

Стрекозы — мост между водными и наземными экосистемами

К 70-летию со дня рождения А.Ю.Харитонова

О.Н.Попова

Институт систематики и экологии животных СО РАН (Новосибирск, Россия)



*Стрекозы быстрыми кругами
Тревожат черный блеск пруда,
И вздрагивает, тростниками
Чуть окаймлённая, вода.*

О.Э.Мандельштам, 1911



Амфибионтные насекомые (яйца и личинки которых развиваются в воде, а имаго ведут наземный образ жизни) — один из главных биогенных факторов возврата многих химических элементов из водоемов на сушу. В основе статьи 30-летние (1980–2010) исследования, которые велись в Барабинской лесостепи (Западная Сибирь, Россия) под руководством профессора А.Ю.Харитонов (1949–2013). Мы оценивали количественный и качественный вклад стрекоз в экспорт водной продукции, включая полиненасыщенные жирные кислоты (ПНЖК) и органический углерод, в наземные экосистемы. Выяснилось, что годовой вылет стрекоз на весь участок суши (190 км²) в бассейне оз. Чаны составляет в среднем 408 т сырой массы (124 т сухой массы), а это — 68% от годового вылета всех амфибионтных насекомых. По экспорту органического углерода изученные нами стрекозы сравнимы с растительными наземными насекомыми, а по ПНЖК — со всеми другими амфибионтными насекомыми. Таким образом, стрекозы оказались важным проводником водной продукции в лесостепную экосистему.

Ключевые слова: амфибионтные насекомые, годовой вылет стрекоз, ПНЖК, органический углерод, лесостепь, Западная Сибирь.



Стрекоза над озером Чаны.

Здесь и далее фото автора, кроме специально отмеченных



Ольга Николаевна Попова, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории экологии беспозвоночных животных Института систематики и экологии животных СО РАН (Новосибирск). Область научных интересов — фауна, экология, зоогеография, систематика и биология стрекоз.
e-mail: popova-2012@yandex.ru

В мире насекомых стрекозы выделяются крупными размерами, изяществом форм и стремительностью полета. Они с легкостью выписывают в воздухе фигуры высшего пилотажа или просто планируют над водной гладью, цветущим лугом или лесной опушкой. За стрекозой закрепилась репутация создания беззаботного, чему, возможно, способствовала литературно-художественная путаница с басней И.А.Крылова «Стрекоза и муравей». В 1808 г. писатель переложил на русский язык басню «Цикада и муравей» Жана де Лафонтена (1621–1695). Поскольку в России цикада была малоизвестна, Крылов решил заменить ее стрекозой. Однако в то время так называли еще и кузнечика (от слова «стрекотать»), поэтому в басне стрекоза прыгает и поет, что ей совсем не свойственно. На самом деле в трудолюбии она не уступает муравью. К тому же муравьям проще: они живут большими семьями и у них разделение труда — одни дом строят, другие детей нянчат, третьи корм добывают. А стрекозе все самой успевать приходится — и кров найти в непогоду, и потомство оставить, и, главное, прокормиться. Стрекозы, как известно, прожорливые хищники, и немалую (до 20%) долю среди объектов их охоты занимают кровососущие насекомые, которые не только досаждают нам, но и переносят опасные заболевания.

Отряд стрекоз (Odonata) весьма разнообразен. В мировой фауне описано уже более 6 тыс. видов, в нашей стране их около 150, которых как только не именуют — бабка, дедка, коромысло, веретено, стрелка, красотка и т.д., причем эти народные названия использованы в обозначении родов и семейств. Однако не только у систематиков стрекозы вызывают научный интерес. Эти изящные насекомые — удобный и благодатный объект для самых разнообразных исследований. Наше внимание стрекозы привлекли, прежде всего, в связи с их полуводным (амфибионтным) образом жизни — яйца и личинки развиваются в воде, а взрослые насекомые (имаго) живут на суше.



Коромысло помесное на черемухе.

«Я поднял голову и увидел на самом конце тонкой ветки одну из тех больших мух с изумрудной головкой, длинным телом и четырьмя прозрачными крыльями, которых кокетливые французы величают “девицами”, а наш бесхитростный народ прозвал “коромыслами”. Долго, более часа, не отводил я от нее глаз. Насквозь пропеченная солнцем, она не шевелилась, только изредка поворачивала головку со стороны на сторону и трепетала приподнятыми крылышками... вот и все. Глядя на нее, мне вдруг показалось, что я понял жизнь природы, понял ее несомненный и явный, хотя для многих еще таинственный смысл» (И.С.Тургенев).

Принцип существования любой экосистемы — это постоянное движение потоков вещества, энергии и информации в трофических сетях. В основе этого принципа лежит учение В.И.Вернадского (1863–1945) о биосфере, который главную роль в круговороте веществ и энергии отводил живым организмам (авто- и гетеротрофам), производящим «живое вещество» [1].

