

Институт биологических проблем криолитозоны Сибирского отделения  
Российской академии наук – обособленное подразделение Федерального  
государственного бюджетного учреждения науки Федерального  
исследовательского центра «Якутский научный центр Сибирского отделения  
Российской академии наук»

На правах рукописи

**Сивцева Лена Валентиновна**

**ФАУНА СТРЕКОЗ (ODONATA) ЯКУТИИ**

1.5.14. – Энтомология  
(биологические науки)

Диссертация на соискание учёной степени  
кандидата биологических наук

Научный руководитель:  
доктор биологических наук  
Винокуров Николай Николаевич

Якутск – 2024

## ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ.....	3
ГЛАВА 1. ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ СТРЕКОЗ ЯКУТИИ .....	8
ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ .....	13
2.1. Материал.....	13
2.2. Методы исследований .....	15
ГЛАВА 3. ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЙ.....	21
ГЛАВА 4. ФАУНИСТИЧЕСКИЙ ОБЗОР СТРЕКОЗ ЯКУТИИ .....	30
4.1. Таксономическая структура одонатофауны.....	30
4.2. Ареалогический анализ .....	41
4.3. Изученность фауны стрекоз в природных районах Якутии .....	49
4.4. Сравнение локальных одонатофаун Якутии и сопредельных регионов.....	57
ГЛАВА 5. РЕГИОНАЛЬНЫЕ ОСОБЕННОСТИ БИОЛОГИИ СТРЕКОЗ.....	68
5.1. Личинки.....	68
5.1.1. Экологические группы .....	68
5.1.2. Отношение к минерализации водоемов.....	76
5.1.3. Распределение по водоемам г. Якутск .....	79
5.2. Имаго .....	89
5.2.1. Фенология лёта стрекоз в Центральной Якутии .....	89
5.2.2. Сезонная динамика суточной активности (на примере Центральной Якутии) .....	100
5.2.3. Влияние погодных факторов на лёт .....	110
5.2.4. Биологические группы по способам охоты.....	115
5.3. Трофические связи стрекоз.....	114
ВЫВОДЫ.....	125
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ.....	127
Приложение I.....	148
Приложение II.....	155

## ВВЕДЕНИЕ

Стрекозы (Odonata) – древний отряд амфибиотических насекомых, ископаемые остатки которых известны с каменноугольного периода и имеют возраст свыше 300 миллионов лет. Вместе с тем, стрекозы обладают рядом прогрессивных признаков, характерных современным насекомым – это широкое распространение, многообразие видов (около 7 тыс.), обилие в водных и наземных биоценозах (Бельшев и др., 1989). Благодаря высоким адаптивным возможностям, стрекозы способны существовать в самых различных условиях внешней среды и встречаются во всех природных зонах от тропиков на юге до субарктики на севере. Они отличаются своеобразной морфологией с признаками высокой специализации, маневренным и быстрым полётом, что обеспечивает их превосходство над остальными крылатыми насекомыми в освоении воздушного пространства.

Стрекозы состоят в тесных взаимоотношениях со многими систематическими группами животных и играют важную роль в трофических сетях биоценозов и жизнедеятельности человека. С одной стороны, как активные хищники на обеих фазах своего развития, они приносят существенную пользу, участвуя в регуляции численности кровососущих насекомых, вредителей сельского и лесного хозяйства (Бельшев, 1963; Бельшев и др., 1989; Борисов, 1985; Сухачева и др., 1988; Сухачева, 1989; Белевич, Юрченко, 2007). Также, являясь одними из самых многочисленных отрядов насекомых, стрекозы служат основой питания многих видов рыб, водоплавающих и околоводных птиц. С другой стороны, выступая промежуточным звеном в цикле развития трематод, они распространяют простогонимоз среди дикой и домашней птицы, в рыбном хозяйстве составляют пищевую конкуренцию молоди рыб, а личинки *Lestes* повреждают ветви хурмы (Бельшев, 1963, 1964). Личинок некоторых видов стрекоз используют в качестве биоиндикаторов для определения уровня органического загрязнения природных вод и контроля над техногенным загрязнением

водотоков и околотоводных экосистем при различных мониторинговых исследованиях (Чертопруд, Чертопруд, 2010).

По последним данным в одонатофауне России зарегистрировано 156 видов (Онишко, Костерин, 2021), из них 37 отмечены в Республике Саха (Якутия) (Kosterin, Sivtseva, 2009; Сивцева, Давыдова, 2019; Сивцева, Зыков, 2022). Якутия характеризуется резкоконтинентальным климатом, сплошным распространением многолетней мерзлоты, сложным рельефом, обилием и разнообразием водных объектов, что в совокупности определяет видовой состав фауны и особенности ее распространения. Располагаясь на севере азиатской части Евразийского континента, Якутия представляет особый интерес при изучении вопросов зоогеографии стрекоз, т.к. многие южные по происхождению виды находят здесь предел своего распространения на северо-восток. Таким образом, малоизученность регионального распространения, биологии и экологии видов стрекоз Якутии определила цели и задачи работы.

