

Динамика численности и миграции стрекозы
Libellula quadrimaculata L., 1758 (Odonata, Libellulidae)

Population dynamics and migration in the dragonfly
Libellula quadrimaculata L., 1758 (Odonata, Libellulidae)

О.Н. Попова, А.Ю. Харитонов
O.N. Popova, A.Yu. Haritonov

Институт систематики и экологии животных СО РАН, ул. Фрунзе 11, Новосибирск 630091 Россия. E-mail: pc@eco.nsc.ru.
Institute of Systematics and Ecology of Animals, Russian Academy of Sciences, Siberian Branch, Frunze str. 11, Novosibirsk 630091 Russia.

Ключевые слова: стрекозы, четырёхпятнистая стрекоза, популяционная динамика, миграции.

Key words: dragonflies, *Libellula quadrimaculata*, population dynamics, migrations.

Резюме. Приводятся многолетние данные по численности популяций и пространственному распределению стрекозы *Libellula quadrimaculata*, полученные на базе стационара ИСиЭЖ СО РАН в районе озера Чаны. Численность *L. quadrimaculata* за 40-летний период наблюдений колебалась с большой амплитудой: минимальная плотность популяции отличалась от максимальной в 250 раз — от 0,04 до 10 особей на м². Выявлена циклическая корреляция численности стрекоз с уровнем обводнённости региона. Численность стрекоз бывает максимальной через год – два после достижения максимального уровня воды. Описываются параметры крупной мигрирующей стаи *L. quadrimaculata*, наблюдавшейся в юго-западной части Западно-Сибирской равнины в долине р. Ишим. Причиной массовых миграций стрекоз считается чрезмерный рост плотности популяций. В результате происходит массовое выселение особей из мест обитания, что оптимизирует плотность популяций и увеличивает вклад стрекоз в миграцию химических элементов и органического вещества из водоёмов в наземные экосистемы.

Abstract. The long-term data of population dynamics and spatial distribution of the dragonfly *Libellula quadrimaculata* are provided. The main research was conducted at the ISEA SO RAN Biological Station near Chany Lake. Counts of dragonflies, conducted from 1972 to 2009, demonstrated that *L. quadrimaculata* population size varied significantly during this period, the minimum density being 250 times lower than the maximum one (i.e. 0.04 v. 10 specimens per 1 m²). The population density correlates with the water supply of the region, the dragonfly numbers reaching their highest values in one or two years after a maximum water level. A mass migration in *L. quadrimaculata* which occurred in the southwestern part of the West-Siberian Plain in the Ishym River Valley, is described in detail. The motive for the mass migrations is an excessive growth in population density. As a result, a mass exodus from native habitats take place which not only optimizes their population size but also increases the input of chemical elements and organic matter into the soil ecosystem from eutrophic water bodies.

Введение

Четырёхпятнистая стрекоза *Libellula quadrimaculata* Linnaeus, 1758 имеет обширный циркумбореальный ареал и в евро-азиатской его части относится к числу наиболее многочисленных стрекоз, летающих в первой половине лета. Личинки этого вида способны развиваться в разнообразных водоёмах, кроме быстротекущих рек и горько-солёных озёр. Жизненный цикл пластичный, в условиях умеренных широт считается двухгодичным [Бельшев, 1973; Харитонов, 1991], южнее — в Средней Азии — одногодичным [Борисов, 2006, 2007]. На юге Западной Сибири отмечены оба варианта жизненного цикла: как одногодичный, так и двухгодичный. Количество яиц, откладываемых самкой, колеблется от 500 до 2000; время их развития — от 5 до 80 дней; процесс выхода личинок из одной яйцекладки растягивается до 15 дней; личинки за период развития проходят от 10 до 12 возрастов [Станёните, 1966; Дронзикова, 2000]. Эврипотность, высокая плодовитость и поливариантность разных этапов онтогенеза обеспечивают виду успешное выживание даже в суровых и нестабильных условиях Западно-Сибирской равнины. Вместе с тем, популяции вида подвержены сильным колебаниям численности и отличаются высокой миграционной активностью, иногда выливающейся в массовые перелёты, беспрецедентные для стрекоз по своим масштабам. Эти массовые перелёты всегда привлекали внимание, и около 100 научных публикаций содержат информацию по перелётам *L. quadrimaculata*.

Наибольшее количество опубликованных материалов относится к густо населённой территории Европы, где за 200-летний период наблюдалось более 20 случаев крупномасштабных перелётов четырёхпятнистых стрекоз [Bemmelen, 1854; Hagen, 1861; Fraenkel, 1932; Corbet, 1962 и др.]. Наиболее

впечатляющий случай перелёта стрекоз этого вида зафиксирован в июне 1900 г. в окрестностях города Антверпена. По описанию В. Кобельта [1903] «...авангард их показался в 7 часов утра, а валовый пролёт происходил с 9 до 11 часов. Пролёт привёл в смущение весь город, так как насекомые тянули всего в расстоянии 1–2 метра над землей, наткнулись на проходивших людей и вскоре прекратили всякое сообщение по улицам; в пригородах они покрыли почву таким толстым слоем, что экипажи не могли двигаться». Обзор миграций этого вида был сделан Г. Дюмоном и Б. Хиннекинтом [Dumont, Hinnekint, 1973] после массового лёта четырёхпятнистых стрекоз в Западной Европе в 1971 г., когда к сбору информации о движении мигрирующих стай в Нидерландах и Бельгии были привлечены сотни добровольных наблюдателей. Количество публикаций по миграциям этого вида в России (в границах бывшей империи) не превышает трёх десятков, из которых менее десяти касаются Сибири.

