

## Население личинок стрекоз (Odonata) временного водоёма

### The dragonfly larva population (Odonata) in a temporal water pond

О.Н. Попова  
O.N. Popova

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:** Odonata, временные водоёмы, структура населения, плотность, биомасса, сезонная динамика, западно-сибирская лесостепь.

**Key words:** Odonata, temporal ponds, population structure, population density, biomass, seasonal dynamics, West Siberian forest-steppe.

**Резюме.** Описана структура населения личинок стрекоз (Odonata) факультативного временного водоёма, расположенного в Барабинской лесостепи на юге Западной Сибири. Исследования показали, что, несмотря на крайне нестабильные и пессимальные условия такого водоёма, в нём формируется богатое по таксономическому составу население личинок стрекоз с самыми высокими показателями численности и биомассы среди водных насекомых. Обсуждаются основные адаптации к выживанию стрекоз во временных водоёмах.

**Abstracts.** The structure of the dragonfly larva population in a temporal pond (Baraba forest-steppe, the South-West Siberia) is presented. In spite of extreme the instability and pure conditions of the pond, the larva population is taxonomically rich, as well as being composed of large numbers and and biomass compared to other aquatic insects. The main adaptations of dragonflies to surviving in temporal ponds are discussed.

#### Введение

Временные, или пересыхающие, водоёмы — уникальный тип водных экосистем. Небольшая продолжительность существования и малые размеры позволяют использовать их в качестве модельных объектов для фундаментальных исследований закономерностей формирования популяций и сообществ гидробионтов, а их нестабильные условия обитания удобны для изучения адаптивных возможностей водной биоты. Однако, эти направления в исследовании временных водоёмов востребованы недостаточно, в основном они изучаются как ключевые местообитания кровососущих двукрылых с целью разработки биологических методов регуляции их численности. Традиционно внимание гидробиологов в России сконцентрировано на изучении сообществ более крупных и хозяйственно значимых водоёмов. В то же время за рубежом, особенно в последнее десятилетие, повысился интерес к изучению сообществ временных

водоёмов [Simovich, 1998; Schwartz, Jenkins, 2000; Zacharias et al., 2007], в том числе таксоценов стрекоз [Johansson, Suhling, 2004; Suhling et al., 2004, 2005].

К обитанию во временных водоёмах приспособились многие животные — как позвоночные, так и беспозвоночные. Все они должны решить серьёзную проблему: что делать в тот момент, когда водоём пересохнет? У всех ли есть подготовленные «пути отступления»? Приспособления позвоночных подробно описаны в литературе, однако, большую часть населения временных водоёмов составляют беспозвоночные животные, в том числе членистоногие и моллюски. Часть из них мигрирует при наступлении неблагоприятных условий существования (летающие насекомые), часть — переживает засуху, закапываясь в ил (некоторые ракообразные и моллюски).

Временные водоёмы, наряду с поймами больших рек и берегами мелководных озёр, в действительности являются «гибридами» наземных и водных систем, то есть районами, которые иногда покрыты водой, а иногда являются сухими. «Гибридные» экосистемы чрезвычайно специфические и динамичные [Программа, 1999]. Видовое богатство моллюсков [Сон, 2008], кровососущих комаров [Полякова, 1970], мокрецов [Прудкина и др., 2006], низших ракообразных [Евдокимов, Ермохин, 2009] во временных водоёмах довольно высокое и сопоставимое с таковым на постоянных водоёмах. Длительное время было принято считать, что экологическая структура временных водоёмов проста. Однако в ходе детального анализа структуры планктонных сообществ была выявлена её сложность и специфичность. Например, обнаружены такие механизмы стабилизации сообществ в нестабильной среде, как сложные способы избегания конкуренции [Simovich, 1998], диапауза [Алексеев, 1990], банк яиц [Gomez et al., 2002]. Всё это в последние годы способствовало переоценке взглядов

на сообщества временных водоёмов и их структуру [Schwartz, Jenkins, 2000]. Строгая избирательность, способность к миграциям в пространстве и времени — основные особенности экологической стратегии обитателей временных биотопов [Бигон и др., 1989]. Они определяют высокий уровень эндемизма и специализации видов [Zacharias et al., 2007]. В процессе эволюции временных водоёмов как особого типа экосистем они стали рефугиумом реликтовых и наиболее консервативных элементов фауны низших ракообразных — голых жаброногов, щитней и конхострак. Зоопланктон временных водоёмов обладает значительным числом узкоареальных эндемиков. Поэтому, даже в антропогенно трансформированном ландшафте временные водоёмы образуют очаги высокого биоразнообразия [Евдокимов, 2006].

Временные водоёмы могут быть облигатными (пересыхающими всегда) и факультативными (пересыхающими периодически). В умеренном климатическом поясе, в который входит юг Западной Сибири, существуют свои закономерности образования подобных водоёмов. Так, факультативный временный водоём существует здесь за счёт подпитки грунтовыми водами, степень его наполненности в основном зависит от общего уровня грунтовых вод и в меньшей степени — от внешних осадков (снега, дождя) и разливов близ лежащих постоянных водоёмов (весеннего половодья и летнего паводка). Облигатный временный водоём существует только за счёт внешних осадков или разлива рек и озёр. Особенно интересны факультативные временные водоёмы, на водный режим которых не оказывают влияния разливы рек и озёр. К таким водоёмам можно отнести придорожные озёрно-болотные водоёмы полуискусственного происхождения (придорожные каналы), которые обычно сильно мелеют к концу сезона, а в отдельные сезоны могут совсем пересыхать в конце лета — осенью. Весной, в конце апреля — начале мая, пересохший водоём заполняется снеготалой и дождевой водой. Дальнейшее существование такого водоёма зависит от летних температур и количества выпавших осадков: в жаркое и сухое лето водоём пересыхает уже в июне, в умеренно жаркое и дождливое лето — в июле — августе. Осенью при наличии обильных дождей водоём может частично заполниться водой. Учитывая, что количество придорожных канав велико и их общая площадь сопоставима с площадью пресных озёр региона, следует полагать, что данные водоёмы являются важной составляющей водной экосистемы юга Западной Сибири. Структура сообщества насекомых во временных водоёмах до и после их пересыхания практически не изучена. Нами была предпринята попытка подобного исследования и в качестве модельного объекта взят отряд Odonata. Стрекозы обладают такими адаптивными способностями, как синхронизация жизненных циклов с пространственными и сезонными изменениями экологических

факторов среды [Corbet, 1960; Харитонов, 1977, 1991, 1994; Попова, 2001а, б; Saunders, 2002; Борисов, 2006], смена личиночных местообитаний [Борисов, 1989, 2005; Попова, 1999, 2006; Steiner et al., 2000; Попова, Харитонов, 2007], изменение особенностей размножения [Ueda, 1978; Jaquemini, 1994; Samraoui et al., 1998; Борисов, 2004]. При этом особенно важны адаптации к пересыханию и промерзанию водоёмов. Эти лимитирующие факторы особенно остро проявляют себя в резко континентальном климате Западной Сибири.