**Цель и задачи исследования.** Целью работы является изучение фауны стрекоз в условиях самого холодного региона Евразийского континента. Для достижения цели были поставлены следующие задачи:

1. Выявить видовой состав фауны стрекоз Якутии;
2. Обобщить данные по распространению видов в Якутии и провести ареалогический анализ;
3. Проанализировать сходство локальных фаун Якутии и сопредельных регионов Восточной Сибири и Дальнего Востока;
4. Изучить особенности биологии личинок и имаго стрекоз Якутии.

**Научная новизна.** Выявлен таксономический состав одонатофауны Якутии, включающий 37 видов из 15 родов и 7 семейств. Впервые для исследованной территории указываются 6 видов, включая новый для науки подвид *Calopteryx splendens njuja* Kosterin et Sivtseva, 2009. Расширены на северо-восток ареалы 7 видов. Получены данные по фенологии и биологии стрекоз в условиях криосемиаридного климата Центральной Якутии.

**Личный вклад автора.** Автором проведены сбор, обработка и определение личинок и имаго стрекоз, изучен коллекционный материал зоологического музея ИБПК СО РАН, обобщены данные из литературных источников. Выявлен таксономический состав фауны стрекоз Якутии, территориальное распределение видов в регионе. Проведены суточные учеты численности имаго стрекоз, показана взаимосвязь лётной активности имаго и погодных факторов.

**Теоретическая и практическая значимость работы.** Сведения, изложенные в данной работе, могут быть использованы: при составлении Государственного кадастра животного мира Якутии и России; для разработки мер охраны редких видов; при проведении экологических и мониторинговых исследований за состоянием водных объектов; при организации и ведении научно-исследовательских проектов школьников и студентов; при подготовке курса лекций по энтомологии в биологических отделениях вузов; для составления и хранения фондовых энтомологических коллекций научно-исследовательских институтов, музеев и т.д.

**Положения, выносимые на защиту:**

1. Характер распространения видов показывает высокую эффективность Верхоянского и Станового хребтов как основных биогеографических рубежей между локальными фаунами Якутии и прилегающими регионами Восточной Сибири и Дальнего Востока.

2. Особенности фенологии стрекоз в Центральной Якутии определяются резкой континентальностью климата в условиях криолитозоны.

**Апробация работы.** Основные результаты исследований докладывались на научных конференциях: XIII съезде Русского энтомологического общества (Краснодар, 9-15 сентября 2007 г.), XI Лаврентьевских чтениях (Якутск, 2007 г.), Международной научно-практической конференции (Ставрополь, 10-12 сентября 2008 г.), Всероссийской конференции «Человек и Север: антропология, археология, экология» (Тюмень, 2009 г.), Международной конференции «Современные проблемы биоразнообразия» (Воронеж, 2009), VIII

межрегиональном совещании энтомологов Сибири и Дальнего Востока с участием зарубежных ученых «Энтомологические исследования в Северной Азии» (Новосибирск, 4-7 октября 2010 г.), Всероссийской конференции «Биологические проблемы криолитозоны», посвященной 60-летию со дня образования Института биологических проблем криолитозоны СО РАН (Якутск, 30 июля - 5 августа 2012 г.), I Всероссийской научно-практической конференции «Природопользование в Арктике: современное состояние и перспективы развития» (Якутск, 22–25 сентября 2015 г.), IX международном симпозиуме «Баланс углерода, воды и энергии климат бореальных и арктических регионов с особым акцентом на Восточную Евразию» (Якутск, 1-4 ноября 2016 г.); ярмарке инновационных проектов молодых ученых и предпринимателей «Мегапроектам – интеллектуальный потенциал молодежи», посвященной Дню российской науки и Году молодежи в России (Якутск, 2009 г.); семинарах Якутского отделения РЭО; семинаре лаборатории экосистемных исследований холодных регионов ИБПК СО РАН (Якутск, 2020 г.).

**Публикации.** По теме диссертационной работы опубликовано 19 работ, из них 3 в журналах из списка ВАК.

**Структура и объем диссертации.** Работа состоит из введения, 5 глав, выводов, литературы и 2 приложений. Диссертация занимает 160 страниц, содержит 10 таблиц и 28 рисунков. Список использованной литературы включает 189 работ, в том числе 14 на иностранных языках.

**Благодарности.** Выражаю искреннюю благодарность научному руководителю д.б.н. Н. Н. Винокурову за поддержку и помощь в работе над диссертацией; д.б.н. О. Э. Костерину (Институт цитологии и генетики СО РАН, Новосибирск) за ценные советы и конструктивные замечания, снабжение литературой по стрекозам; к.б.н. Н.Г. Давыдовой (доцент кафедры общей биологии Института естественных наук СВФУ), к.б.н. Е.С. Захарову (ИБПК СО РАН) за предоставленный для изучения одонатологический материал. Особую признательность выражаю коллегам-энтомологам к.б.н. А.К. Багачановой, к.б.н. Н.К. Потаповой, к.б.н. Т.Г. Евдокаровой, к.б.н. Ю.В. Ермаковой, к.б.н.