В настоящее время лучше всего исследован перенос вещества по градиенту абиогенного стока, т.е. из наземных экосистем в водные, и довольно фрагментарно — против градиента стока [2]. Амфибионтные насекомые — один из главных биогенных факторов возврата многих химических элементов из понижений рельефа (из водоемов) на плакоры (от греч. $\pi\lambda\alpha\zeta$ — плоскость, равнина) [2–4]. Относительно недавно была предложена концептуальная модель, которая обобщает все достоверные данные о потоке водной продукции за счет выплода амфибионтных насекомых [2]. Однако эта модель имеет ряд недостатков. Во-первых, были занижены расчетные средние значения разлета амфибионтных насекомых от берега — не более 100 м, при этом не учтено, что та-



Красноглазка-наяда (слева) и лютка-иноземка.

кие крупные и сильные насекомые, как стрекозы, могут улетать существенно дальше — на многие километры. Во-вторых, в расчетах использованы в основном данные, полученные на водотоках (реках и ручьях), при этом вылет амфибионтных насекомых из озер учтен недостаточно, не говоря уж о незначительных по размерам водоемах (включая временные), которые даже не упоминаются. В-третьих, согласно модели, 60–99% от общего количества вылетевших насекомых составляют двукрылые (комары, мошки), далее в порядке убывания значений идут поденки, веснянки, ручейники и стрекозы. Биомасса стрекоз оказалась заниженной, потому что для учета использовались ловчие садки, которые предназначены в основном для мелких насекомых и не рассчитаны на весьма крупных и высоко подвижных личинок стрекоз. В итоге «недооцененные» стрекозы (как и их места обитания — небольшие и временные водоемы), выпали из расчетов переноса водной продукции в наземные экосистемы.

Экспортируемая из водных экосистем биомасса содержит дополнительный поток органического углерода — источник пищи для наземных консументов (организмов, потребляющих готовые органические вещества). Как известно, в природных экосистемах лишь около 10% органического

вещества, произведенного на предыдущем трофическом уровне, включается в продукцию последующего уровня, тогда как основная часть этого вещества и заключенной в нем энергии сжигается и рассеивается в процессе метаболизма. Однако среди общего органического вещества выделяют ряд специфических соединений, которые не подвергаются окислению, и их относительная концентрация при продвижении по трофической цепи возрастает. К таким веществам относятся незаменимые полиненасыщенные жирные кислоты

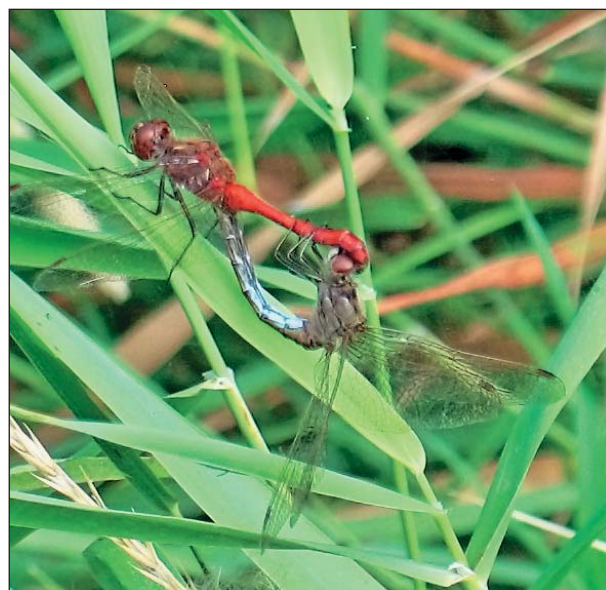


Выплод стрекоз — красотки (слева) и бабки.

Фото Е.А.Чибилева



Белоноска пестрогрудная (слева) и сжатобрюх черный.



Спаривание стрекоз: стрелка красивая (слева) и сжатобрюх обыкновенный.

(ПНЖК) [5], особенно эйкозапентаеновая (ЭПК) и докозагексаеновая (ДГК). Эти кислоты играют ключевую роль в регуляции важнейших физиологических и биохимических процессов позвоночных животных (в том числе человека), которые должны получать ПНЖК с пищей, поскольку сами не способны производить их в необходимых количествах [6]. Синтезируются ЭПК и ДГК в основном в водных экосистемах некоторыми группами микроводорослей [7], а поступают на сушу

при вылете амфибионтных насекомых, в том числе стрекоз. Между тем лишь в нескольких исследованиях был оценен вынос ПНЖК на сушу амфибионтами насекомыми [6, 8–11], а какой вносят стрекозы, и вовсе было неизвестно. Таким образом, у нас возникла идея узнать, сколько водной продукции, включая полиненасыщенные жирные кислоты и органический углерод, переносят стрекозы в наземные экосистемы Барабинской лесостепи [12, 13].



Барабинская лесостепь.