Большинство публикаций содержат лишь наблюдения за перемещениями и поведением мигрирующих стрекоз и только в единичных работах делаются попытки объяснить это явление. Так, В.Н. Родзянко [1892] описал массовый лёт четырёхпятнистой стрекозы в Полтавской губернии и предположил, что причиной миграций служат видовые поведенческие особенности — склонность молодых имаго этого вида следовать за полётом первых особей, что при высокой численности насекомых может приводить к образованию крупных стай. Наиболее широкомасштабные перелёты *L. quadrimaculata* на территории нашей страны наблюдались весной и в начале лета 1914 г., когда огромные стаи *L. quadrimaculata*, иногда с небольшой примесью других видов, наблюдались по всей западной половине Российской империи, включая Западную Сибирь и Казахстан. Направления движения стай были различными в разных регионах и в целом достоверно не ориентированы по сторонам горизонта [Аделунг, 1914; Шарлеман, 1914; Аверин, 1915; Колосов, 1915; Баргенов, 1919]. Авторы описаний этих миграций отмечали почти повсеместную необычно высокую численность этого вида и причину массовых перелётов также видели в подражательном поведении стрекоз, побуждающем их к совместным полётам. Следующее сообщение о массовом появлении четырёхпятнистых стрекоз в Западной Сибири было сделано для окрестностей города Тобольска [Самко, 1929].

Б.Ф. Бельшев в 1948 г. наблюдал массовый лёт *L. quadrimaculata* в долине р. Обь близ устья р. Чарыш. Подробное описание этого явления и анализ проблемы миграций стрекоз в целом он сделал в своей докторской диссертации и монографии «Стрекозы Сибири» [Бельшев, 1963, 1973]. В этом первом для Сибири детальном описании миграций стрекоз отмечено несколько необычных фактов. Скопления стрекоз летели с северо-востока на юго-запад, то есть из избыливающей водоёмами территории долины Оби в сторону сухих степей Казах-

стана. В день наблюдения миграции (14 июня 1948 г.) лёт начался необычно рано — в 5 часов утра, хотя в это время стрекозы в норме ещё не проявляют двигательной активности. Оценить примерный объём стаи не удалось, но ширина её составляла несколько десятков километров, высота простиралась от поверхности земли до примерно 20 м (наиболее плотный слой — на высоте 6–8 м), интенсивный лёт наблюдался в течение 2,5 часов, однако отдельные стайки и одиночные насекомые продолжали лететь в том же направлении на протяжении почти всего дня [Бельшев, 1963].

Опираясь на свои наблюдения за массовым лётом стрекоз и литературные данные, Б.Ф. Бельшев предложил объяснение возникновения миграций стрекоз, сводящееся к четырём основным положениям. Во-первых, массовой миграции должно предшествовать несколько лет с благоприятными условиями личиночного развития, что приводит к росту численности популяции. Во-вторых, когда численность достигает высокого уровня, должен произойти одновременный массовый выплод имаго. Такую синхронизацию метаморфоза может обеспечить затяжная холодная весна, приводящая к накоплению в водоёмах большого числа готовых к окрылению личинок. Возможное после этого резкое потепление провоцирует одновременное появление множества имаго. В-третьих, в силу подражательного поведения молодых имаго, любая первая взлетевшая стрекоза увлекает за собой соседних особей, что приводит, по принципу «бегущей волны», к одновременному взлёту массы насекомых, совместно пускающихся в первый полёт. В-четвёртых, единое направление лёта задаётся гелиотропностью молодых стрекоз, летящих в ту сторону, куда они были ориентированы положением солнца перед взлётом. Отсюда, якобы, большинство стай летит на северо-запад (хотя при анализе всех описанных фактов не выявляется достоверного предпочтения этого направления), так как полёт начинается обычно в утренние часы, а с вечера все стрекозы оказываются сориентированными в сторону заходящего солнца. В последнем объяснении есть серьёзное противоречие: получается, что гелиотропность взлетающих насекомых ориентирует их не на реально восходящее на востоке солнце, а на его вчерашнее предзакатное положение.

Таким образом, первые три положения вполне убедительны, но четвёртое вызывает сомнение. Однако никто пока не предложил других удовлетворительных объяснений направления летящих стай. Существует мнение, что это направление задаётся движением воздуха и стрекозы летят по ветру, однако более чем в половине описанных в литературе случаев и почти во всех наших наблюдениях стрекозы двигались под тем или иным углом к направлению ветра, а чаще всего, против ветра. По крайней мере, так происходит в приземном слое воздуха, хотя на больших высотах действительно существует перенос стрекоз ветром [Corbet, 1984, 1999].