А.П. Бурнашевой, к.б.н. А.А. Попову, инженеру-исследователю С.Н. Ноговицыной, лаборанту Е.Н. Зыкову за предоставленные для изучения материалы из различных районов Якутии.

## ГЛАВА 1. ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ СТРЕКОЗ ЯКУТИИ

Первые сведения о стрекозах Якутии появились в статье Х. Хагена (Hagen, 1858), где были указаны 8 видов, собранных в 1854 г. экспедицией Р.К. Маака в бассейне р. Вилюй: *Sympetrum flaveolum* (Linnaeus, 1758), *S. danae* (Sulzer, 1776), *Leucorrhinia intermedia* Bartenev, 1912, *Cordulia aenea* (Linnaeus, 1758), *Epithea bimaculata* (Charpentier, 1825), *Aeshna caerulea* (Ström, 1783) (приводится как *A. borealis* Zett.), *Ae. crenata* Hagen, 1856, *Lestes sponsa* (Hansemann, 1823). В этой работе указывается вид *Agrion* sp., близкий к *Agrion puella* («...letztere in schlechtem Zustande, dem *A. puella* nahe stehend», цит.: Hagen, 1858: с. 97). Предположительно, этот экземпляр относится к обычному в фауне Якутии широко распространенному виду *Enallagma cyathigerum* (Charpentier, 1840).

Дальнейшие указания стрекоз из Якутии находятся в серии статей А.Н. Бартенева (1911, 1912, 1915), в основу которых были положены энтомологические сборы Р.К. Маака и А.Л. Чекановского (1874–1875 гг.), И.Д. Черского (1891 г.), хранящиеся в Зоологическом Музее Императорской Академии наук. В результате фауна стрекоз Якутии пополнилась еще 4 видами – *Coenagrion hylas* (Trybom, 1889), *C. hastulatum* (Charpentier, 1825), *C. lunulatum* (Charpentier, 1840) и *Aeshna juncea* (Linnaeus, 1758). Однако все эти работы, основанные на случайных сборах, были все еще недостаточными для каких-либо заключений касательно фауны такой обширной территории как Якутия, и лишь ограничивались приведением списка видов. Более подробно фауна стрекоз региона рассмотрена в статье А.Н. Бартенева (1917) «К фауне стрекоз окрестностей г. Якутска», где он приводит уже 16 видов. Материалом для публикации послужили стрекозы, собранные Т.О. Юринским в 1910–1914 гг. в г. Якутске и его окрестностях, геологом П.В. Олениным в 1911 г. в с. Петропавловск (Усть-Майский улус). Из них 5 видов – *Coenagrion lanceolatum* (Selys, 1872), *Erythromma najas* (Hansemann, 1823), *Sympetma paedisca* (Brauer, 1877), *Lestes dryas* (Kirby, 1890), *Sympetrum vulgatum* (Linnaeus, 1758) (приводится как *Sympetrum vulgatum vulgatum rossicum* Bart.) отмечались

впервые для этой территории, что позволило существенно отодвинуть границу их ареала на северо-восток, а виды *Libellula quadrimaculata* Linnaeus, 1758 и *Leucorrhinia orientalis* Selys, 1887 оказались новыми для Якутии.

Затем, после почти полувекового перерыва в исследовании фауны стрекоз Якутии, выходит статья Б.Ф. Бельшева (1960), где впервые приводятся материалы по 9 видам стрекоз, распространенных за Полярным кругом. В ее основу легли материалы, собранные коллекторами Н.Н. Скалоном у с. Дружина на р. Индигирка (1957 г.) и студенткой В. Муцетони в окрестностях г. Верхоянск на р. Яна (1954 г.). Из них 3 вида оказались новыми указаниями для одонатофауны Якутии – *Aeshna subarctica* Walker, 1908, *Somatochlora graeseri* Selys, 1887 и *Enallagma* sp., который впоследствии был признан aberrативной формой *Enallagma cyathigerum cyathigerum* Charpentier, 1840 (Бельшев, 1973).