Бараба — кладовая амфибионтных насекомых

На юго-востоке Западной Сибири в Обь-Иртышском междуречье раскинулась Барабинская лесостепь, Бараба. Равнинные ландшафты чередуются с гривами (длинными пологими возвышениями) и островками березово-осиновых лесов (колков). Барабинская лесостепь — это самый пониженный и, соответственно, заболоченный участок Западно-Сибирской лесостепи. Она изобилует разнообразными водоемами и водотоками (для краткости, далее — водоемы), при этом озера занимают более 4%(!) территории. Для барабинского ландшафта также характерны займища — заросшие тростником и в той или иной степени заполненные водой понижения рельефа. Одни займища связаны с озерами и реками, образуя по их периметру тростниковые бордюры, другие занимают межгрядные западины, образуя болота-займища: и те и другие регулярно или эпизодически пересыхают. Общая площадь займищ и временных водоемов в регионе велика и сопоставима с площадью озер. В общем в Барабе покрыто водой более 10% площади [14], что создает все условия для процветания здесь фауны водных и амфибионтных насекомых.

В пресноводных биоценозах Барабы сообщество водных беспозвоночных представлено следующими основными группами: тип членистоногие — класс ракообразные (дафнии, циклопы, остракоды, жаброноги, щитни, бокоплавы), класс насекомые (двукрылые, стрекозы, поденки, ручейники, жуки, клопы), класс паукообразные (водяные клещи, водяные пауки); тип моллюски — брюхоногие моллюски; тип кольчатые черви — олигохеты, пиявки. Насекомые составляют 60% от всех выявленных беспозвоночных.

Амфибионтные насекомые составляют в среднем по численности 68 % от всех насекомых и по биомассе — 47%. Среди амфибионтов доминиру-

ют двукрылые (Diptera), на долю которых приходится 32–80% от всех амфибионтов. Внутри этого отряда преобладают личинки комаров-звонцов семейства Chironomidae (известные как мотыль), которые составили в среднем 58% по численности и 28% по биомассе от всех амфибионтов; для стре-



Примеры займищ (сверху вниз): тростниковые бордюры реки Каргат и озера Фадиха, тростниково-осоковое болото в низине.

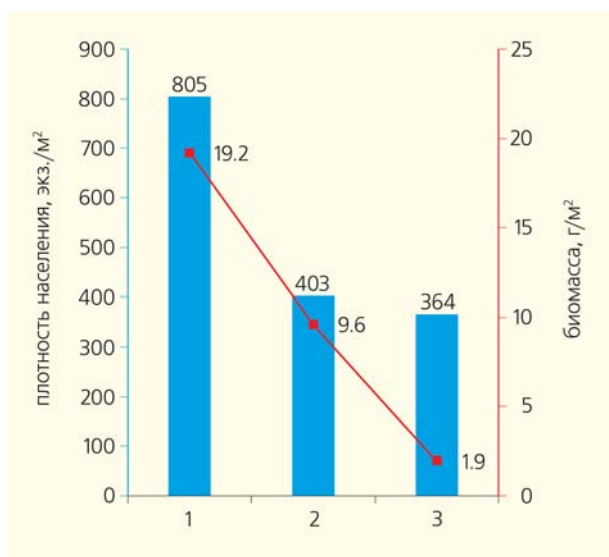


Рис.4. Показатели численности и биомассы насекомых во временном водоеме после перезимовки с водой (1), без воды (2) и постоянном водоеме — озере (3).

коз — 12% и 30% соответственно. Однако, если рассматривать отдельно тростниковые заросли и временные водоемы, то показатели численности (25–51% от всех амфибионтов) и биомассы (37–48%) у стрекоз оказываются существенно выше. На временных водоемах Барабы, несмотря на их периодические пересыхания, формируется более богатое по таксономическому составу и обилию сообщество водных насекомых (в том числе стрекоз), чем в озерах. Это объясняется лучшим прогревом мелководных временных водоемов, отсутствием в них рыб, а также высокой выживаемостью яиц и личинок гидробионтов. Учитывая, что количество таких водоемов велико, следует считать их важным источником вылета амфибионтных насекомых в Барабинской лесостепи.

Кочевники, летуны, хищники и жертвы

Стрекозы имеют ряд биологических и экологических особенностей, которые определяют их особый экологический статус.

