1. P. 1–10.
- Hassall C., Thompson D. J. The effects of environmental warming on Odonata: A review // *Ibid.* 2008. Vol. 11, N 2. P. 131–153.
- Hickling R., Roy D. B., Hill J. K., Tomas C. D. A northward shift of range margins in British Odonata // *Glob. Change Biol.* 2005. N 11. P. 502–506.
- Hottenbacher N., Koch K. Influence of egg size on egg and larval development of *Sympetrum striolatum* at different prey availability (Odonata: Libellulidae) // *Int. Journ. Odonatology*. 2006. Vol. 9, N 2. P. 165–174.
- Katayama M. Differential survival rates of damselfly larvae in the presence of newt and dragonfly predators // *Ibid.* 2013. Vol. 16, N 2. P. 177–182.
- Kausrud K. L., Mysterud A., Steen H., Vik J. O., Østbye E., Cazelles B., Framstad E., Eikeset A. M., Mysterud I., Solhøy T., Stenseth N. C. Linking climate change to lemming cycles // *Nature*. 2008. Vol. 456. P. 93–97.
- Korpela K., Delgado M., Henttonen H., Korpimäki E., Koskela E., Ovaskainen O., Pietiäinen H., Sundell J., Gyococo N., Huitu O. Nonlinear effects of climate on boreal rodent dynamics: Mild winters do not negate high-amplitude cycles // *Global Change Biol.* 2013. Vol. 19. P. 697–710.
- McCoy M. W., Barfield M., Holt R. D. Predator shadows: Complex life histories as generators of spatially patterned indirect interactions across ecosystems // *Oikos*. 2009. N 118. P. 87–100.
- McPeck M. A. Ecological factors limiting the distribution and abundances of Odonata // *Dragonflies and Damselflies* / ed. A. Córdoba-Aguilar. Oxford: University Press, 2008. P. 51–62.
- McPeck M. A., Peckarsky B. L. Life histories and the strengths of species interactions: Combining mortality, growth, and fecundity effects // *Ecology*. 1998. N 79. P. 867–879.
- Monitoring climatic change with dragonflies // *BioRisk* / ed. J. Ott. Sofia; Moscow: Pensoft, 2010. N 5. 286 p.
- Pierce C. L., Crowley P. H. Behavior and ecological interactions of larval Odonata // *Ecology*. 1985. Vol. 66, N 5. P. 1504–1512.
- Polle R. W. An Introduction to Quantitative Ecology. New York: McGraw-Hill Companies, 1978. 532 p.
- Rensburg A. Relative influence of prior life stages and habitat variables on dragonfly (Odonata: Gomphidae) densities among lake sites // *Diversity*. 2011. N 3. P. 200–216.
- Rensburg A. J., Turner M. G. Aquatic and terrestrial drivers of dragonfly (Odonata) assemblages within and among north-temperate lakes // *J. N. Am. Benthol. Soc.* 2009. Vol. 28, N 1. P. 44–56.
- Root R. B. The niche exploitation pattern of the blue-gray gnatcatcher // *Ecol. Monogr.* 1967. N 37. P. 317–350.
- Sahlén G., Haase S., Suhling F. Morphology of dragonfly larvae along a habitat gradient: Interactions with feeding behaviour and growth (Odonata: Libellulidae) // *Int. Journ. Odonatol.* 2008. Vol. 11, N 2. P. 225–240.
- Sinclair A. R. E. Regulation and population models for a tropical ruminant // *East African Wildlife Journ.* 1973. N 11. P. 307–316.

- Stoks R., Córdoba-Aguilar A. Evolutionary ecology of Odonata: A complex life cycle perspective // Ann. Rev. Entomol. 2012. N 57. P. 249–265.
- Stoks R., De Block M., McPeck M. A. Alternative growth and energy storage responses to mortality threats in damselflies // Ecol. Lett. 2005. N 8. P. 1307–1316.
- Suhling F., Suhling I., Richter O. Temperature response of growth of larval dragonflies – an overview // Int. Journ. Odonatol. 2015. Vol. 18. N 1. P. 15–30.
- Symonides E. The structure and population dynamics of psammophytes on inland dunes // Ekol. Polska. 1979. N 27. P. 191–234.
- Varley G. C., Gradwell G. R. Population models for the winter moth // Symp. of the Royal Entomol. Soc. of London. 1968. N 9. P. 132–142.
- Wildermuth H., Martens A. The feeding action of *Forcipomyia paludis* (Diptera: Ceratopogonidae), a parasite of Odonata imagines // Int. Journ. Odonatol. 2007. Vol. 10, N 2. P. 249–255.

Cyclicity of Long-Term Population Dynamics in Dragonflies of the Genus *Sympetrum* (Odonata, Anisoptera) in the Lake Chany Basin

O. N. POPOVA, A. Yu. HARITONOV, L. N. ERDAKOV

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

The work is directed on proceeding study of cyclicity of long-term (1980–2010) population dynamics in odonates in the lake Chany basin (the south of Western Siberia). Four sympatric species of the genus *Sympetrum* were investigated with using of spectral analysis method. The cycle spectra of population dynamics have been constructed for each species, and the basic parameters of these cycles (period, phase, power) are calculated. The special number cycles were found in each species. Interspecific distinctions amplified in the direction from high to low frequencies of the spectrum. In cases of similar cycles an interspecific distinction was shown in the ratio of cycle powers and/or phases: identical phases can indicate ability of species to increase their number synchronously with any of close species, different phases can indicate opportunity in small species to reach its number maximum against number minimum at numerous species. Comparison of sympatric species spectra of the genera *Coenagrion* and *Sympetrum* has led to the conclusion that the more similarity in environmental standards among species inside genus (as at *Sympetrum*), the more specific the species frequency spectra.

All species of the genus *Sympetrum* can synchronize their number fluctuations with 2–3 and 4–5-years' fluctuations of the local climate. Also the specific synchronization with important nature-climatic rhythms was found at each species: at *S. danae* – with 18-year rhythm of the lake Chany level and with 16-year of June temperatures; at *S. flaveolum* – with 24-year briknerovsky, with 8-year of rainfall and with 28-year of April and May temperatures; at *S. vulgatum* – with 40–42-year of the lake Chany level, with 12-year of rainfall and with 7-year of April and June temperatures; at *S. sanguineum* – with 7-year of April and June temperatures. Perhaps, in the long-term number fluctuations of species the adaptation mechanism of species to each other and to environment is concluded.

Key words: Odonata, *Sympetrum* spp., long-term population dynamics, population cycles, spectral analysis, Western Siberia, lake Chany basin, Barabinsk forest-steppe.