## Материалы и методы

Исследования населения личинок стрекоз периодически пересыхающего водоёма проводились на Барабинском участке западно-сибирской лесостепи. Материал собран в 2007, 2008, 2009 и 2010 (весна) годах на придорожном озёрно-болотном водоёме полуискусственного происхождения близ д. Широкая Курья Здвинского р-на Новосибирской области (54°33'23" с.ш., 78°12'19" в.д., 107 м н.у.м.). Водоём замкнутый, вытянутый в длину на 300 м, средняя ширина равна 10–15 м. Прибрежная и водная растительность разнообразна и хорошо развита. Среднесезонная температура воды в вегетационный период — 19,5 °С. Минерализация воды на временных водоёмах, как правило, низкая.

В 2005 и 2006 гг. канава не пересыхала, хотя лето обоих сезонов было довольно жарким, осадков выпало мало. Весной максимальная глубина составляла 1,5 м, осенью, накануне ледостава 0,8 м. Зима 2006–2007 гг. была поздней, не морозной (кратковременные морозы в середине и в конце зимы от –20 до –30 °С), малоснежной в первой половине и многоснежной во второй. В годы, когда канава зимует с водой, средние глубины на середине равны 0,6–0,8 м, в том числе толщина льда — 0,4–0,55 м, то есть водоём не промерзает до самого дна. Весна 2007 г. была ранней и канава освободилась ото льда во второй декаде апреля. Лето 2007 г. было умеренно жарким и довольно дождливым. Уже с весны наблюдалось снижение уровня воды в канаве по сравнению с двумя предыдущими годами и к 1 октября канава пересохла. Зима 2007–2008 гг. была умеренно морозной (дневные температуры от –14 до –22 °С) и многоснежной. Весна 2008 г. была поздней, и пересохла канава заполнилась талыми водами в конце апреля. Лето было умеренно тёплым и дождливым. Максимальная глубина в мае — 0,8 м, в начале июля — 0,4 м, в конце июля — 0,15 м. В 2008 г. канава высохла раньше, чем в 2007 г. — уже к 10 августа. Зима 2008–2009 гг. была подобна предыдущей, умеренно морозной, весна 2009 г. была также поздней. Лето было дождливым и прохладным, и канава в 2009 г. не пересыхала. Максимальная глубина составляла в мае 0,75 м, в начале июля — 0,95 м, в начале августа — 0,8 м, в конце августа — 0,6 м, накануне ледостава (1 ноября) — 0,4 м. Зима 2009–2010 гг.

была морозной и многоснежной, весна 2010 г., как и две предыдущие, была поздней. Максимальная глубина в мае — 1 м.

В 2005 и 2006 гг. в основном производились сборы имаго насекомых и велось наблюдение за уровнем воды в водоёме. С 2007 г. к этим учётам добавился сбор гидробиологического материала в начале июня, начале июля и конце августа. В 2008 и 2009 гг. пробы брались на протяжении всего сезона, включая май. В анализ включён майский материал 2010 г. Для анализа сезонной динамики численности населения личинок стрекоз были взяты следующие декады: май II, июнь I, июль I и III, август III, ноябрь I. Начало и конец сезона исследования были обозначены соответственно началом снеготаяния весной и пересыханием водоёма в конце лета — осенью, или началом ледостава. В одну декаду производился забор в среднем 6–8 гидробиологических проб.

Сбор гидробионтов осуществлялся биоценометром и водным сачком. Биоценометр — металлическая труба квадратного сечения со стороной 25 см и высотой 70–90 см [Харитонов, 1988, 1991]. Водным сачком осуществлялось «кошение» (проводка) по погружённой растительности; учитывались длина и глубина проводки, расстояние от берега, диаметр сачка. Все полученные данные по количеству особей и биомассе пересчитывались на 1 м<sup>2</sup>.

Всего в водоёме было взято 75 гидробиологических проб (в 2007 г. — 16, в 2008 г. — 26, в 2009 г. — 33), содержащих 3073 личинки Odonata, из которых личинок подотряда Zygoptera — 2523, подотряда Anisoptera — 550. Во второй декаде мая 2010 г. было взято 8 проб, содержащих 103 личинки Odonata, из которых Zygoptera — 71, Anisoptera — 18.

Каждый год, в зависимости от конкретного гидрологического режима водоёма, имел свои особенности перезимовки личинок стрекоз: 2007 г. — после нормальной перезимовки, когда водоём был с водой; 2008 г. — после первой экстремальной перезимовки, когда водоём был без воды; 2009 г. — после второй экстремальной перезимовки, 2010 г. — после нормальной перезимовки с водой. Сравнивались видовой состав, сезонная динамика плотности (численности), таксономическая и возрастная структура населения. В описании при анализе временных изменений в показателях плотности мы пользовались и термином «численность», так как изменение плотности адекватно отражает смену уровня количества особей [Равкин, Лукьянов, 1976].

### Место и роль стрекоз в структуре населения водных насекомых

По результатам анализа гидробиологических проб за период исследования водное сообщество придорожного озёрно-болотного водоёма (далее канавы) было представлено следующими основны-

ми группами беспозвоночных: насекомые (мухи, стрекозы, подёнки, ручейники, жуки, клопы), пауки, жаброноги, щитни, клещи, ракообразные зоопланктона, пиявки, моллюски. Наибольшее относительное обилие пришлось на водных насекомых — почти 60 % от всех выявленных беспозвоночных. От общего числа выявленных насекомых амфибионты в среднем составили 66 %, стрекозы — 35 %. От общего числа амфибионтов стрекозы в среднем составили 48 %. Во всех трёх сезонах по показателям численности и биомассы стрекозы были доминантами среди водных насекомых. Так, по численности в 2007 г. личинки стрекоз составили 39 % от всех водных насекомых, в 2008 г. — 43 %, в 2009 г. — 31 %. По биомассе 2007 г. личинки стрекоз составили 50 % от массы всех водных насекомых, в 2008 г. — 51 %, в 2009 г. — 44 %. Стрекозы выполняют ключевую роль консументов 2-го порядка в данном водоёме и во многих водных биоценозах региона в целом. То же самое относится и ко взрослым стрекозам в околотовных наземных ценозах [Харитонов, 1975; Попова, Харитонов, 2004].

### Подотряды Zygoptera и Anisoptera: относительное обилие, встречаемость

Доли личинок Zygoptera и Anisoptera в среднем составили 79 % и 21 % соответственно. Численность личинок стрекоз Zygoptera в среднем в 4 раза превосходит численность Anisoptera. Многолетние учётные данные по имаго также демонстрируют сходное численное преобладание подотряда Zygoptera. Встречаемость (число проб в процентах, где они были встречены, от общего числа взятых проб) личинок отряда Odonata в целом незначительно колебалась и в среднем составила 98 %, в том числе встречаемость Zygoptera — 95 %, Anisoptera — 58 %. Анализ неравномерности распределения личинок стрекоз при помощи разных индексов агрегированности выявил в целом примерно равное соотношение случайного и агрегированного распределения. При этом у личинок Anisoptera, в отличие от личинок Zygoptera, чаще проявляется агрегированный, а не случайный тип распределения, и соответственно они реже встречаются в пробах [Попова, Смирнова, 2010].