Отдельного упоминания заслуживают работы энтомологов, специально приезжавших в Якутию для сбора насекомых, в т.ч. и стрекоз. Так, Б.Ф. Бельшев (1965, 1973) с 18 июня по 22 июля 1963 г. исследовал одонатофауну р. Нуорда (нижнее течение Лены), откуда привел сведения о 14 видах стрекоз, из которых 4 вида – *Coenagrion johanssoni* (Wallengren, 1894), *C. glaciale* (Selys, 1872), *Somatochlora exuberata* Bartenev, 1910 и *S. arctica* (Zetterstedt, 1840). отмечались впервые для фауны Якутии. В последующем, в монографии по стрекозам Сибири, для фауны региона им указывается уже 27 видов из 13 родов (Бельшев, 1974). Далее выходит статья, с обобщением вышеприведенных данных с Нижней Лены, Яны и Индигирки, где для исследованных территорий Заполярья приводится 16 видов стрекоз (Бельшев, Харитонов, 1980). Из зарубежных специалистов в 1989 г. приезжал и исследовал энтомофауну Центральной Якутии японский энтомолог М. Фукуи (Fukui, 1992). Тогда, в окрестностях г. Якутска и на озерах, расположенных в долине р. Кенгкеме, им было собрано 17 видов стрекоз. Среди них виды *Aeshna serrata* Hagen, 1856 и *Coenagrion ecornutum* (Selys, 1872) были собраны впервые, а виды *C. johanssoni*., *C. hylas*, *E. cyathigerum* оказались новыми для Центральной Якутии. В июне 2002 г. О.Э. Костерин (Kosterin, 2004) собирал стрекоз в Южной Якутии в

окрестностях гг. Алдан и Томмот. Из приведенных им 13 видов реофильный вид *Nihonogomphus ruptus* (Selys & Hagen, 1858) и редкий циркумбореальный вид *Somatochlora sahlbergi* Trybom, 1889 оказались новыми для одонатофауны Якутии, что в итоге позволило расширить список стрекоз Якутии до 32 видов.

Исследования одонатофауны Якутии в Институте биологических проблем криолитозоны СО РАН (далее – ИБПК) начались с опубликования материалов по *Calopteryx japonica* Selys, 1869 (приведен как *Calopteryx virgo* (Linnaeus, 1758), собранных диссертантом в бассейне р. Чона в Западной Якутии и А.И. Аверенским в устье р. Бирюк в Юго-Западной Якутии (Попова и др., 2003).

В статье о стрекозах северо-востока Якутии по сборам энтомологов ИБПК СО РАН А.Д. Степанова в п. Депутатский (1999 г.), Н.К. Потаповой в Нерском плоскогорье (2003 г.), А.А. Поповой в Колымской низменности (2006 г.), С.Н. Ноговицыной в верховьях р. Аллах-Юнь (2007 г.) и собственным сборам в Оймяконье (2007–2008 гг.), соискателем приводится 18 видов стрекоз (Сивцева, 2008). Из них 9 видов отмечались впервые для исследованного района – это *Lestes dryas* Kirby, 1890, *L. sponsa* Hansemann, 1823, *C. johanssoni*, *C. glaciale*, *C. lunulatum*, *A. juncea*, *L. intermedia*, *S. flaveolum* и *S. danae*.

Наконец, в результате продолжающихся исследований в первом десятилетии XXI в., в составе одонатофауны Якутии было выявлено 35 видов стрекоз из 6 семейств (Kosterin, Sivtseva, 2009). Впервые был описан новый подвид *Calopteryx splendens njuja* Kosterin et Sivtseva, 2009, а виды *Aeshna grandis* (Linnaeus, 1758) и *Ophiogomphus obscurus* Bartenev, 1930 указаны впервые для региональной одонатофауны.

Также опубликованы данные о фауне стрекоз охраняемых территорий Юго-Западной Якутии (Сивцева, 2009). Всего для ресурсных резерватов этой части республики приводится 23 вида из 7 семейств. Материалом для данной публикации послужили сборы в ресурсном резервате «Пилька», сделанные Е.Л. Каймуком в 1999 г., Н.Н. Винокуровым (2000 г.), С.Н. Ноговицыной (2002 г.), А.П. Бурнашевой (2007 г.) и М.А. Винокуровой (2008 г.). В ресурсном

резервате «Эргеджей» стрекозы были собраны Ю.В. Ермаковой (2000 г.), в зоне покоя «Люксини» в верховьях р. Пеледуй – Е.Л. Каймук (2005 г.).

В статье, посвященной одонатофауне Центральной Якутии (Сивцева, 2010), на основе собственных сборов, энтомологической коллекции ИБПК СО РАН и ИЕН СВФУ указывается 28 видов стрекоз, в т.ч. виды *C. glaciale*, *N. ruptus*, *S. graeseri*, *S. exuberata* отмечались впервые для данного природного района.

По сборам С.Н. Ноговицыной на Эльгинском плоскогорье (2009 г.) и на р. Тимптон (2010 г.), А.П. Бурнашевой на р. Нюя (2009 г.) опубликованы новые данные о распространении редких для региональной фауны стрекоз *A. grandis*, *A. subarctica*, *S. arctica* и *S. sahlbergi* (Сивцева, 2011). Из них *A. subarctica* оказался новым для Центральной, а *S. arctica* – для Южной Якутии. Кроме того, в энтомологической коллекции Якутского государственного объединенного музея истории и культуры народов Севера им. Ярославского обнаружился единственный экземпляр *A. grandis* (Linnaeus, 1758), собранный в 1910 г. коллектором Зауэром «близ Витима».