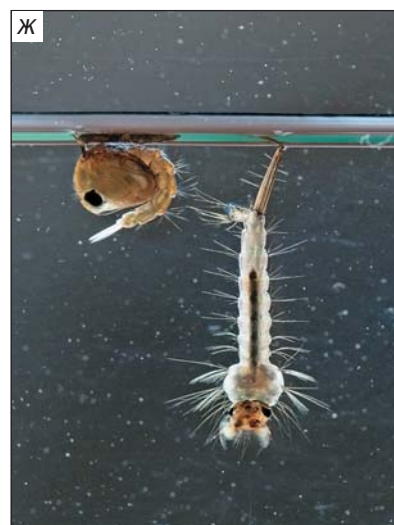
Любители временных водоемов. Стрекозы заселяют почти все типы пресноводных водоемов. Большинство видов обитают во временных водоемах естественного и искусственного происхождения (канавы, лужах, болотах, прудах и т.д.). Так, в некоторых ландшафтах (например, в полусухих степях), где большинство водных объектов представляют собой временные лужи и заболоченности, а также на территориях с большими колебаниями уровня обводненности (например, Барабинская лесостепь) стрекозы могут быть количественно важной группой амфибионтных насекомых. Видовое богатство стрекоз на временных водоемах

такое же большое, как и на постоянных, и составляет 50% от одонатофауны Барабы и 31% — Западно-Сибирской лесостепи в целом. Именно во временных водоемах отмечена наиболее высокая численность (100–577 особей/м²) личинок стрекоз, на втором месте находятся тростниковые заросли (23–102), во всех остальных типах водоемов численность личинок стрекоз существенно меньше (9–43). Биомасса личинок стрекоз во временных водоемах Барабы может достигать 130 г/м² сырой массы и составлять половину и даже более общей зоомассы фитофильных сообществ.

Активные летуны. Большая часть активной жизни стрекозы проходит в полете. Стрекозы безраздельно занимают нишу воздушных хищников среди беспозвоночных, подобно птицам среди позвоночных. Только стрекозы могут стартовать из любого положения, развивать скорость полета до 60 км/ч, зависать в воздухе в одной точке, летать не только вперед, но и вбок, вверх ногами, задом наперед, резко разворачиваться на 360° [15]. Именно эти уникальные особенности стрекоз некогда натолкнули на мысль советского авиаконструктора И.И.Сикорского спроектировать вертолет. В течение веков природа выработала у стрекоз приспособление для борьбы с флаттером — вредными колебаниями крыла во время полета: в вершинной части крыла имеется небольшое утолщение кутикулы (птеростигма), куда со всего крыла стекаются воздушные потоки и затем гасятся.

Кочевники. Практически все виды стрекоз способны к перелетам разной протяженности — от нескольких десятков до нескольких тысяч километров [16]. Среди разных типов миграций стрекоз самый распространенный — кочевание, в результате которого происходит ненаправленное расселение части популяций из мест выплода и освоение новых территорий с большим количеством водоемов. Такая жизненная стратегия имеет адаптивную значимость, поскольку личинки большинства стрекоз развиваются в мелководных водоемах, существование которых относительно непродолжительно. Кочевание происходит всегда и везде, хотя интенсивность различна у разных видов и бывает максимальной на территориях с нестабильным уровнем обводненности.

Прожорливые хищники. Стрекозы играют важную роль в трофических цепях как облигатные и многочисленные хищники. За довольно продолжительный отрезок жизни в водоеме (от нескольких месяцев до нескольких лет) в теле личинки стрекозы аккумулируется значительный по количеству и качеству запас органического вещества. Высокие показатели биомассы также обусловлены крупными размерами личинок (длина тела от 15 до 60 мм), высокой численностью (особенно во временных водоемах), а также невероятной прожор-



Личинки стрекоз (а–в) и объекты их питания (г–е): а — длинка и красотка, б — стрелка, в — серолютка сибирская, г — комар-звонец, д — водяной клоп, е — поденка, ж — малярийный комар (личинка и куколка).

Фото В.В.Глупова

ливостью. Личинка стрекозы за день съедает столько, сколько весит сама и даже больше, а взрослая личинка может достигать 2 г. Эти хищники с удовольствием поедают головастиков лягушек, мальков рыб и себе подобных, но их основной корм — личинки амфибионтных (двукрылых, поденок, веснянок, ручейников) и водных (клопов, жуков) насекомых, а также рачки (дафнии, циклопы).

После превращения личинки в имаго ее аппетит не снижается, поэтому биомасса и сопутствующие ей вещества продолжают накапливаться. Крупная стрекоза может поймать и съесть лягушонка, да и каннибализм ей тоже не чужд. Однако основу рациона взрослых стрекоз составляют мелкие насекомые, прежде всего массовые двукрылые цветочные комарики (*Chironomidae*) и кровососущие комары (*Culicidae*). Больше всего амфибионтных насекомых (хищников и их жертв) скапливается в прибрежных экотонах, граничащих с зоной выплода. Масштабы питания стрекоз удивительны. Так, в Барабинской лесостепи в околотовдных биоценозах взрослые стрекозы изымают до 300 кг

(целый бык!) сырой биомассы насекомых с гектара за сезон [17].

Аппетитные создания. Покинув водоемы, стрекозы включаются в цепи питания наземных экосистем, где они в качестве корма используются консументами более высоких порядков. По нашим оценкам в районе исследований примерно 50% живых и погибших от непогоды стрекоз съедают птицы, 40% — пауки и насекомые (в том числе стрекозы), около 5% — мелкие млекопитающие, амфибии и рыбы (например, при яйцекладке самок) и примерно столько же утилизируют микроорганизмы [12].