### Видовой состав стрекоз

В целом, на канаве и прилегающей к ней территории выявлен 21 вид стрекоз, относящихся к подотрядам Anisoptera (11 видов) и Zygoptera (10 видов), 4 семействам, 8 родам: *Libellula quadrimaculata* L., 1758, *Leucorrhinia pectoralis* (Charpentier, 1825), *L. rubicunda* (L., 1758), *Sympetrum danae* (Sulzer, 1776), *S. flaveolum* (L., 1758), *S. sanguineum* (Mueller, 1764), *S. vulgatum* (L., 1758), *Aeshna affinis* Vander Linden, 1823, *A. grandis* (L., 1758), *A. mixta* (Latreille, 1805), *A. serrata* Hagen, 1856, *Lestes barbarus*

(Fabricius, 1798), *L. dryas* Kirby, 1890, *L. macrostigma* (Eversmann, 1836), *L. sponsa* (Hansemann, 1823), *L. virens* (Charpentier, 1825), *Sympsecta paedisca* (Brauer, 1877), *Coenagrion armatum* (Charpentier, 1840), *C. lunulatum* (Charpentier, 1840), *C. pulchellum* (Vander Linden, 1823), *Enallagma cyathigerum* (Charpentier, 1840). Это составляет почти половину всей одонатофауны Барабинской лесостепи (43 вида). Во все сезоны исследования — и при нормальной, и при экстремальной перезимовке — сохранялся основной видовой состав личинок, за исключением редких для водоёма видов стрекоз, встречавшихся на нём только в отдельные годы (*Lestes barbarus*, *L. macrostigma*, *Enallagma cyathigerum*).

### Сезонная динамика численности населения

Средние за сезон плотности (особей/м<sup>2</sup>) населения личинок стрекоз в трёх исследованных сезонах были следующие: в 2007 г. — 300, в 2008 г. — 172, в 2009 г. — 100, то есть просматривается тенденция к сокращению численности населения личинок после каждой пережитой экстремальной перезимовки. Так, в 2009 г., по сравнению с 2007 г., после двух экстремальных перезимовок, численность населения личинок стрекоз сократилась на 67 %. Рассмотрение сезонной динамики численности внутри каждого года дало следующую картину (рис. 1). В 2007 и 2008 гг. наблюдалась сходная тенденция — увеличение численности стрекоз от декады к декаде (июнь I, июль I, июль III, август III), только в 2007 г. среднее значение плотности в 3-й декаде августа достигало 577, а в 2008 г. самая большая плотность была в 3-й декаде июля — 299, в августе же водоём пересох. В 2009 г. значения численности довольно выровненные на протяжении всего сезона и более низкие по сравнению с 2007 и

2008 гг. — в среднем равны 105. При сравнении отдельно материала только за 2-ю декаду мая просматривается тенденция к увеличению численности личиночного населения после нормальной перезимовки: 2008 г. — 153, 2009 г. — 101, 2010 г. — 243.

### Сезонная динамика таксономической и возрастной структуры населения

В исследованных сезонах набор таксонов ранга семейства или рода почти не менялся, набор возрастов в каждой исследованной декаде, за исключением второй декады мая, был сходным; изменения от года к году наблюдались лишь в соотношении долей возрастных категорий — младшей, средней, старшей (рис. 2).

#### 2007 г. — после нормальной перезимовки.

Средние за сезон процентные доли личинок разных таксов: Zygoptera — 95 %, Anisoptera — 5 %; в том числе *Coenagrion* — 46 %, *Lestes* — 40 %, *Sympsecta* — 9 %, *Sympetrum* — 3 %, *Leucorrhinia* — 1,8 %, *Libellula* — 0,2 %, *Aeshna* — 0 %. Подавляющее число личинок относится к Zygoptera, особенно к роду *Coenagrion* (*C. armatum*, *C. lunulatum*), а из Anisoptera более многочисленны виды рода *Sympetrum*.

Средние за сезон доли возрастных категорий личинок: младшие возраста — 78 %, средние — 16 %, старшие — 6 %. Распределение процентных долей соответствует нормальным условиям развития личинок, то есть при наличии воды в водоёме круглый год: подавляющее большинство личинок в младших возрастах, остальные — в средних и старших.

#### Май II. Материал отсутствует: проб не брали.

**Июнь I.** Доля младших возрастов составила 62 % (*S. paedisca*, *Coenagrion*, *Lestes sponsa*, *L. virens*, *Sympetrum*, *Leucorrhinia*, *L. quadrimaculata*). *S. paedisca* — единственный в наших широтах вид, зиму-

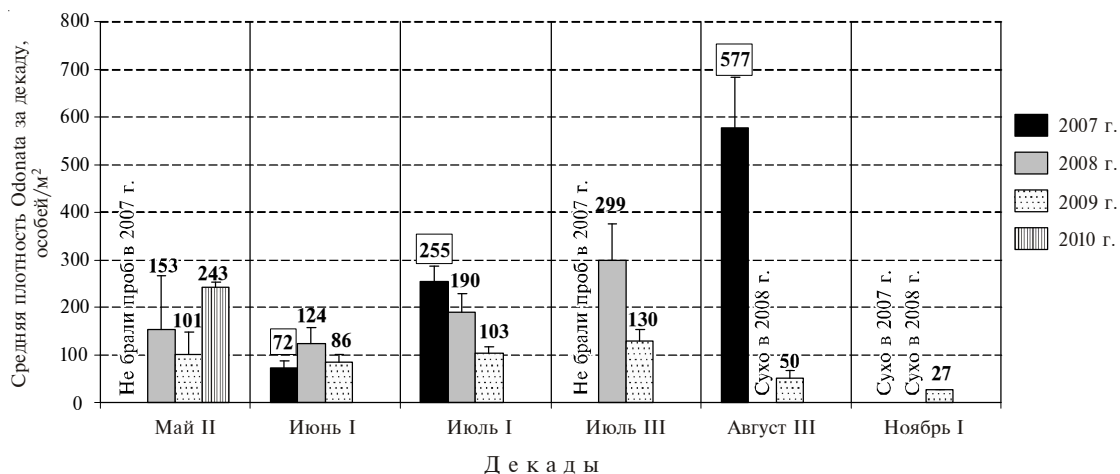


Рис. 1. Сезонная динамика численности населения личинок стрекоз на временном водоёме.

Fig. 1. Seasonal dynamics of numbers of larva dragonfly population in temporal pond.

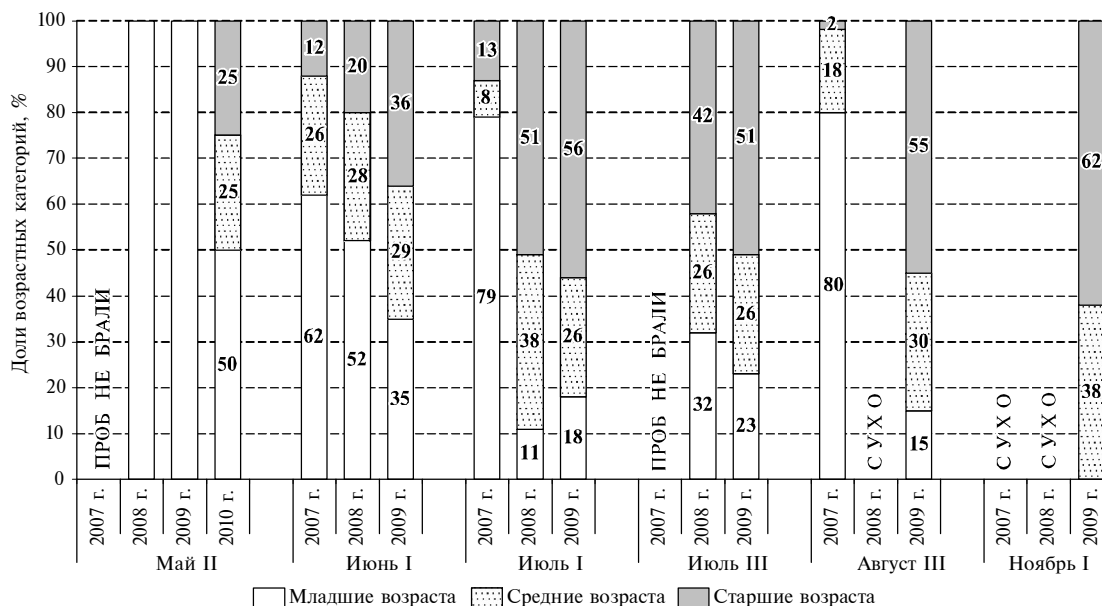


Рис. 2. Сезонная динамика возрастной структуры населения личинок стрекоз на временном водоёме.  
 Fig. 2. Seasonal dynamics of age structure of dragonfly larva population in temporal pond.