Нами массовый лёт четырёхпятнистых стрекоз наблюдался в 1981 г. на юге Ишимской равнины в Северном Казахстане; в 1988, 1998 и 2003 гг. в Барабинской низменности в районе озера Чаны. Во всех наблюдавшихся нами и известных из литературы случаях бросается в глаза разнообразие поведения одного и того же вида стрекоз во время миграций. Насекомые могут двигаться как плотной массой, так и рассеянным строем, широким фронтом в несколько километров или узкой лентой лишь в два-три десятка метров, на разных высотах, компактно или растянуто во времени — миграция может продолжаться от немногих минут до нескольких дней. Полёт насекомых может быть длительным и безостановочным, может прерываться для отдыха и кормёжки, включать элементы охотничьего и репродуктивного поведения. В мигрирующих стаях могут быть насекомые разного возраста, и хотя многие авторы отмечают присутствие преимущественно молодых имаго, мы в наиболее крупных миграциях наблюдали в основном половозрелых особей. Всё это заставляет предполагать, что миграции четырёхпятнистых стрекоз — сложное и многокомпонентное явление, для которого вряд ли можно найти простое и универсальное объяснение.

В течение многолетнего изучения динамики численности, поведения и пространственного распределения *L. quadrimaculata* в Западной Сибири нами получены материалы, которые могли бы внести вклад в обсуждение по-прежнему актуальной проблемы миграций стрекоз.

Материалы и методы

Исследования проведены в период с 1969 по 2009 гг. на базе Чановского стационара Института систематики и экологии животных СО РАН, расположенного на барабинском участке западно-сибирской лесостепи в районе озера Чаны. Часть материалов получена при эпизодических экспедиционных работах по всему югу Западно-Сибирской равнины от Зауралья до Алтайского края. На стационаре ежегодно оценивались пространственное распределение и плотность популяции четырёхпятнистой стрекозы на модельной территории с различными биотопами: разнотравный луг с зарослями кустарников на опушке берёзового леса, залежь с искусственными лесопосадками и прилегающий к озеру оstepнённый луг.

Применялись следующие основные методы исследований: мечение стрекоз цветными метками на крыльях, в том числе с повторным отловом для расчёта плотностей популяций; визуальный учёт на маршрутах; регулярный сбор экзувиев на учётных площадках; сбор личинок гидробиологическим сачком и водным биоценометром. В качестве вспомогательных методов использовались: учёт стрекоз на автомобильных и мотоциклетных маршрутах; отлов сачком, установленном на автомобиле; определение динамической плотности стрекоз, т.е.

учёт количества пролётов насекомых за определенное время через размеченные площадки в разных биотопах; плавающие ловушки для сбора окрыляющихся имаго; садки на дне пересыхающих водоёмов для сбора личинок, перенёсших высыхание и промерзание водоёмов; фото- и видео регистрация результатов.

Данные для расчёта плотности популяций были получены в основном двумя методами — визуальными учётами на трансектах и методом мечения — выпуска — повторного отлова. Учёты на трансектах проводились на протяжении всего сезона через каждые 2–10 дней, в периоды максимальной сезонной активности стрекоз — ежедневно в середине дня. Суммарная длина трансект составляла 5750 м, ширина — 2 м, соответственно площадь при полном учёте — 11500 м². Учётчик шёл со скоростью примерно 4 км в час, регистрируя всех стрекоз, которые взлетали в пределах трансекты или пересекали её. Информация на ходу записывалась на портативный диктофон. Число одновременно летающих видов стрекоз не превышало 7, обычно составляло 3–4, и их удавалось, при соответствующем навыке, идентифицировать в полёте. Количество всех встреченных стрекоз делилось на площадь трансекты, и таким образом примерно оценивалась плотность популяции *L. quadrimaculata* и сопутствующих видов в разных биотопах в пределах исследуемой территории. Учёты суммировались по декадно, ежемесячно и за весь сезон, соответственно для каждого из этих временных интервалов отмечалась максимальная плотность популяций и рассчитывалась средняя плотность популяций. Результат среднесезонных расчётов для *L. quadrimaculata* в местах концентрации в экотоне разнотравный луг — берёзовый лес показан на рисунке.

Для уверенности в том, что учёты на трансекте реально отражают плотность популяции, на пике численности ежегодно проводилась оценка плотности методом мечения и повторного отлова. Например, 12 июня 2003 г. с 8 до 14 часов на площадке 200 м длиной и 50 м шириной (10000 м²) на опушке берёзового леса было помечено 450 особей *L. quadrimaculata*. На следующий день на этой же территории было отловлено также 450 особей, 5 из которых оказались мечеными. Расчёт плотности производился по формуле $N = M \times n / m$, где N — число особей на исследуемой территории, M — число помеченных особей, n — число повторно отловленных, m — число меченых среди повторно отловленных. Отсюда $N = 450 \times 450 / 5 = 40500$ особей. Разделив это количество на площадь, в пределах которой производилось мечение, получаем примерно 4 особи/м². В этот же день 13 июня в 8 утра при прохождении трансекты, пересекающей площадку, где проводилось мечение, на отрезке в 200 м было зарегистрировано 1800 особей *L. quadrimaculata*. При ширине трансекты в 2 м плотность популяции четырёхпятнистой стрекозы в этом биотопе составила $1800/400 = 4,5$ особи/м².