По собственным и литературным данным, обобщены сведения по стрекозам бассейна р. Виллой, откуда указываем 20 видов из 6 семейств (Сивцева, 2012). Впервые для фауны стрекоз Центральной Якутии нами приводится *C. japonica* из окрестностей с. Хатырык Намского улуса – это самая северная точка находки по всему ареалу вида (Сивцева, Давыдова, 2018). Наконец, по последним данным, состав одонатофауны Якутии дополнен видами *Somatochlora alpestris* (Selys, 1840) с окрестностей с. Кулун-Елбют (Сивцева, Давыдова, 2019) и *Leucorrhinia albifrons* (Burmeister, 1839) из г. Ленск (Сивцева, Зыков, 2022).

С 2007 г. диссертантом начаты исследования по экологии стрекоз Якутии. Изучено распределение личинок стрекоз к различным типам водоемов, расположенных в окрестностях г. Якутска (Сивцева, 2012). Получен материал по фенологии 26 видов стрекоз, которые по календарным срокам лёта укладываются в 6 фенологических групп: зимующую, поздневесенне-летнюю,

поздневесенне-позднелетнюю, летнюю, летне-позднелетнюю и летне-осеннюю (Сивцева, 2015). Опубликованы результаты изучения суточной динамики лётной активности стрекоз в окрестностях г. Якутска (Sivtseva, 2016).

## ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

### 2.1. Материал

В основу диссертационной работы положены исследования по фауне и биологии стрекоз, собранные автором в 2007–2024 гг. Исследованы 52 стоячих водоема, 19 водотоков, сделано свыше 300 сборов личинок стрекоз, проведено 196 учетов летной активности.

Фаунистические сборы проводились в Северо-Восточном, Западном, Центральном, Юго-Западном и Южном районах Якутии (рис. 1).

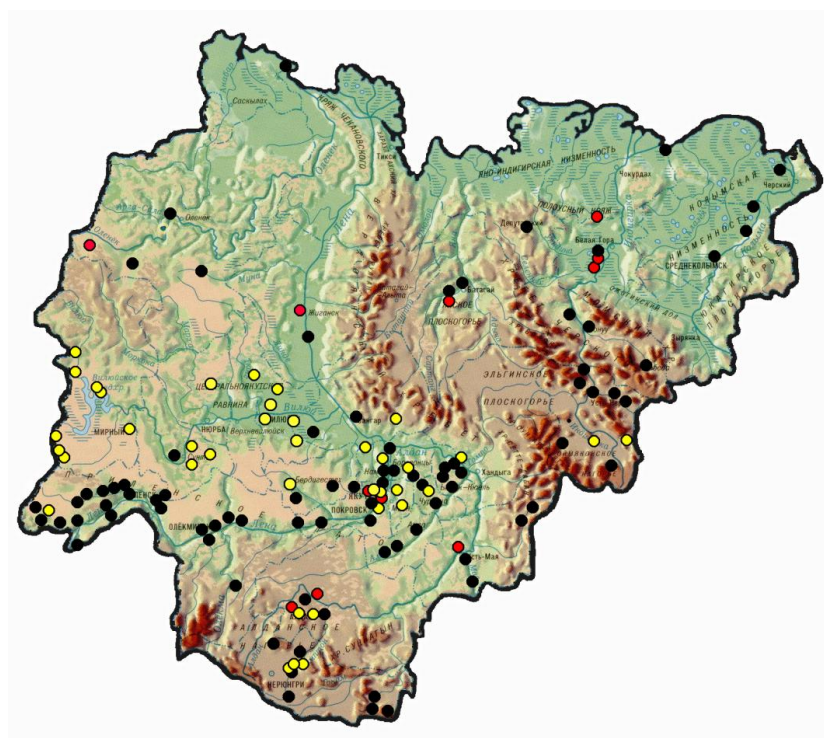


Рис. 1. Пункты сборов стрекоз в Якутии. Точки сборов из литературных источников обозначены красным, автора – желтым, других лиц – черным.

В Южной Якутии сборы велись на участке «Дружный» на Эльконском горсте (2007 г.), окрестностях п. Чульман, на р. Тимптон и ее притоках Горбыллах, Барылас и Нельгую (2010 г.). Материал по стрекозам также собран при изучении биоразнообразия ресурсных резерватов: «Чонский» (2002 г.), «Верхнеиндигирский» (2008 г.) и «Вилуйский» (2009 г.). Кроме того, в рамках научно-исследовательских работ по паспортизации уникальных озер

Республики Саха (Якутия) обследованы: в Западной Якутии – озера Мохсоголлох (Кемпендяй) и Муосаны (2011 г.), Мастах (2012 г.), в Центральной Якутии – Чурапча, Абалах, Мюрю, Тюнгиюлю, Нал-Тюнгиюлю, Сегелей (2011 г.) и Лабыда (2012 г.). В ходе проведения мониторинга биоресурсов нефтегазоносных лицензионных участков сборы стрекоз проведены на территории Талаканского месторождения в Юго-Западной Якутии (2014 г., 2016–2019 гг.).