ющий в фазе имаго и начинающий яйцекладку сразу после стаивания льда. Младшие личинки *S. paedisca* и видов рода *Coenagrion* вылупились из свежеотложенных майских яиц. Поскольку весна была ранней, лёт имаго *Coenagrion* начался 14 мая; также можно предположить перезимовку ценагрионид в фазе яйца. Для стрекоз рода *Lestes* общеизвестно явление перезимовки яиц: вылупление личинок из зимовавших яиц происходит всю вторую половину весны, у каждого вида в свои сроки — сначала *L. dryas*, затем *L. sponsa* и в последнюю очередь *L. virens* (фоновые виды рода на канаве). Дальнейший рост и линьки личинок с возраста на возраст происходят довольно быстро. С конца июня и до середины августа на канаве летают вместе все 3 вида. Вероятно, младшие личинки лестиид и видов сем. Libellulidae вылупились поздней весной из перезимовавших яиц. Доля средних возрастов составила 26 % (*L. dryas*, *L. sponsa*, *Sympetrum*, *Leucorrhinia*). Личинки перечисленных таксонов, вероятно, вылупились в середине мая. Доля старших возрастов составила 12 % (*L. dryas*, *L. sponsa*). Личинки данных лестесов, вероятно, вылупились из яиц в конце апреля – начале мая.

**Июль I.** По сравнению с предыдущей декадой, несколько увеличилась доля младших возрастов и составила 79 %. Имаго *S. paedisca*, *C. armatum* и *C. lunulatum* весь прошедший месяц откладывали яйца, из которых вылуплялись всё новые и новые личинки. Доля средних возрастов уменьшилась и составила 8 % (*S. paedisca*, *L. sponsa*). Практически не изменилась доля старших возрастов — 13 % (*S. paedisca*, *L. sponsa*, *L. virens*, *S. flaveolum*). В пробах отсутствовали личинки либеллюлид младших и средних возрастов, присутствовали только личинки финального возраста *S. flaveolum*.

**Июль III.** Материал отсутствует: проб не брали.

**Август III.** При сравнении данной декады с июлем I, доля младших возрастов не изменилась — 80 % (*C. armatum*, *C. lunulatum*), доля средних увеличилась до 18 % (*C. armatum*, *C. lunulatum*), доля старших уменьшилась до 2 % (*S. paedisca*, *C. lunulatum*). Все обнаруженные личинки *S. paedisca* в конце августа были только финального возраста, то есть готовые к выводу, происходящему, как правило, в течение всего августа. В течение полутора месяцев продолжали выплупляться из яиц личинки ценагрионид, пополняя младшую возрастную категорию, и параллельно происходило повзросление их личиночных популяций — появились средние и старшие возраста, которые обычно уходят на зимовку.

К концу сентября канава полностью пересохла. В разобранных грунтовых сентябрьских пробах со дна пересохшей канавы встречались живые личинки мух, стрекоз, подёнок, ручейников, а также жуки, клопы, моллюски. Из личинок стрекоз были обнаружены: *C. lunulatum* среднего возраста, *C. armatum* старшего возраста, *L. quadrimaculata* старшего возраста, *Sympetrum* sp. младшего возраста, *L. pectoralis* среднего возраста и *Ae. grandis* среднего возраста.

**2008 г. — после первой экстремальной перезимовки.** В конце апреля пересохла канава заполнилась талыми водами. В это время, до начала вылета имаго стрекоз, на дне канавы нами были установлены мелкоячеистые квадратные садки без дна, открывавшиеся сверху для взятия из них гидробиологических проб при помощи биоценометра; стенки садков пропускали воду и не пропускали других гидробионтов, которые могли прилететь на водоём весной и заселить его. Таким образом, в майских и июньских пробах, взятых из таких

садков, оказывались только те водные животные, которые перезимовали в грунте высохшего водоёма и остались живыми.

Средние за сезон процентные доли личинок разных таксонов: Zygoptera — 60 %, Anisoptera — 40 %, в том числе *Coenagrion* — 13 %, *Enallagma* — 0,3, *Lestes* — 34 %, *Sympetma* — 14 %, *Sympetrum* — 26 %, *Leucorrhinia* — 10 %, *Libellula* — 2,2 %, *Aeshna* — 0,5 %. Существенно изменилась по сравнению с 2007 г. пропорция между двумя подотрядами: представителей Zygoptera стало на 35 % меньше, а Anisoptera, соответственно, больше. В подотряде Zygoptera в 2008 г., при сравнении с 2007 г., произошло снижение средней за сезон численности популяций личинок *Coenagrion* в 3,5 раза, *Lestes* в 1,2 раза, а также увеличение в 1,6 раза у *S. paedisca*. В подотряде Anisoptera произошло увеличение данной величины в 26 раз у *Sympetrum*, в 6 раз у *Leucorrhinia*, в 11 раз у *L. quadrimaculata*; появились *Aeshna*. То есть экстремальная перезимовка отрицательно отразилась только на численности населения личинок подотряда Zygoptera, в частности рода *Coenagrion*. Численность же населения личинок подотряда Anisoptera не только не уменьшилась, но и возросла на фоне общего понижения численности всего отряда, что вызывает предположение о наличии в канаве «банка яиц» стрекоз подотряда Anisoptera, которые могут годами находиться в состоянии диапаузы, пока какой-то фактор не выведет их из этого состояния. Можно предположить, что таким фактором стала перезимовка в сухом водоёме, в результате чего и произошла активация части яиц.

Средние за сезон доли возрастных категорий личинок для отряда в целом: младшие возраста — 38 %, средние — 27 %, старшие — 35 %; для Zygoptera: младшие — 32 %, средние — 25 %, старшие — 43 %; для Anisoptera: младшие — 49 %, средние — 30 %, старшие — 21 %. Распределение процентных долей соответствует, по-видимому, экстремальным условиям развития личинок в канаве, то есть при отсутствии воды с ноября по апрель. Так, количество личинок младших возрастов уменьшилось в среднем в 2 раза, что, вероятно, связано с существенно большей, чем обычно, смертностью личинок. И, наоборот, количество личинок средних возрастов увеличилось в 2 раза, личинок старших — в 7 (Zygoptera) и 2 раза (Anisoptera). Возможно, что развитие личинок ускорилось после «сигнала тревоги» — перезимовки в сухом водоёме.