Богатые водно-болотные угодья Барабы привлекают на свою акваторию много водоплавающих (гусей, уток, лебедей, чомог, лысух) и околотовдных (цапель, выпей, куликов, крачек, зук, чак) птиц, среди беспозвоночного корма которых немало личинок стрекоз. Особенно птицы любят полакомиться стрекозами в момент их выплода на водоеме. Нам не раз приходилось наблюдать, как на такой «шведский стол» слетались не только



Взрослые стрекозы за трапезой: а — коромысло помесное ест стрекозу другого вида — сжатобрюха обыкновенного, б — лютка-дриада ест цикаду, в — стрекоза четырехпятнистая ест пару красноглазковую, г — лютка ест типулиду (комара-долгоножку).

Фото автора (а, б) и А.А.Емцева

водные, но и сухопутные птицы, например, воробы, ласточки, овсянки, скворцы, грачи, которые обычно ловят насекомых в полете. При этом легковесные овсянки склевывали личинок и выплывших имаго, сидя на стебле водного растения, а тяжеловесные грачи захватывали в каждую лапу по пучку стеблей и, балансируя над водой, склевывали стрекоз с растений.

Чановский полигон

Чановский полигон — участок Барабинской лесостепи, на котором проводились исследования в 1980–2010 гг. Полигон находится на территории Новосибирской обл. ($54^{\circ}32' - 54^{\circ}39'$ с.ш., $78^{\circ}06' - 78^{\circ}19'$ в.д., 105–115 м над у.м.), занимает площадь 272 км² и примыкает к северо-восточному берегу оз.Малые Чаны. В центральной части полигона расположен Чановский биологический стационар нашего института, где мы останавливались во время проведения эколого-фаунистических обследований.

Водные биотопы. Общая акватория (82 км²) Чановского полигона складывается из юго-восточной части оз.Малые Чаны с заливами и отмелями, устьевых участков рек Каргат и Чулым, серии небольших озер с разной степенью минерализации, временных водоемов (придорожных канав, осоковых и тростниковых болот, луж). Анализ проведенных 5000 учетов личинок стрекоз показал, что на относительно небольшой части акватории, которая занята горько-солеными озерами (2 км²) и биотопами без водной растительности (11 км²), личинки стрекоз отсутствовали или их численность была крайне низкой. Их местообитания расположены в большей части (69 км²) акватории, 80% которой занимают временные водоемы и тростниковые займища.

Наземные биотопы. В районе Чановского полигона выплод стрекоз из личинок происходит с середины мая до конца сентября. Пространственное распределение стрекоз представляет собой сложную и динамичную картину, но в самом общем виде сводится к разлету от водоемов в кормовые ста-



Скопление выплывших стрекоз четырехпятнистых на прибрежном лугу р.Каргат 27 мая 2016 г.: фото выхватывает участок луга в 0.5 м² с 30 стрекозами.



Водные биотопы — места обитания личинок стрекоз (левая колонка) и наземные биотопы, где проводились учеты взрослых стрекоз: а — озеро Фадиха, б — река Каргат, в — придорожная канава, г — дорога-трансект между гривой и тростниковым бордюром озера Фадиха, д — залежь на гриве и колок вдали, е — опушка колка (место повышенной концентрации стрекоз).

ции (любые элементы ландшафтов) и возвращению на водоемы в период размножения.

Стрекозы встречались на всей исследуемой сухопутной территории (190 км²). В пределах суши было выделено семь основных биотопов, в которых проводились регулярные количественные учеты имаго: увлажненные луга в понижениях рельефа (87 км²), остепненные луга и залежи (61), засеянные поля (19), заросли кустарников (11), березово-осиновые колки (8), полезащитные лесополосы (3.5) и грунтовые дороги (0.5). Степень видового богатства и обилия стрекоз оказалась прямо пропорциональна степени разнообразия растительности в биотопе. Меньше всего взрослых стрекоз мы обнаружили на засеянных монокультурами полей (2 особей/м²), много больше — в древесно-кустарниковых биотопах (23–26). Это и понятно: в лесу и на опушках есть укрытие от непогоды и для самих стрекоз, и для их основных кормовых объектов — двукрылых насекомых.

Сколько, кого и как учитывали

В основе данной работы наши 30-летние исследования стрекоз в бассейне оз. Чаны, инициатором и руководителем которых был всемирно известный ученый-биолог, одонатолог, профессор Анатолий Юрьевич Харитонов (1949–2013). С 1980 по 2010 гг. мы проводили ежегодные (на протяжении всего летного периода) количественные учеты взрослых стрекоз, и в общей сложности прошли 9031 км, сделав 16 721 учет, в которых зарегистрировали 614 120 особей. Большинство пойманных стрекоз после регистрации выпускали обратно в природу, небольшое количество использовали для морфометрии, взвешивания и биохимического анализа.