Аналогичные учёты были проведены в июне 2004 на той же территории, но площадка, в пределах которой проводилось мечение, была увеличена в 2 раза и составила 20000 м². 10 июня 2004 г. было помечено 500 стрекоз, на следующий день в этом месте повторно отловлено столько же, в том числе 4 меченых. Расчёт по приведённой выше формуле показал, что число стрекоз в пределах площадки составило 62500 особей, или примерно 3 особи/м². При проведении утром этого же дня учёта на 200-метровой трансекте, проходящей через площадку, было учтено 1400 стрекоз. Разделив это число особей стрекоз на площадь трансекты (400 м²), получаем плотность примерно равную 3,5 особи/м². Во всех случаях оценка плотности популяции стрекоз, сделанная разными методами, дала близкие результаты, хотя оценка методом мечения повторного отлова оказывается иногда несколько заниженной.

Результаты

Динамика численности чановской локальной популяции *L. quadrimaculata* на барабинском участке западно-сибирской лесостепи

Ежегодные с 1972 по 2009 год количественные учёты показали, что численность *L. quadrimaculata* за этот период колебалась с большой амплитудой. Минимальная плотность популяции отличалась от максимальной в 250 раз — от 0,04 до 10 особей на м². Плотность популяции четырёхпятнистой стрекозы коррелирует ($r = 0,9$) с водным балансом озера Чаны, по которому можно судить об уровне обводнённости всего региона (рис. 1). Один цикл колебания уровня озера, связанный с его водным балансом, занимает в среднем около 8 лет. Числен-

ность стрекоз бывает максимальной через год — два после достижения максимального уровня воды. Это может быть объяснено тем, что в период подъёма уровня воды увеличивается количество водоёмов и улучшаются условия обитания в них, то есть уменьшается летний и зимний дефицит кислорода, снижаются масштабы их пересыхания и промерзания. Это приводит к росту числа местообитаний и выживаемости личинок, в результате возрастает численность популяции стрекоз. В период падения уровня обводнённости снижается и численность стрекоз. В годы с наибольшей плотностью популяции стрекоз отмечена и их максимальная миграционная активность.

При низкой плотности популяции распределение *L. quadrimaculata* по разным биотопам было относительно равномерным, при высокой плотности наблюдалась агрегация стрекоз по окраинам берёзовых лесов и вдоль полезачитных лесополос. Иногда такие агрегации приводили к аномальному скучиванию насекомых на ограниченном пространстве. Максимальная плотность популяции четырёхпятнистой стрекозы за весь период мониторинга наблюдалась в 1988 г. В первых числах июня этого года вдоль края берёзового леса скопилось множество стрекоз. В дневные часы, когда насекомые были максимально активны, в поле зрения одновременно находилось до двух тысяч хаотично летающих стрекоз, шуршание крыльев которых создавало непрерывный шумовой фон. В ранние утренние часы стебли трав, ветви деревьев и кустарников были облеплены мокрыми от росы стрекозами. Подсчёт стрекоз в кустарниковых зарослях показал, что плотность их скопления здесь составляла в среднем 210 особей/м². На одном кусте шиповника, занимающем объём примерно в один кубический метр, было насчитано 480 особей *L. quadrimaculata*. В куртинах сухих прошлогодних стеблей крапивы,

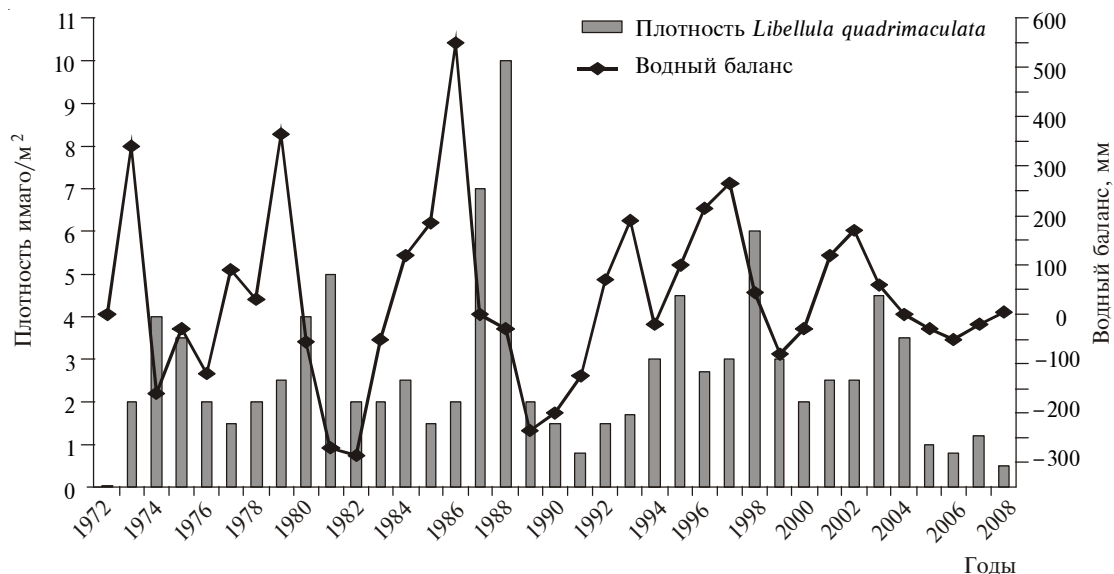


Рис. 1. Многолетняя динамика водного баланса оз. Чаны и плотности популяции *Libellula quadrimaculata*.
Fig. 1. Long-term dynamics of water balance in Chany Lake and population density of *Libellula quadrimaculata*.