**Май II.** Все обнаруженные личинки стрекоз относятся к младшей возрастной категории: *Lestes* 3–4-го возраста, *Libellulidae*, в том числе *Sympetrum* 1–3-го возраста. Личинки *Lestes* вполне ожидаемы в силу биологии их развития. Интересно нахождение личинок либеллюлид — значит, их яйца, а может, и сами личинки, способны переносить и пересяхание, и промерзание. Из стрекоз, обнаруженных в сентябрьских грунтовых пробах 2007 г., здесь не было *Coenagrion* (наверное, погибла вся популя-

ция) и *Aeshna* (вероятно, не попали в учёт в силу фактора случайности).

**Июнь I.** Доля младших возрастов составила 52 % (*S. paedisca*, *L. dryas*, *L. spona*, *L. virens*, *L. pectoralis*, *Sympetrum* sp., *L. quadrimaculata*), средних — 28 % (*S. paedisca*, *L. dryas*, *L. spona*, *L. virens*, *L. pectoralis*, *L. rubicunda*, *S. flaveolum*, *Ae. serrata*), старших — 20 % (*L. dryas*, *L. virens*, *S. flaveolum*). Доли средних возрастных категорий сопоставимы с аналогичной декадой в 2007 г. Доля младшей возрастной категории, хотя и не значительно, но снизилась — на 10 %, а доля старшей возрастной категории, наоборот, увеличилась на 8 %. Среди младших возрастов личинок в 2008 г. по сравнению с 2007 г. отсутствовали *Coenagrion*: поскольку весна 2008 г. была поздней, то, скорее всего, к этому времени ещё продолжалось эмбриональное развитие. Среди средних возрастов в 2008 г. были те же таксоны, что и в 2007 г., к тому же к ним добавился вид *Ae. serrata*. Среди старших возрастов в 2008 г. были также те же таксоны, что и в 2007 г. (*Lestes*), к тому же к ним добавился *S. flaveolum*, который с высокой долей вероятности пережил зиму в среднем или старшем возрасте.

**Июль I.** Доля младших возрастов составила 11 % (*S. paedisca*, *L. virens*, *C. lunulatum*, *L. pectoralis*, *S. danae*, *S. flaveolum*), средних — 38 % (*S. paedisca*, *L. dryas*, *L. spona*, *L. virens*, *L. barbarus*, *S. danae*, *S. flaveolum*, *Ae. serrata*), старших — 51 % (*L. dryas*, *L. spona*, *L. virens*, *S. flaveolum*, *S. sanguineum*, *S. vulgatum*). Доля младших возрастов снизилась, по сравнению с 2007 г., в 7 раз, а доли остальных возрастных категорий, наоборот, увеличились (средней — в 5 раз, старшей — в 4 раза). К младшим возрастам личинок в 2008 г. добавились *L. virens*, *L. pectoralis*, *S. danae*, *S. flaveolum*. Личинки трёх последних видов, скорее всего, вылупились из яиц, отложенных имаго в данном сезоне. К средним возрастам добавились *L. dryas*, *L. virens*, *L. barbarus*, *S. danae*, *S. flaveolum*, *Ae. serrata*. Для *S. danae* и *Ae. serrata* вылупление из яиц могло состояться весной из перезимовавших яиц, а для *S. flaveolum* — из яиц, отложенных в данном сезоне. Интересна единственная находка, за все годы работы на канаве, одной личинки вида *L. barbarus*, имаго которого было также найдено здесь один раз и в этом же году. Среди старших возрастов в 2008 г. не было только *S. paedisca*, но к ним добавились *L. dryas*, *S. sanguineum*, *S. vulgatum*. Личинки двух последних видов, возможно, вылупились весной из перезимовавших яиц.

**Июль III.** В данной декаде канавы уже сильно обмелела, в середине на всём её протяжении осталась только лужица воды глубиной 0,1–0,15 м, где сконцентрировались личинки стрекоз. По сравнению с предыдущей рассмотренной декадой, в 3 раза увеличилась доля младших возрастов и составила 32 % (*S. paedisca*, *C. lunulatum*, *E. cyathigerum*, *S. vulgatum*). Продолжается вылупление личинок *S. paedisca* и *Coenagrion*. Впервые на канаве найдены

единичные личинки вида *E. cyathigerum*. Их имаго встречаются на канаве также единично, в том числе во время выплода и откладки яиц. Младшие личинки *S. vulgatum*, скорее всего, вылупились из яиц, отложенных имаго в середине лета.

Доля средних возрастов незначительно понизилась и составила 26 % (*S. paedisca*, *L. sponsa*, *C. armatum*, *C. lunulatum*, *S. danae*, *S. flaveolum*, *S. vulgatum*).

Доля старших возрастов также понизилась и составила 42 % (*S. paedisca*, *L. sponsa*, *L. virens*, *S. danae*, *S. flaveolum*, *S. sanguineum*, *S. vulgatum*). Таким образом, в данной декаде на канаве встречены личинки всех возрастов *S. paedisca* и *Sympetrum*, уже не встречались личинки младших возрастов *Lestes*, а только средних и старших, и встречены личинки младших и средних возрастов сем. Coenagrionidae. То есть в условиях, когда через несколько дней водоёма уже не будет, шансы на продолжение развития есть только у совсем немногих из перечисленных личинок стрекоз и практически у всех их яиц. Личинки финальных возрастов должны успеть выплываться — это учтённые в пробах *S. paedisca*, *L. sponsa*, *L. virens* и все 4 вида симпетрумов, а также не учтённые в пробах, но возможные здесь в данное время личинки *Aeshna*.

К 1 августа вода уже совсем отсутствовала и в течение месяца канава заросла наземной растительностью.

**2009 г. — после второй экстремальной перезимовки.** Средние за сезон процентные доли личинок разных таксонов: Zygoptera — 81 %, Anisoptera — 19 %, в том числе *Coenagrion* — 19 %, *Lestes* — 29 %, *Sympetrum* — 33 %, *Sympetrum* — 14 %, *Leucorrhinia* — 2 %, *Libellula* — 1,4 %, *Aeshna* — 1,6 %. По сравнению с 2008 г. представителей Zygoptera стало на 21 % больше, а Anisoptera, соответственно, меньше. В подотряде Zygoptera в 2009 г., при сравнении с 2008 г., произошло увеличение средней за сезон численности популяций у *S. paedisca* в 3 раза, у *Coenagrion* в 1,5 раза, а также снижение в 1,2 раза у *Lestes*. В подотряде Anisoptera произошло снижение данной величины в 2–3 раза у *Sympetrum*, *Leucorrhinia*, *Libellula* и, наоборот, повышение в 3 раза у *Aeshna*. Интересен факт увеличения численности личинок *S. paedisca* от года к году. Может быть, на фоне общего снижения численности личиночного населения стрекоз, особенно в 2009 г., этот вид расширил своё жизненное пространство в водоёме. Из подотряда Anisoptera только популяции личинок рода *Aeshna* не только не снизили свою численность, но даже увеличили её. Интересно, что личинки эшнид начали регистрироваться в пробах именно после пересыхания канавы, причём численность их популяций возрастала от 2008 к 2009 году. Может быть, именно перезимовка их яиц в высохшем водоёме стимулирует эмбриональное развитие.