В Барабинской лесостепи обитает 44 из 68 видов стрекоз, известных для Западно-Сибирской лесостепи в целом. Для расчета продукции, экспортируемой стрекозами в исследуемые наземные экосистемы, взяли 18 массовых и среднечисленных видов, на которые приходится 95–98 % численности и биомассы стрекоз.

Для изучения видового состава, численности, летного периода, пространственного распределения и перемещения стрекоз мы использовали четыре метода учета имаго, общепринятые в популяционной экологии стрекоз: отлов-мечение-повторный отлов, отлов на время, кошение по травостой и учет на трансекте.

Оценка экспорта водной продукции стрекоз в Барабинскую лесостепь базировалась на среднелетнем вылете стрекоз из водоемов общей акваторией в 69 км² и распределению их в наземных биотопах совокупной площадью 190 км². Такой подход позволил оценить реальный вылет

имаго стрекоз на сушу за год. В известных нам работах по выносу вещества амфибионтными насекомыми акцент делался, прежде всего, на изучении вылода насекомых из отдельно взятого водоема и безотносительно их дальнейшего распределения на суше.

Количественная оценка. Вылет исследованного населения стрекоз оказался довольно значительным — 27.5–213.3 ос./м² акватории за год [13]. Для сравнения годовой вылет с акватории стрекоз из временных водоемов Южной Каролины (США) составил 0.8–8.4 ос./м² [8], из малых речек о. Палаван (Филиппины) — 98 ос./м² [9].

Напомним, стрекозы нередко рассматриваются как количественно незначительный компонент по сравнению с численностью других амфибионтных насекомых — двукрылых, ручейников и поденок [2]. Однако поток водной продукции правильнее оценивать в единицах биомассы, а не в количестве особей. Годовой вынос стрекозами биомассы с единицы акватории составил в среднем 5.9 г/м² сырой массы или 1.8 г/м² сухой [13], что в 4–5 раз больше этого показателя у некоторых представителей двукрылых: для кровососущих комаров — 1.25 г/м² сырой массы или 0.45 г/м² сухой [10], для куликоморфных насекомых — 0.35 г/м² сухой массы [11].

По оценкам американских коллег [2], глобальное осаждение органического углерода на сушу при вылете амфибионтных насекомых в пределах 100 м от берега составляет 0.008–0.83 г С/(м²·год). В наших исследованиях, в которых учитывались лишь стрекозы и не только вблизи берега, а на бо-



Профессор А.Ю.Харитонов.

лее значительной территории, эта величина оказалась — 0.11–0.70 г С/(м²·год) [13]. Таким образом, вклад стрекоз в отложениях на землю углерода, базового элемента питания, близок к максимальному значению глобальной оценки для всех амфибионтных насекомых. Годовой вылет стрекоз на весь участок суши (190 км²) Чановского полигона составил в среднем 408 т сырой массы (124 т сухой массы), что соответствует 68% (!) от годового вылета амфибионтных насекомых.

Качественная оценка. Амфибионтные насекомые, включая стрекоз, обеспечивают не просто питание наземных беспозвоночных и позвоночных хищников, особенно птиц, а высокое качество этого питания, поскольку содержат ПНЖК, в том числе эйкозапентаеновую и докозагексаеновую жирные кислоты. В изученных стрекозах содержание этих особенно ценных соединений составило в среднем 7.9 мг/г сухой массы (2.6 мг/г сырой массы) [13] и оказалось близким к средней глобальной оценке содержания ПНЖК в личинках амфибионтных насекомых — 9.3 мг/г сухой массы [6]. Известно, что стрекоз по этому показателю опережают лишь кровососущие комары — 8.1 мг/г сухой массы [10].

Мы пришли к выводу, что для птиц и других позвоночных взрослые стрекозы имеют среднюю питательную ценность по содержанию ПНЖК по сравнению с другими амфибионтными насекомыми. Однако при рассмотрении потоковых значений этих кислот стрекозы оказываются в лидерах. Так, поток ЭПК и ДГК с выплодом стрекоз в изучаемой лесостепи равен 1.9–11.8 мг/(м²·год) [13]. Средняя глобальная оценка потока ПНЖК из водных экосистем в наземные с выплодом амфибионтных насекомых составляет 2.5–11.8 мг/(м²·год) [6]. Таким образом, стрекозы экспортировали в изучаемую наземную экосистему такое же количество ЭПК и ДГК, как и все амфибионтные виды насекомых в «средней» экосистеме.

Кроме того у стрекоз особая биоценотическая роль: как крупные и заметные насекомые, они выступают в роли передаточного трофического звена между очень мелкими насекомыми и птицами. Утка, цапля, чайка, кулик, скворец, грач или трясогузка, съев взрослую стрекозу, получают концентрат нескольких тысяч других мелких насекомых.