При выполнении мониторинговых работ по оценке состояния окружающей среды исследовалась энтомофауна окрестностей с. Кюлекянь в междуречье Тюнг-Диппа, подпадающего под зону падения отделяющихся частей ракет-носителей (2014 г.). При изучении и мониторинга динамики биоразнообразия животного мира мерзлотных, реликтовых степных (2007–2011 гг.) и травянистых (2014–2016 гг.) экосистем, систематически исследовались окрестности г. Якутска и близлежащие территории.

Также сборы стрекоз сделаны во время работы в школьных экологических лагерях в окрестностях с. Томтор Оймяконского (2007 г.), с. Крест-Хальджай Томпонского (2008 г.), с. Сегян-Кюэль Кобяйского (2015 г.), с. Хатырык Намского (2016 г.) улусов и с. Тулагино в долине Туймаада (2017 г.). Сборы стрекоз также проводились в местах распространения наносных песчаных почв в Западной Якутии (2021 г.).

Кроме собственных материалов, в работе использованы многолетние сборы энтомологов ИБПК СО РАН, студентов-биологов ИЕН СВФУ и школьников. Дополнительно изучены материалы по стрекозам, собранные доцентом кафедры общей биологии ИЕН СВФУ к.б.н. Н.Г. Давыдовой в Верхоянье (2008 г.); научным сотрудником ИБПК СО РАН, к.б.н. Е.С. Захаровым на территории бизонария «Тымпынай» (2012 г.), в окрестностях с. Походск в дельте р. Колыма (2012 г.); с. Сатагай Вилюйского улуса (2016 г.) и с. Абый Аллаиховского улуса (2017 г.). Объем изученного материала в общей сложности составил более 5000 экземпляров.

Названия пунктов одонатологических сборов приводятся согласно Словарю географических названий Якутской АССР (1987).

## **2.2. Методы исследований**

Отлов взрослых особей стрекоз произведен по стандартным методикам сбора с помощью воздушного сачка. Для фиксации имаго использованы хлороформ и этилацетат. Зафиксированные особи подсушены на фильтровальной бумаге и разложены на ватных матрасиках или помещены в бумажные пакетики.

Нами предложен новый способ хранения и монтирования имаго стрекоз в шкафах-картотеках в специальном конверте (рис. 2).

Готовые для хранения конверты укладывают в порядке возрастания инвентарных номеров в каталожные шкафы-картотеки для хранения стандартных библиотечных карточек размером 125x75мм. При их отсутствии, конверты с насекомыми следует разложить по картонным или пластиковым коробкам так, чтобы в одной коробке оказались насекомые одного вида. Все данные с карточки (инвентарный номер, место и дата сбора, Ф.И.О. сборщика и т.д.) дублируют в регистрационном журнале. Таким образом, существенно облегчается поиск нужного экземпляра – искомый материал сначала находят в журнале, а затем по инвентарному номеру его легко отыскать среди других. В результате облегчается содержание коллекций, снижается риск их потери от механических повреждений и уничтожения насекомыми-вредителями.

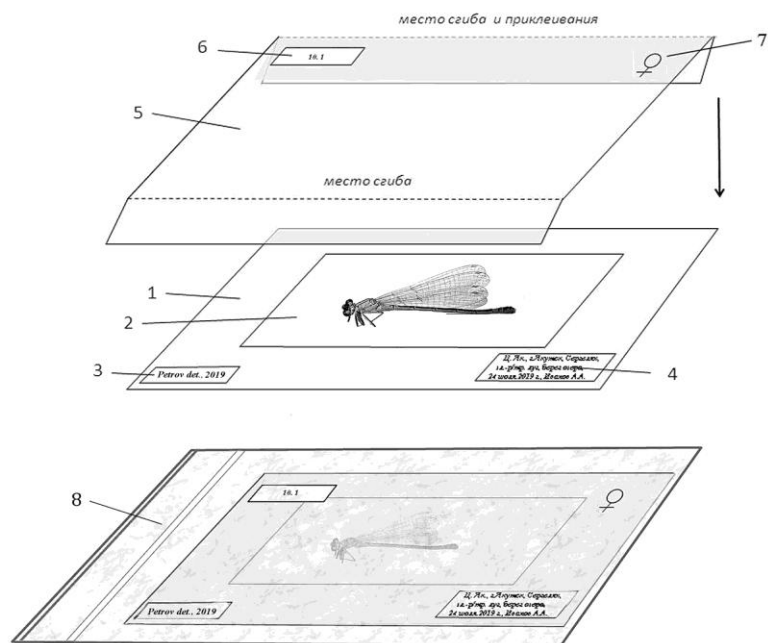


Рис. 2. Конверт для хранения имаго стрекоз: 1 – плотный картон, 2 – ватный слой, 3 – этикетка с фамилией специалиста, определившего материал и год определения, 4 – географическая этикетка, 5 – калькированная бумага, 6 – инвентарный номер коллекционного экземпляра, 7 – пол насекомого, 8 – пластиковый пакет с застежкой zip-lock