Средние за сезон доли возрастных категорий личинок для отряда в целом: младшие возраста — 32 %, средние — 25 %, старшие — 43 %, для

Zygoptera: младшие — 32 %, средние — 27 %, старшие — 41 %; для Anisoptera: младшие — 31 %, средние — 13 %, старшие — 56 %. Значение процентных долей практически соответствует таковым в 2008 г., то есть продолжается ускоренное развитие личинок в экстремальных условиях — после перезимовки в сухом водоёме.

**Май II.** Все обнаруженные личинки стрекоз, как и в 2008 г., относились к младшей возрастной категории, а к прежним таксонам (2008 г.) добавился *Aeshna* 2–4-го возрастов. Повторное нахождение личинок либеллюлид и эшнид ещё раз подтверждает то, что их яйца способны переносить и пересыхание, и промерзание, и повышает вероятность предположения, что и личинки этих стрекоз способны на это же. Также, как и в 2008 г., отсутствуют личинки *Coenagrion*: скорее всего, вся их популяция погибла. Вероятно, личинки равнокрылых стрекоз в принципе не способны переживать промерзание «всухую».

**Июнь I.** Доля младших возрастов составила 35 % (*L. dryas*, *L. sponsa*, *L. virens*, *C. lunulatum*; *Sympetrum*, в том числе *S. flaveolum*; *Aeshna*, в том числе *Ae. grandis* и *Ae. serrata*), средних — 29 % (*L. dryas*, *S. vulgatum*, *Ae. grandis*), старших — 36 % (*L. dryas*, *S. flaveolum*, *L. quadrimaculata*). Младшие личинки *C. lunulatum* не могли вылупиться из свежеложенных майских яиц, поскольку весна была поздней и первая регистрация имаго на канаве была 20 мая; они вылупились из перезимовавших яиц. Доля младшей возрастной категории, по сравнению с 2008 г., уменьшилась в 1,5 раза, а доля старшей, наоборот, увеличилась в 2 раза. Такая же динамика наблюдалась и при сравнении 2007 и 2008 гг., то есть прослеживается тенденция общего ускорения темпов роста личинок после каждой экстремальной перезимовки.

**Июль I.** Доля младших возрастов составила 18 % (*S. paedisca*, *C. armatum*, *L. pectoralis*, *S. danae*, *S. flaveolum*), средних — 26 % (*L. dryas*, *L. sponsa*, *L. virens*, *S. danae*, *S. flaveolum*, *S. vulgatum*), старших — 56 % (*L. dryas*, *L. sponsa*, *L. virens*, *L. macrostigma*, *S. flaveolum*, *Ae. serrata*). В данной декаде продолжается тенденция увеличения доли личинок старших возрастов.

**Июль III.** Доля младших возрастов составила 23 % (*S. paedisca*, *C. armatum*, *C. lunulatum*, *L. pectoralis*, *L. rubicunda*, *L. quadrimaculata*), средних — 26 % (*S. paedisca*, *L. virens*, *C. armatum*, *C. lunulatum*), старших — 51 % (*S. paedisca*, *L. dryas*, *L. virens*, *S. flaveolum*, *S. vulgatum*). В данной декаде старшая возрастная категория остаётся по-прежнему самой многочисленной.

**Август III.** Доля младших возрастов составила 15 % (*C. armatum*, *L. rubicunda*, *L. quadrimaculata*), средних — 30 % (*S. paedisca*, *C. armatum*), старших — 55 % (*S. paedisca*, *L. virens*, *C. armatum*, *C. lunulatum*, *S. flaveolum*, *S. vulgatum*). Сохраняется ситуация с доминированием старшей возрастной категории.

**Ноябрь I.** Водоём с водой. Младшие возраста отсутствовали. Доля средних возрастов составила 38 % (*C. armatum*), старших — 62 % (*C. armatum*, *C. lunulatum*). Данную декаду сравнить не с чем, поскольку в это время в 2007 и 2008 годах канава была сухой. Отсутствие в пробах личинок разнокрылых стрекоз может быть связано с их перераспределением в водоёме перед уходом на зимовку — скучиванию в определённых местах, что в конечном итоге приводит к ещё большей их агрегации. Для личинок рода *Coenagrion* сложилась обычная для этого времени года ситуация, когда они уходят на зимовку в средних и старших возрастах. Зимой 2009–2010 гг. они пережили благополучно, поскольку водоём не пересыхал, для них страшна только перезимовка «всухую». Например, по нашим данным для р. Каргат, личинки равнокрылых стрекоз сем. *Coenagrionidae* могут переносить зиму, будучи вмёрзшими в лёд, а также находясь в свободной незамёрзшей воде.

**2010 г. — после нормальной перезимовки.** В 2009 г. канава не пересыхала, в конце октября глубина на середине канавы составляла 0,4 м. Зима 2009–2010 гг. была очень морозной и многоснежной, весна 2010 г. — поздней и холодной.

**Май II.** В отличие от соответствующей декады 2008 и 2009 гг., когда в личиночном населении были только младшие возраста, в 2010 г. появляется весь набор возрастов — младшие, средние, старшие. Доля младших возрастов составила 50 % (*Lestes*, *Leucorrhinia*, *Sympetrum*), средних — 25 % (*C. armatum*, *L. quadrimaculata*), старших — 25 % (*C. armatum*, *C. lunulatum*). Средние и старшие возраста личинок — это благополучно перезимовавшие личинки в основном видов рода *Coenagrion* с небольшой примесью *L. quadrimaculata*.

## Заключение

Таким образом, невзирая на катаклизмы абиотической среды, биоценоз временного водоёма продолжает функционировать как единое целое благодаря эволюционно сложившейся системе связей. Так, согласно одной из информационных концепций, на уровне биоценоза постоянно функционируют два канала информации — селфинг (система самоподдержания и развития популяций конкретных видов) и координация («принуждение» популяций отдельных видов к выполнению специфических функций в составе целостной системы) [Лекавичус, 1986]. Возвращаясь к теме временных водоёмов, невольно возникает вопрос: зачем природе затрачивать такие усилия, и в неустойчивом биоценозе устанавливать устойчивые взаимоотношения между популяциями видов? Ответом на данный вопрос служит то, что гидробионты (особенно амфибионты) временных водоёмов — важные звенья в формировании потоков вещества и энергии как внутри экосистемы, так и между экосистемами.

В результате нашего исследования можно сделать ряд более частных заключений, касающихся

адаптаций стрекоз к нестабильным водным экосистемам Барабинской лесостепи:

1. Периодически пересыхающие озёрно-болотные водоёмы, невзирая на их крайне нестабильные условия существования, являются одним из важных мест обитания водных насекомых и, в частности, многих видов стрекоз. Учитывая, что количество таких водоёмов велико и их общая площадь сопоставима с площадью пресных озёр региона, следует полагать, что данные водоёмы являются важным источником биоразнообразия в западно-сибирской лесостепи.

2. Видовое богатство стрекоз на факультативно временных водоёмах высокое и сопоставимо с таковым на постоянных водоёмах, составляя 50 % от одонатофауны Барабы и 31 % от одонатофауны западно-сибирской лесостепи в целом.

3. После каждой экстремальной перезимовки (пересыхание и последующее промерзание водоёма) наблюдалось общее снижение численности населения личинок стрекоз в среднем в 1,7 раза. После нормальной перезимовки численность населения стрекоз увеличивалась и возвращалась к первоначальной, какой была до пересыхания водоёма.