покрытых гирляндами стрекоз, плотность их агрегации достигала 500 особей на м². На открытых пространствах в стороне от леса количество насекомых было во много раз меньше.

Учёт мечением с повторным отловом показал, что средняя плотность популяции в этот момент составила 10 особей/м². Примерно такое же значение плотности было получено при проведении учёта с помощью большого сачка, установленного на автомобиле, быстро проезжающем через скопления стрекоз по определённому маршруту. Агрегация с такой плотностью была связана с берёзовым лесом, вытянутым узкой лентой вдоль края дельты реки Каргат, и общая площадь этой агрегации занимала примерно 400 тыс. м², то есть количество стрекоз в этом скоплении можно оценить примерно в 4 млн. особей. При среднем живом весе одной четырёхпятнистой стрекозы в 0,31 г, вся масса скопления составляла примерно 1240 кг.

Столь большое скопление стрекоз сохранялось с 3 по 7 июня, 8 июня при ясной погоде и юго-западном ветре около 5 м/с агрегация стрекоз начала быстро уменьшаться. С этого же дня на контролируемой нами территории перестали попадаться помеченные ранее стрекозы. В течение последующих пяти дней можно было наблюдать, как хаотичные до этого полёты стрекоз начинали приобретать всё большую направленность, отдельные особи и группы разной численности улетали преимущественно в южном и юго-западном направлении, не образуя при этом явных стай. Все эти дни сохранялась устойчиво ясная погода с ветром в дневные часы до 5–7 м/с, дувшего преимущественно с юго-запада, то есть навстречу основного направления отлёта насекомых. К середине июня плотность популяции снизилась более, чем в 10 раз — до 0,7 особей на м².

Все эти дни в соседних берёзовых лесах и на отдельных лесополосах наблюдались сходные по плотности скопления четырёхпятнистых стрекоз, так же начавшие 8–9 июня резко уменьшаться в связи с возникшим движением отдельных особей в южном и юго-западном направлении. По свидетельству многих очевидцев, агрегации и перемещения стрекоз наблюдались в тот год во многих местах западносибирской лесостепи. В частности, в середине дня 18 июня 1998 г. «большую стаю стрекоз, напоминающую тёмное облако» наблюдали жители Купинского района в сухой степи на границе Новосибирской области и Казахстана. Вечером того же дня в этой местности разразилась гроза. Сопоставление всех этих данных допускает предположение, что миграционные потоки четырёхпятнистых стрекоз обычно состоят из разрозненно движущихся насекомых и не формируются в большие стаи.

Крупные агрегации четырёхпятнистой стрекозы формировались в тех же самых биотопах также в 1998, 2003 и 2004 годах. Максимальная плотность локальной популяции регистрировалась в кон-

це первой декады июня и составляла в 1998 г. — 6, а в 2003 г. — 4,5 особи/м². В 2004 г. максимум был отмечен в середине первой декады июня — 3,5 особи/м² (рис. 1). К середине июня скопления сильно разреживались и в них исчезали меченые стрекозы. Динамическая плотность стрекоз, то есть количество пролётов насекомых за определённое время через размеченные площадки, снижалась в 15–20 раз. Направления полётов, достоверно не различающиеся по сторонам горизонта в период формирования скопления и на его максимуме, в период рассеивания скопления в 55–80 % случаев были ориентированы на юг и юго-запад.

В скоплениях *L. quadrimaculata* в тех или иных количествах присутствовали также *Leucorrhinia pectoralis* (Charpentier, 1825) и *L. rubicunda* (Linnaeus, 1758). В 1988 г. они составляли 0,8 % от всего скопления стрекоз, в 2003 г. — 1,9 %, но в 2004 г. составляли половину скопления. Так, при мечении всех представителей семейства Libellulidae 2–3 июня 2004 г. в общей сложности было отловлено 600 особей *L. quadrimaculata* и 670 особей *Leucorrhinia* (75 % *L. rubicunda* и 25 % *L. pectoralis*). В этом скоплении было также необычное соотношение полов с преобладанием самок: у *L. quadrimaculata* самки составляли 71 %, у *L. pectoralis* — 58 %, а у *L. rubicunda* — 99 %. Во все остальные годы наблюдений соотношение полов было близко к 1. Судьба этого смешанного скопления была такой же, как и во всех остальных случаях — к середине июня оно рассеялось и количество стрекоз на месте прежней агрегации уменьшилось почти в 20 раз.