Личинки стрекоз собраны кошением водным сачком и после подсушивания на фильтровальной бумаге фиксировались 70%-ным этиловым спиртом. Для транспортировки живых личинок, предназначенных для содержания в садках, использованы пластиковые банки емкостью 120 мл. Экзувии, собранные на прибрежных станциях у водоемов, перекладывали в сухом виде в пластиковых пробирках (Попова, 1953; Фасулати, 1971; Каймук, Аверенский, 2001; Чертопруд, 2010; Голуб и др., 2012).

Видовая диагностика имаго и личинок стрекоз проведена по определительным таблицам А.Н. Поповой (1953), Б.Ф. Бельшева (1963, 1973), В.Э. Скворцова (2010). Видовая принадлежность отдельных видов подтверждена О.Э. Костериным (ИЦиГ, г. Новосибирск). Латинские и русские

названия таксономических групп приводятся по В.В. Онишко и О.Э. Костерину (2021).

Некоторая часть материалов приведена в аннотированном списке по опубликованной нами статье «Odonata of Yakutia (Russia) ...» (Kosterin, Sivtseva, 2009). К каждому виду также прилагается карта-схема его местонахождений в Якутии (Приложение I).

Хорологический анализ стрекоз проведен по принципам и методам, разработанным К.Б. Городковым (1984) на основе положения о трехмерной структуре ареалов – широтной, долготной и высотной, что позволило дать достаточно полную картину закономерности распространения этих насекомых на исследованной территории.

Стационарные наблюдения за сезонной и суточной активностью имаго стрекоз проводились в окрестностях г. Якутск на II надпойменной террасе у подножья левого коренного берега р. Лены. Первая учетная площадка заложена на 13-м километре Покровского тракта на небольшом полупроточном озере с условным названием «Кыталык», вторая – на территории Ботанического сада ИБПК СО РАН на крупном старичном озере Ытык-Кюель.

Данные из стационарных точек дополнены материалами, полученными в ходе маршрутных наблюдений на оз. Тэмийэ в районе дач на 13-м км Виллойского тракта, орнитологическом стационаре ИБПК СО РАН (24-й км Виллойского тракта), в окрестностях г. Якутска и других пунктах Центральной Якутии.

Изучение видового состава личинок стрекоз и их приуроченности к различным типам водоемов преимущественно проводилось в черте г. Якутска и его окрестностях. Полученные сведения дополнены материалами из экспедиционных работ по изучению энтомофауны уникальных озер Республики Саха (Якутия). Также использованы материалы по личинкам, собранные диссертантом и студентами ИЕН СВФУ в окрестностях с. Хатырык Намского улуса.

Карта-схема исследованных водоемов, расположенных в черте г. Якутска и его окрестностях, приводится в Приложении III. Распределение по водоемам г. Якутска. Небольшие озера и болота на территории Ботсада и местности Сергелях объединены и приводятся под условными названиями Ботсад и Сергелях II, соответственно. Некоторым водоемам присвоены условные названия согласно устоявшимся наименованиям мест их расположения.

При классификации водоемов опирались на схему, в основу которой были положены такие параметры как проточность, скорость течения и химический состав воды (Белышев, 1964), а также наличие водной растительности (Маликова, 1995). В отсутствие собственных данных использованы литературные источники со ссылками в соответствующей главе.

Определение уровня загрязненности водоемов проводилось вычислением индекса сапробности Пантле-Букка (Pantle, Buck, 1955), разработанного для 4-бальной системы сапробности Кольквитца-Марссона (Kolkwitz, Marsson, 1908, 1909) в модификации, предложенной М.В. Чертопруд и Е.С. Чертопруд (2010) по формуле:

$$I = \Sigma(S*J) / \Sigma(J),$$

где S – сапробность таксона, J – индикаторный вес таксона.

При этом сапробность таксона показывает в водах какой степени загрязненности он обычно встречается, а индикаторный вес – насколько узок диапазон загрязнения, характерный для таксона (Чертопруд, Чертопруд, 2010). Суточная динамика лёта у водоемов определялась по модифицированной нами методике учета, которая заключалась в определении количества стрекоз, пролетающих между береговой линией и шестом, установленным в 1 м от берега в качестве контрольной метки. Такие учеты производились каждую декаду месяца с июня по август с 8 ч утра до 20 ч вечера с интервалом в 2 часа. При этом подсчитывались все особи, пролетающие между береговой линией и контрольной меткой, и не отмечались особи, пролетающие за ним. Для удобства и точности учета использован механический счетчик. Каждая, пролетевшая мимо линии отметки (через учетную площадку) особь,

фиксирувалась нажатием рычажка счетчика, что позволяло не сбиваться при подсчете. После 10-минутного учета, показатель со счетчика переносился в журнал учета. При проведении учётов отмечались все изменения микроклиматических показателей – температура, относительная влажность, освещенность, скорость ветра, наличие осадков и облачность.