4. Стрекозы способны к перенесению пересыхания и промерзания водоёма без потерь основного видового состава и основной структуры населения, к тому же после пересыхания начинают регистрироваться личинки видов редких (*Lestes barbarus*, *Enallagma cyathigerum*) или новых (*L. macrostigma*) для водоёма. Можно предположить, что население стрекоз, после пережитой экстремальной зимовки, формируется в основном за счёт «аборигенов» водоёма, и в меньшей степени — за счёт стрекоз-вселенцев.

5. Численность и биомасса личинок стрекоз, независимо от гидрологического режима изученного факультативно временного водоёма, практически всегда самые высокие среди водных насекомых.

6. Стрекозы, обитающие в нестабильных водоёмах, обладают широкой нормой реакции на изменение среды обитания. Адаптации стрекоз проявляются на разных этапах онтогенеза — эмбриональном, личиночном, имагинальном.

7. Яйца всех видов стрекоз, обитающих во временных водоёмах Барабы, способны к высыханию с последующим промерзанием. Промерзание яиц зимой, возможно, даже стимулирует начало их активного и дружного развития весной.

8. Личинки стрекоз подотряда Anisoptera способны переживать как высыхание, так и последующее зимнее промерзание. Личинки же стрекоз подотряда Zygoptera не способны пережить длительное пересыхание; зимнее промерзание они переживают только при условии наличия в водоёме воды, при этом они обладают высокой морозоустойчивостью и способны оставаться живыми после вмёрзания в лёд.

9. После экстремальной перезимовки во временном водоёме наблюдается тенденция к сокращению сроков личиночного развития многих видов стре-



коз. Может быть, это связано с общей мелководностью водоёма в этот период, соответственно лучшим прогревом и более быстрым набором суммы эффективных температур для завершения личиночного развития.

10. На временно пересыхающем водоёме численность личиночной популяции вида *Sympsecta paedisca*, зимующего в фазе имаго, находится в противофазе с численностью всего остального населения стрекоз.

11. Прослеживается связь между способностью некоторых видов стрекоз к миграциям и обитанию во временных водоёмах: большинство видов, замеченных в миграциях, являются в основном обитателями пересыхающих водоёмов. Такие стрекозы обладают большой вагильностью — способностью к активным дальним пространственным перемещениям.

12. Для стрекоз исследованного временного водоёма характерно унивольтинное (*Lestes barbarus*, *L. dryas*, *L. macrostigma*, *L. sponsa*, *L. virens*, *Sympsecta paedisca* — 28 % от всего видового состава) и семивольтинное развитие (*Libellula quadrimaculata*, *Leucorrhinia pectoralis*, *L. rubicunda*, *Sympetrum danae*, *S. flaveolum*, *S. sanguineum*, *S. vulgatum*, *Aeshna affinis*, *Ae. grandis*, *Ae. mixta*, *Ae. serrata*, *Coenagrion armatum*, *C. lunulatum*, *C. pulchellum*, *Enallagma cyathigerum* — 72 %). Виды, которые способны к партивольтинному развитию на постоянных водоёмах (некоторые *Sympetrum*, *Leucorrhinia*, *Aeshna*, *L. quadrimaculata*), по нашим данным, на временных водоёмах, имеют семивольтинное развитие. В обзорной статье по вольтинизму Ф. Корбет с соавторами [Corbet et al., 2006] приводят данные по процентному соотношению вариантов жизненных циклов стрекоз на разных типах водоёмов. Так, для временных водоёмов процент случаев партивольтинного типа развития стрекоз — 0, семивольтинного — 2, унивольтинного — 42, бивольтинного — 32, поливольтинного — 24. На наш взгляд, здесь сильно занижен процент случаев семивольтинизма вследствие исследования зарубежными одонатологами временных водоёмов преимущественно тропических и субтропических регионов.

## Благодарности

Автор глубоко признателен д.б.н., проф. А.Ю. Харитонову за помощь в сборе материала и за конструктивное обсуждение полученных результатов. Также выражаю благодарность за помощь в разборе материала Е.Г. Балзовской, М.А. Харитоновой и А.Б. Щербаковой.

Работа выполнена при поддержке грантов РФФИ (08-04-00698-а и 08-04-00725-а).

## Литература

Алексеев В.Р. 1990. Диапауза ракообразных. М.: Наука. 144 с.  
Алимов А.Ф. (ред.). 1988. Сообщества пресных беспозвоночных в зарослях макрофитов // Труды Зоологического института АН СССР. Л. Т.186. 198 с.

Бельшев Б.Ф., Харитонов А.Ю. 1981. География стрекоз (Odonata) Бореального фаунистического царства. Новосибирск: Наука. 280 с.  
Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. 1989. Экология: особи, популяции и сообщества: В 2-х т. Пер. с англ. Т.1. М.: Мир. 667 с.  
Борисов С.Н. 1989. Влияние условий развития преимагинальных фаз стрекоз (Insecta, Odonata) на динамику численности имаго в заповеднике «Тигровая Балка» // Гидробиологические исследования в заповедниках СССР. Всесоюзное совещание 17–21 апреля 1989 г. Тез. докл. Борок. Москва. С.70–71.  
Борисов С.Н. 2004. Предрепродуктивная диапауза как механизм сезонной синхронизации жизненных циклов стрекоз (Odonata) // Сибирская зоологическая конференция. 15–22 сентября 2004. Новосибирск. С.229–230.  
Борисов С.Н. 2005. О летних миграциях видов рода *Sympsecta* Burmeister, 1839 (Odonata, Libellulidae) на Северном Тянь-Шане // Евразийский энтомологический журнал. Т.4. Вып.3. С.256.  
Борисов С.Н. 2006. Адаптации стрекоз (Odonata) к условиям пустынной зоны // Зоологический журнал. Т.85. No.7. С.820–829.  
Евдокимов Н.А. 2006. Экологическая структура зоопланктона временных водоёмов Саратовской области: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Саратов. 256 с.  
Евдокимов Н.А., Ермохин М.В. 2009. Ракообразные зоопланктона временных водоёмов Саратовской области на территории различных природных зон // Биология внутренних вод. No.1. С.62–69.  
Лежачихин Э. 1986. Информационный статус экосистемы // Экологический прогноз. М. С.157–163.  
Полякова П.Е. 1970. Материалы по фауне кровососущих комаров (Diptera, Culicinae) севера Сибири // Фауна Сибири. Новосибирск: Наука. С.132–137.  
Попова О.Н. 1999. Стрекозы рода *Sympetrum*. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск. 22 с.  
Попова О.Н. 2001а. Влияние климата на расселение и периоды лёта стрекоз рода *Sympetrum* // Вестник Челябинского гос. пед. ун-та. Сер.10. Экология. Валеологи. Педагогическая психология. Челябинск. No.2. С.24–33.  
Попова О.Н. 2001б. Зависимость распространения стрекоз рода *Sympetrum* от свойств личиночных местообитаний // Belyshevia. Т.1. No.1. С.14–17.  
Попова О.Н. 2004. Структура населения стрекоз (Insecta, Odonata) Чановской озёрно-речной системы // Международная Сибирская зоологическая конференция. Новосибирск, 15–22 сентября 2004. Матер. конф. С.69.  
Попова О.Н. 2006. Топические группировки в популяциях равнокрылых стрекоз на лесостепных озерах // Энтомологические исследования в Северной Азии. Матер. VII межрег. совещания энтомологов Сибири и Дальнего Востока, 20–24 сентября 2006. Новосибирск. С.270–272.  
Попова О.Н., Смирнова Ю.А. 2010. Население водных насекомых лесостепных озёр Барабы (юг Западной Сибири) // Сибирский экологический журнал. Т.17. No.1. С.69–74.  
Попова О.Н., Харитонов А.Ю. 2004. Фауна стрекоз (Insecta, Odonata) западносибирской лесостепи // Вестник Томского гос. ун-та. No.11. С.75–79.  
Попова О.Н., Харитонов А.Ю. 2007. Биотопические особенности организации мезофауны на водоёмах с тростниковыми зарослями // Актуальные вопросы изучения микро-, мейозообентоса и фауны зарослей пресноводных водоёмов. Международная школа-конференция. Борок, 2–7 октября 2007. Материалы конференции. С.239–244.  
Попова О.Н., Харитонов А.Ю. 2009. Особенности населения стрекоз (Insecta, Odonata) водоёмов Барабинской лесостепи // X съезд гидробиологического об-ва при РАН. Владивосток: ИБМ. Тезисы докладов. С.319–320.  
Программа работы по сохранению и устойчивому использованию биологического разнообразия внутренних водных экосистем. 1999. VII совещание Конференции Сторон в Куала Лумпуре. Решение VII/4: <http://www.ruschm.ru>.  
Прудкина Н.С., Мищенко А.А., Машкей А.Н., Солодянкин А.С. 2006. Формирование фауны мокрецов (Diptera: Ceratopogo-