МАССОВАЯ МИГРАЦИЯ ЧЕТЫРЁХПЯТНИСТЫХ СТРЕКОЗ В СЕВЕРНОМ КАЗАХСТАНЕ

В 1981 г. нами наблюдался заслуживающий описания массовый лёт четырёхпятнистой стрекозы в Северном Казахстане в подзоне умеренно засушливых степей в правобережье реки Ишим (52° 58' N, 66° 39' E). На плоской равнине, засеянной пшеницей, 1 июля 1981 г. около полудня при температуре воздуха 23 °С, переменной облачности и слабом ЮЮЗ ветре не более 5 м/с на северной стороне горизонта показалась тёмное облако, которое двигалось навстречу ветру и вначале было принято людьми за грозовую тучу. Когда облако приблизилось, обнаружилось, что оно представляет собой большую стаю стрекоз. Фронт приближающейся массы насекомых составлял не менее 1 км в ширину, оценить его длину не представилось возможным. Нижний край стаи двигался на высоте 3–4 м над землёй, толщина летящего слоя насекомых составляла не менее 20 м. В момент прохождения стаи через точку наблюдения ветер внезапно резко усилился и перерос в шквал, порывы которого достигали 25 м/с. Движения летящих насекомых стали более быстрыми и хаотичными, стая начала резко снижаться, прижимаясь к земле, но шквальный ветер подхватывал насекомых и в считанные минуты

рассеял стаю. Часть насекомых унесло за пределы видимости, множество из них забило ветром в пшеничную поросль. В районе настигшей стаю катастрофы среди полей возвышалось здание зернохранилища, торцовая стена которого шириной 15 и высотой 5 м оказалось на пути несомых ветром стрекоз. Большое число насекомых разбивалось об эту стену и в результате из стаи оказался вычленен сектор, соответствующий размеру этой стены. Через несколько минут разразилась гроза. После грозы перед стеной зернохранилища был обнаружен слой мёртвых и травмированных стрекоз, толщина которого составляла в среднем 20 см. Это дало возможность провести подсчёт количества стрекоз, вычлененных препятствием из стаи, и примерно оценить количество насекомых, составлявших эту стаю в целом. На земле возле стены на одном квадратном метре (было просчитано 10 площадок по 1 м² каждая) находилось в среднем по 7450 насекомых. Площадь, покрытая ими, составляла около 60 м², то есть препятствие длиной 15 м вычленило из стаи примерно 447000 насекомых. Шквал сплюснул стаю, прижав её к земле, но ширина её при этом не только не сузилась, а скорее увеличилась, и оценить эти параметры более точно не представляется возможным. Если принять ширину всей стаи за 1000 м (минимальная оценка!), сектор в 15 м, содержащий около 0,5 миллиона стрекоз, составит примерно 1/66 её часть, а количество насекомых во всей стае соответственно около 30 млн. особей. В момент катаклизма немалая часть стрекоз была пронесена выше препятствия, уклонилась от столкновения или, получив травмы, упала на каком-то расстоянии от стены, возле которой впоследствии был проведён учёт; верхний слой погибших стрекоз частично был разнесён ветром. Поэтому сделанный подсчёт представляется заниженным по крайней мере в 3–4 раза и истинное количество стрекоз в стае должно приближаться к 100 млн. особей. Очень грубая оценка массы этой стаи, исходящая из средней массы одного насекомого в 0,31 г, даёт величину порядка 30 тонн¹. Идентификация собранных стрекоз показала, что 98 % стаи составлял вид *Libellula quadrimaculata*; 1,6 % — *Leucorrhinia pectoralis*; 0,38 % — *L. rubicunda*, и 0,02 % — *Cordulia aenea*. Соотношение полов всех видов было близко к 1. Большинство особей *L. quadrimaculata* были вполне взрослыми и лишь примерно десятая часть из них имела ювенильные признаки окраски. Все просмотренные *Leucorrhinia* и *Cordulia* также были взрослыми.

Гельминтологическое вскрытие 50 экземпляров *L. quadrimaculata* показало, что 8,5 % обследован-

ной выборки стрекоз содержало в тканях метацеркарии трематод рода *Prosthogonimus* с интенсивностью инвазии от 2 до 16 паразитов.

В радиусе нескольких десятков километров от этого места крайне мало водоёмов, пригодных для развития стрекоз, и полёт стаи примерно был направлен с севера на юг в сторону почти безводных сухих степей и полупустынь Казахстана. Вместе с тем, по всей лесостепной зоне, лежащей примерно в 150 км севернее и очень богатой водоёмами, в этом году в течение всего июня отмечалась высокая численность четырёхпятнистых стрекоз. К концу июня в лесостепи неоднократно регистрировались кочующие в разных направлениях скопления стрекоз этого вида, забивавшие радиаторы автомобилей на отдельных участках автодорог.

Обсуждение

Многолетние стационарные наблюдения показали, что во все годы с высокой плотностью популяции *L. quadrimaculata* отмечалось повышение их миграционной активности. Эта активность развивается поэтапно. На первом этапе происходит интенсивный разлёт от водоёмов и концентрация стрекоз в полезащитных лесополосах, берёзово-осиновых колках, тростниковых зарослях или иных участках ландшафта с древесной, кустарниковой или высокорослой травянистой растительностью. В таких локальных агрегациях скапливаются преимущественно молодые, но в целом разновозрастные имаго четырёхпятнистой стрекозы, к которым в том или ином количестве могут присоединяться разнокрылые стрекозы других видов.

Когда скопление насекомых достигает максимума, какой-то критической величины, начинается второй этап — их массовый отлёт из агрегаций. Однако происходит отлёт не одновременно и миграционные потоки четырёхпятнистых стрекоз обычно состоят из разрозненно движущихся насекомых и не формируются в большие стаи. Тем более маловероятно предположение Б.Ф. Бельшева [1963] и ряда других авторов о том, что движение большой массы насекомых начинается одновременно и является их первым полётом после окрыления. По ходу миграции в неё могут вовлекаться другие локальные популяции.