Таким образом, стрекозы представляют собой важный вектор переноса количества и качества

вещества из воды на сушу в Барабинской лесостепи. Формирование основной биомассы стрекоз происходит на акватории с нестабильным водным режимом — во временных водоемах и периодически пересыхающих займищах.

* * *

Каждая группа амфибионтных насекомых вносит свой вклад в вынос вещества из воды на сушу, но, как мы убедились, стрекозам — облигатным хищникам, многочисленным и крупным насекомым — нет в этом равных. В потоке вещества нуждаются не только наземные консументы, но и почвы Барабинской лесостепи: грядный рельеф способствует быстрому вымыванию склонов талыми и дождевыми водами и сносу в понижения рельефа (в водоемы) большого количества химических элементов.

Амфибионтных насекомых можно образно называть «живым мостом» между экосистемами — водной и наземной. По мосту, как известно, можно идти в обоих направлениях. Амфибионты не только выносят вещество на сушу, но и возвращают его обратно в водоемы в процессе реализации своего жизненного цикла. Стрекоза откладывает в водоем в среднем 1000 яиц. Чтобы популяция оставалась на стабильном уровне, из тысячи до репродуктивного возраста должны дожить две стрекозы. Если их будет три, популяция уже начнет расти вверх, что не всегда хорошо. Остальные 988 яиц или личинок будут вовлечены в цепи питания в водоеме и никогда не покинут его пределов.

Как выяснилось, стрекозы не просто входят в пищевую цепочку, связывающую водных и сухопутных обитателей, но и проносят по этой цепи необходимый для наземных организмов компонент питания (длинноцепочечные ПНЖК) в количествах, сопоставимых с другими амфибионтными насекомыми. Вырабатываются эти кислоты только в водоемах, а нужны, между тем, даже тушканчику, живущему в далекой и жаркой пустыне. И только стрекозы, способные мигрировать на тысячи километров, разносят этот полезный «продукт» по всему миру.

Вот так стрекоза! Вовсе не попрыгунья и не певунья, а летунья и трудяга... серьезная хищница. И мало ли какие еще загадки хранят в себе эти удивительные насекомые...■

Автор благодарит М.А.Харитонову, семью Щербаковых и Д.Л.Сластина за помощь в проведении полевых работ, а также директора ИСиЭЖ В.В.Глунова за идейное вдохновение на обработку многолетних материалов, М.И.Гладышева за плодотворное сотрудничество в изучении биохимической составляющей вылета стрекоз. Особая благодарность Д.И.Берману за идею написания этой научно-популярной статьи.

Работа выполнена при поддержке Программы фундаментальных научных исследований государственной академии наук на 2013–2020 гг. (проект VI.51.1.7. (AAAA-A16-116121410123-1), а также Российского фонда фундаментальных исследований (проекты 04-04-48778-а, 08-04-00725-а, 08-04-00698-а, 12-04-00824-а и 18-04-00725-а).