- nidae) в водоёмах различного типа Харьковской области // Труды Харьковского НИИ микробиологии и иммунологии им. И.И. Мечникова. No.3. С.70.
- Равкин Ю.С., Лукьянов И.В. 1976. География позвоночных южной тайги Западной Сибири (птицы, мелкие млекопитающие и земноводные). Новосибирск: Наука. 360 с.
- Сон М.О. 2008. Брюхоногие моллюски временных водоёмов центральной части Одесской области // Одесса: Изд-во Национального университета. <http://eprints.zu.edu.ua/738/1/1111.pdf>.
- Харитонов А.Ю. 1975. Стрекозы как массовые компоненты водных биоценозов // Биологические ресурсы Западной Сибири и их охрана. Новосибирск: Наука. С.63–64.
- Харитонов А.Ю. 1977. Жизненные циклы некоторых видов стрекоз в Восточном Приуралье // Изв. СО АН СССР. Сер. биол. наук. Новосибирск. Вып.1. No.5. С.55–60.
- Харитонов А.Ю. 1988. Методы определения плотности популяций стрекоз // Экология популяций. Тезисы докл. Всесоюзного совещания (4–6 октября 1988 г., Новосибирск). Ч 1. М. С.47–49.
- Харитонов А.Ю. 1991. Бореальная одонатофауна и экологические факторы географического распространения стрекоз. Дис. ... докт. биол. наук. Новосибирск. 605 с.
- Харитонов А.Ю. 1994. Внутри- и межвидовые взаимодействия стрекоз (Insecta, Odonata) как фактор формирования видовых ареалов и стабилизации их границ // Сибирский экологический журнал. Т.1. No.4. С.321–329.
- Corbet Ph.S. 1960. Seasonal regulation // Corbet P.S., Longfield C., Moore N.W. «Dragonflies». London: Collins. P.138–148.
- Corbet Ph.S. (Ed.). 1984. Current topics in dragonfly biology. Biltoven: RCSIO. Vol.1. No.2. 46 p.
- Corbet Ph.S. 1999. Dragonflies: behaviour and ecology of Odonata. Colchester: Harley books. 829 p.
- Corbet Ph.S., Suhling F., Soendergerath D. 2006. Voltinism of Odonata: a review // Int. Journal of Odonatology. Vol.9. No.1. P.1–44.
- Gomez A., Adcock G.J., Lunt D.H., Carvalho G.R. 2002. The interplay between colonisation history and gene flow in passively dispersing zooplankton: microsatellite analysis of rotifer resting egg banks // Journal of Evolutionary Biology. Vol.15. P.158–171.
- Jaequemin G. 1994. Odonata of the Rif, Northern Morocco // Odonatologica. Vol.23. No.3. P.217–237.
- Johansson F., Nilsson A.N. 1991. Freezing tolerance and drought resistance of *Somatochlora alpestris* (Selys) larvae in boreal temporal ponds (Anisoptera: Corduliidae) // Odonatologica. Vol.20. P.245–252.
- Johansson F., Suhling F. 2004. Behaviour and growth of dragonfly larvae along a permanent to temporary water habitat gradient // Ecological Entomology. Vol.29. P.196–202.
- Popova O.N. 2007. The dragonflies of forest-steepes in West Siberia: fauna, ecology, biology // Odonata: Biology of Dragonflies (Editor B.K. Tyagi). Madurai: Scientific Publishers (India). P.89–104.
- Pritchard G. 1989. The roles of temperature and diapause in the life history of a temperate zone dragonfly: *Argia vivida* (Odonata: Coenagrionidae) // Ecological Entomology. Vol.14. P.99–108.
- Pritchard G. (ed.) 1992. Current topics in dragonfly biology. Biltoven: RCSIO. Vol.5. No.15. 29 p.
- Samraoui B., Bouzid S., Boulahbal R., Corbet Ph.S. 1998. Postponed reproductive maturation in upland refuges maintains life-cycle continuity the hot dry season in Algerian dragonflies (Anisoptera) // Int. J. Odonatol. Vol.1. P.118–135.
- Saunders D.S. 2002. Insect clocks. 3rd edition. London: Elsevier. 576 p.
- Suhling F., Schenk K., Padeffke T., Martens A. 2004. Larval development of some dragonflies from experimental temporary ponds in the Pro-Namib desert // Hydrobiologia. Vol.526. P.75–85.
- Suhling F., Sahlen G., Kasperski J., Gaedecke D. 2005. Behavioural and life history traits in temporary and perennial waters: comparisons among three pairs of sibling dragonfly species // Oikos. Vol.108. P.609–617.
- Schwartz S.S., Jenkins D.G. 2000. Temporary aquatic habitats: constraints and opportunities // Aquatic Ecology. Vol.34. No.1. P.3–8.
- Simovich M.A. 1998. Crustacean Biodiversity and Endemism in California's Ephemeral Wetlands // Ecology, Conservation and Management of Vernal Pool Ecosystems-Proceedings. Sacramento: California Native Plant Society. P.107–118.
- Steiner C., Siegert B., Schulz S., Suhling F. 2000. Habitat selection in the larvae of two species of Zygoptera (Odonata): biotic interactions and abiotic limitation // Hydrobiologia. Vol. 427. P.167–176.
- Zacharias I., Dimitriou E., Dekker A., Dorsman E. 2007. Overview of temporary ponds in the Mediterranean region: Threats, management and conservation issues // Journal of Environmental Biology. Vol.28. No.1. P.1–9.
- Ueda T. 1978. Geographic variation in the life cycle of *Lestes sponsa* // Tombo. Vol.21. P.27–34.

Поступила в редакцию 28.05.2010