Видимо, образование больших плотных стай можно расценивать как третий этап миграции. Происходит он в качестве редкого и незакономерного явления, возникающего под действием каких-то неизвестных факторов, в том числе, возможно, атмосферных процессов. На эту мысль наводит то

¹ Попытки оценок количества насекомых в мигрирующих стаях очень немногочисленны и примерны, но всегда впечатляющи. Например, Фонтэн, наблюдавший грандиозный перелёт стрекоз в районе города Ат в Бельгии, оценил их численность «в несколько сот миллионов стрекоз» (цитируется по Корнелиусу, 1866). Сам Корнелиус [1866] при описании перелёта стрекоз 19 мая 1862 г. у г. Метмана в Германии сделал расчёт, согласно которому мигрирующая стая стрекоз содержала 2 400 000 000 особей. Возможно, этот расчёт преувеличен, но в любом случае порядок величин в 100 и более миллионов особей, по-видимому, вполне соответствует действительности.

обстоятельство, что появление больших стай стрекоз часто сопровождается грозами, усилением ветра или иными резкими изменениями погоды. Явление образования крупных стай стрекоз образно ассоциируется с поведением перенасыщенного химического раствора, когда при достижении критической концентрации невидимое прежде растворённое вещество как бы внезапно выпадает в видимый осадок.

Массовые миграции четырёхпятнистых стрекоз можно отнести к типу нерегулярных, или спорадических. Такие миграции — это выселение большинства особей из мест обитания, то есть сброс избытка популяции при сильном перенаселении. В итоге такой миграции абсолютное большинство мигрантов погибает, но не переселяется в новые места. Можно предположить, что при избыточной плотности популяции основным механизмом запуска и поэтапного развития массовой миграции служит постоянное зрительное восприятие вокруг себя множества других особей. Адаптивное значение таких миграций для вида сводится, по-видимому, к оптимизации численности популяций, а для биоценоза — к уменьшению избыточного пресса хищников на популяции потенциальных жертв. В качестве побочного эффекта массовых миграций можно предположить более полное освоение всего пригодного для обитания вида жизненного пространства, создание более «плотного кружева ареала». Хотя, как у *L. quadrimaculata*, так и других видов стрекоз, этот эффект вполне достигается обычным расселением через кочёвки и не обязательно на высоком уровне численности. Случаясь нерегулярно, эти миграции могут, тем не менее, коррелировать с климатическими и гидрологическими циклами. Направления миграций из мест скопления кажутся произвольными, тем более, что мигранты на отдельных участках маршрута чаще перемещаются вдоль рек, дорог и иных линейных ориентиров на местности, но в целом в регионе исследования существует тенденция к движению стрекоз в южном направлении.

Вероятно, что миграции четырёхпятнистых стрекоз связаны с их популяционной динамикой и являются плотностно-зависимым феноменом. Скудность насекомых на пике численности и массовый выплод под влиянием колебаний погоды создают предпосылки для образования скоплений. Поведение стрекоз, носящее название «оптической синхронизации взаимодействий» [Dumont, Hinnckint, 1973], запускает механизмы развития миграций. При этом гипотеза «первого полёта» как начала миграции вряд ли состоятельна. Но многие авторы пытаются найти какие-либо дополнительные адаптивные объяснения этих, по сути, суицидных миграций. В частности, предпринималась попытка увязать массовые миграции *L. quadrimaculata* с уровнем заражённости стрекоз паразитами [Dumont, Hinnckint, 1973]. Авторы гипотезы создали умозрительную модель паразит-хозяинных отношений стрекоз и трематод рода *Prosthogonimus*,

согласно которой динамика численности хозяина и паразита синхронизируется в циклические события с амплитудой около 10 лет. В таком случае адаптивный смысл миграции мог бы состоять не только в оптимизации численности хозяина, но и в «сбросе паразитарного груза» из его популяций. При этом высказывается предположение, что «постоянное внутреннее раздражение, вызванное присутствием большого числа метацеркариев, может консолидировать синхронизацию и сделать движение стрекоз непрерывным» [Dumont, Hinnckint, 1973, с. 16]. Эта теоретическая модель стала довольно популярной в западных странах [Corbet, 1999], но проблема в том, что это гипотетическое построение не подтверждено фактами.

Проведённое нами обследование выборки стрекоз из описанной выше мигрирующей стаи в Казахстане выявило невысокий уровень инвазированности мигрантов гельминтами, в том числе метацеркариями трематод рода *Prosthogonimus* (экстенсивность инвазии — 8,5 %; интенсивность инвазии — от 2 до 16 паразитов). По нескольким десяткам опубликованных данных [см. обзор: Бельшев и др., 1989] известно, что уровень трематодной инвазии в локальных популяциях *L. quadrimaculata* может колебаться в очень широких пределах: экстенсивность инвазии — до 85,7 % и интенсивность до 50 особей паразитов. При этом никто из авторов не отмечал связи уровня инвазии с миграционной активностью. Не убедителен и умозрительный тезис о внутреннем раздражении стрекоз паразитами как стимуле миграционной активности.