Литература / References

1. Вернадский В.И. Живое вещество. М., 1978. [Vernadsky V.I. Living Matter. Moscow, 1978. (In Russ.).]
2. Gratton C., Vander Zanden M.J. Flux of aquatic insect productivity to land: comparison of lentic and lotic ecosystems. *Ecology*. 2009; 90(10): 2689–2699. DOI:10.1890/08-1546.1.
3. Baxter C.V., Fausch K.D., Saunders W.C. Tangled webs: reciprocal flows of invertebrate prey link streams and riparian zones. *Freshw. Biol.* 2005; 50: 201–220. DOI:10.1111/j.1365-2427.2004.01328.x.
4. Ballinger A., Lake P.S. Energy and nutrient fluxes from rivers and streams into terrestrial food webs. *Mar.Freshw.Res.* 2006; 57(1): 15–28. DOI:10.1071/mf05154.
5. Gladyshev M.I., Sushchik N.N., Anishchenko O.V. et al. Efficiency of transfer of essential polyunsaturated fatty acids versus organic carbon from producers to consumers in a eutrophic reservoir. *Oecologia*. 2011; 165(2): 521–531. DOI:10.1007/s00442-010-1843-6.
6. Gladyshev M.I., Arts M.T., Sushchik N.N. Preliminary estimates of the export of omega-3 highly unsaturated fatty acids (EPA+DHA) from aquatic to terrestrial ecosystems. *Lipids in Aquatic Ecosystems*. NY, 2009; 179–209. DOI:10.1007/978-0-387-89366-2-8.
7. Tocher D.R., Leaver M.J., Hodson P.A. Recent advances in the biochemistry and molecular biology of fatty acyl desaturase. *Prog. Lipid Res.* 1998; 37: 73–117. DOI:10.1016/S0163-7827(98)00005-8.
8. Leeper D.A., Taylor B.E. Insect emergence from a South Carolina (USA) temporary wetland pond, with emphasis on the Chironomidae (Diptera). *J. N. Amer. Benthol. Soc.* 1998; 17: 54–72. DOI:10.2307/1468051.
9. Freitag H. Composition and longitudinal patterns of aquatic insect emergence in small rivers of Palawan Island, the Philippines. *Int. Rev. Hydrob.* 2004; 89: 375–391. DOI:10.1002/iroh.200310710.
10. Гладышев М.И., Сушчик Н.Н., Юрченко Ю.А. и др. Различия жирнокислотного состава личинок и имаго кровососущих комаров и вынос незаменимых кислот из воды на сушу. *ДАН*. 2011; 441(2): 282–285. [Gladyshev M.I., Sushchik N.N., Yurchenko Yu.A. et al. Differences in the fatty acid compositions of blood-sucking mosquito larvae and imagoes and the water-to-land export of essential acids. *Doklady Biological Sciences*. 2011; 441(1): 385–388. DOI:10.1134/S001249661106007X.]
11. Дёмина И.В. Роль куликоморфных насекомых (Diptera, Nematocera) в формировании потоков вещества и энергии через границу «вода–воздух» пойменных озёр Волги: дис. ... канд. биол. наук. Саратов, 2014. [Djolina I.V. Role of culiciform insects (Diptera, Nematocera) in formation of the matter and energy flows through the “water-air” border of the floodplain lakes of the Volga River. Ph.D. (Biology) diss. Saratov, 2014. (in Russ.).]
12. Попова О.Н., Харитонов А.Ю. Оценка выноса вещества стрекозами из водоемов на сушу в лесостепи Западной Сибири. *Сиб. экол. жур.* 2012; 19(1): 49–56. [Popova O.N., Haritonov A.Yu. Estimation of the carry-over of substances by dragonflies from water bodies to land in the forest-steppe of West Siberia. *Contemp. Probl. Ecol.* 2012; 5(1): 34–39. DOI:10.1134/S1995425512010043]
13. Popova O.N., Haritonov A.Yu., Sushchik N.N. et al. Export of aquatic productivity, including highly unsaturated fatty acids, to terrestrial ecosystems via Odonata. *Sci. Tot. Environ.* 2017; 581–582: 40–48. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2017.01.017.
14. Природные условия и естественные ресурсы СССР: Западная Сибирь. Ред. Г.Д.Рихтер. М., 1963. [Natural Conditions and Natural Resources of USSR: Western Siberia. Rikhter G.D. (ed.) Moscow, 1963. (In Russ.).]
15. Bode-Oke A.T., Zeyghami S., Dong H. Flying in reverse: kinematics and aerodynamics of a dragonfly in backward free flight. *J. R. Soc. Interf.* 2018; 15(143): 20180102. DOI:10.1098/rsif.2018.0102.
16. Haritonov A., Popova O. Spatial displacements of Odonata in south-west Siberia. *Int. J. Od.* 2011; 14(1): 1–10. DOI:10.1080/13887890.2011.568188.
17. Сухачева Г.А., Харитонов А.Ю., Перевозчикова Т.Ю. Количественная оценка питания стрекоз. *Изв. СО АН СССР. Сер. биол. наук.* 1988; 3(20): 3–7. [Sukhacheva G.A., Haritonov A.Yu., Perevozchikova T.Yu. Quantitative evaluation of feeding of dragonflies. *Izv. Sib. Otd. Akad. Nauk SSSR. Ser. Biol. Nauki.* 1988; 3(20): 3–7. (In Russ.).]

Odonates are a Bridge between Aquatic and Terrestrial Ecosystems

On the 70th Anniversary of A.Yu.Haritonov

O.N.Popova

Institute of Systematics and Ecology of Animals, Siberian Branch of RAS (Novosibirsk, Russia)

Amphibiotic insects, whose eggs and larvae develop in water and adults are terrestrial, are one of the main biogenic factors in the returning a lot of chemical elements from water bodies to the land. The article is based on 30-year (1980–2010) studies conducted in the Barabinsk forest-steppe (Western Siberia, Russia) under the leadership of A.Yu. Haritonov (1949–2013). We measured the quantitative and qualitative contribution of odonates (Odonata) to the export of aquatic production, including highly unsaturated fatty acids (HUFA) and organic carbon, to terrestrial ecosystems. It turned out that the annual emergence of odonates for the whole land area (190 km²) in the basin the Chany Lake is an average of 408 tons of wet weight (124 tons of dry weight), and this is 68% of the annual emergence of all amphibiotic insects. Export of organic carbon via studied odonates is comparable to herbivorous terrestrial insects, and of HUFA, to all other amphibiotic insects. Thus, odonates appeared to be a vital conduit of aquatic productivity to forest-steppe ecosystem.

Keywords: amphibiotic insects, annual emergence of odonates, highly unsaturated fatty acids, organic carbon, forest-steppe, Western Siberia.