Возможно, для массовых миграций *L. quadrimaculata* с точки зрения популяционной динамики не требуется иного объяснения, кроме элиминации из локальных популяций избытка особей. Миграции четырёхпятнистой стрекозы на юге Западной Сибири ориентированы в основном в южном направлении, то есть с территорий с высоким уровнем обводнённости в более сухие ландшафты, что не может быть адаптивным для вида. Учитывая значительные объёмы биомассы мигрирующих стай и особую роль амфибионтных насекомых в обмене веществ между водными и наземными экосистемами, можно предположить, что экологической подоплёкой спорадических массовых миграций стрекоз является не только оптимизация численности конкретной популяции, но и пространственное перемещение вещества особей данной популяции в русле более общих экосистемных процессов. Так сказать, в одном месте есть ресурсная возможность создать избыток высокоценного и высокоподвижного органического вещества в лице видов-мигрантов, почему бы ей не воспользоваться и не перераспределить это вещество, ведь в других местах оно в дефиците.

Благодарности

Работа выполнена при поддержке РФФИ (гранты №№ 08–04–00698а и 08–04–00725а).

Литература

- Аделунг Н. 1914. Массовый лёт стрекоз в Санкт-Петербурге // Русский энтомологический журнал. Т.14. No.1. С.177.
- Аверин В.Г. 1915. О массовом лёте стрекоз летом 1914 г. в европейской части России // Вредители сельского хозяйства и меры борьбы с ними. Вып.2. Харьков. С.16–22.
- Бартенев А.Н. 1919. Лёт стрекоз 1914 г. и о лётах стрекоз вообще // Протоколы общества естествоиспытателей Донского ун-та. Вып.1. Ростов-на-Дону. С.49–66.
- Бельшев Б.Ф. 1963. Одонатологическая фауна Сибири. Дис. ... докт. биол. наук. Алма-Ата: Казахский гос. ун-т. 972 с.
- Бельшев Б.Ф. 1973. Стрекозы Сибири (Odonata). Т.1. Ч.1. Новосибирск: Наука. 330 с.
- Бельшев Б.Ф., Харитонов А.Ю., Борисов С.Н. и др., 1989. Фауна и экология стрекоз. Новосибирск: Наука. 207 с.
- Борисов С.Н. 2006. Адаптации стрекоз (Odonata) к условиям пустынной зоны // Зоологический журнал. Т.85. No.7. С.820–829.
- Борисов С.Н. 2007. Стрекозы (Insecta, Odonata) Средней Азии и их адаптивные стратегии. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Новосибирск: ИСНЭЖ СО РАН. 39 с.
- Дронзикова М.В. 2000. Стрекозы бассейна реки Томи (состав и распределение фауны, экологические и этологические особенности видов). Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск: ИСНЭЖ СО РАН. 19 с.
- Кобельт В. 1903. Географическое распространение животных в холодном и умеренном поясе Северного полушария. СПб. 129 с.
- Колосов Ю.М. 1915. О массовом лёте стрекоз в Петрограде и в Ново-Александрии Люблинской губернии в мае 1914 г. // Русское энтомологическое обозрение. Т.15. No.3. С.413–419.
- Корнелиус К. 1866. Переселяющиеся животные. М. 182 с.
- Родзянко В.Н. 1892. О миграции *Libellula quadrimaculata* L., замеченной в мае 1889 г. близ г. Лубень Полтавской губернии и о миграциях вообще // Труды СПб. общества естествоиспытателей. Т.23. С.58–64.
- Самко К.П. 1929. Маленькие энтомологические заметки. 6. О массовом появлении стрекоз (Odonata) летом 1928 г. около Тобольска. Бюллетень общества изучения края при музее тобольского севера. Вып.1/2. С.34–36.
- Станёните А.П. 1966. Биологическое исследование личинок некоторых видов стрекоз // Труды АН Литовской ССР. Серия В. Т.3. Вып.41. С.113–121.
- Харитонов А.Ю. 1991. Бореальная одонатофауна и экологические факторы географического распространения стрекоз. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М. 34 с.
- Шарлеман Э.В. 1914. Массовый перелёт четырёхпятнистых стрекоз в окрестностях г. Киева // Журнал любителей природы. Киев. No.6. С.14–15.
- Bemmelen A.A.Van. 1854. Waarnemingen over het trekken van Insekten // Hand. Ned. ent. Vereen. Vol.3. P.81–103.
- Corbet P.S. 1962. A biology of dragonflies. London: Witherby. 247 p.
- Corbet P.S. 1984. Orientation and reproductive condition of migrating dragonflies (Anisoptera) // Odonatologica. Vol.3. No.1. P.81–88.
- Corbet P.S. 1999. Dragonflies: Behaviour and Ecology of Odonata. Colchester: Harley Books. 829 p.
- Dumont H.J., Hinnekint B.O.N. 1973. Mass migration in dragonflies, especially in *Libellula quadrimaculata* L.: a review, a new ecological approach and a new hypothesis // Odonatologica. Vol.2. No.1. P.1–20.
- Fraenkel G. 1932. Die Wanderungen der Insekten // Ergebn. Biol. Bd.9. S.1–238.
- Hagen H.A. 1861. Uber Insektenzuge // Stettin. Ent. Ztg. Bd.21. S.73–83.

Поступила в редакцию 28.05.2010