Начало и прекращение активности лёта фиксировалось методом учета стрекоз на строго оконтуренных учетных площадках  $10 \times 10 \text{ м}^2$ , заложенных на стационарных пунктах, методом маршрутного учета на ленточной трансекте длиной 100 м, шириной по 3 метра по обе стороны от середины, и визуальными наблюдениями (Белышев и др., 1989; Цуриков, 2001; Белевич, Юрченко, 2007; Борисов, 2007).

Группы имаго стрекоз по способу охоты сформированы в аналогии с таковыми в таежной зоне северо-востока Русской равнины (Татаринов, Кулакова, 2009) и дополнены собственными данными.

Анализ зоогеографических связей одонатофауны Якутии и сопредельных регионов проведен по собственным данным (Сивцева, 2008, 2009, 2011, 2012; Kosterin, Sivtseva, 2009) и работам других авторов (Запекина-Дулькейт, 1961; Белышев, 1974; Белышев, Харитонов, 1980, 1981; Костерин, 1999; Маликова, 2002; Маликова, 2005; Якубович, 2008; Костерин, Заика, 2011; Борисов, 2016; Fukui, 1992; Kosterin, Dubatolov, 2005; Malikova et al., 2007; Borisov et al., 2014).

Сходство таксономического состава фаун Якутии и сопредельных регионов оценивалось при помощи коэффициента Жаккара ( $J$ ), приведенных в Приложении II. При построении дендрограмм статистическая обработка материала произведена методом невзвешенного попарного арифметического среднего UPGMA (Unweighted pair-group method using arithmetic averages) программы PAST (PAleontological STatistics, ver. 1.75). Достоверность образования кластеров оценена с помощью метода рандомизированной обработки данных – бутстреп-анализа с количеством в 1000 бутстреп-повторностей. Для определения уровней связи между фаунами применен метод корреляционных плеяд, основанный на построении графов (Малков, 2005;

Равкин, 2008). Эффективность горных систем, взятых в качестве биогеографических рубежей между соседствующими фаунами, измерялась коэффициентом эффективности  $E = 1 - J$  (Сергеев, 1986).

### ГЛАВА 3. ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЙ

Рельеф и геологическое строение. Рельеф Якутии сложен двумя тектоническими структурами – Сибирской платформой и складчатой Верхояно-Чукотской областью.

По особенностям геологического строения и по абсолютным высотам общий рельеф Сибирской платформы неоднородный плоскогорно-равнинный. Вдоль побережья моря Лаптевых простирается Лено-Анабарская низменность с многочисленными термокарстовыми озерами. Над ней возвышаются кряжи Чекановского, Прончищева и Анабаро-Оленекское плато. Верховье и среднее течение р. Вилюй заняты Верхневилуиным плато. Южнее Среднесибирского плоскогорья простирается Приленское плато с заболоченными ложбинками, болотно-лесными и озерными впадинами. Еще южнее расположены сильно расчлененные скалистые массивы Олекмо-Чарского нагорья и система плоскогорий и среднегорных хребтов Алданского нагорья. На юге Алданское нагорье примыкает к Становому хребту. На востоке Среднесибирское плоскогорье постепенно переходит в Центральнаякутскую равнину – особую область развития озерно-аласного рельефа с обилием в междуречных пространствах аласов, озер, эрозионных останцев и тукуланов (Коржуев, 1959; Тимофеев, 1965; Пармузин, 1967; Русанов и др., 1967; Алексеев, 1978; Иванов, 1984; Атлас..., 1989; Сивцева и др., 1990).

Верхояно-Чукотская тектоническая область представляет собой сложные горные системы. Одним из наиболее важных крупных элементов орографии и морфоструктуры является Верхоянская горная цепь, служащая водоразделом между бассейнами Лены, Яны и Индигирки. Она состоит из множества крупных и малых хребтов, горных массивов и обширных межгорных долин и впадин. От верховьев реки Колымы на юго-востоке через среднее течение реки Индигирки до верховьев р. Ольджо на северо-западе протягивается горная система хребта Черского. Горные системы хребтов Верхоянского и Черского

разделены Янским, Эльгинским плоскогорьями и Оймяконским нагорьем, и характеризуются сочетанием плоских возвышенностей, межгорных впадин и невысоких хребтов. Восточнее Момского хребта находится Алазейское плоскогорье, а на правобережье Колымы – Юкагирское. Вдоль побережья Восточно-Сибирского моря расположены Яно-Индигирская и Колымская низменности (Коржуев, 1965; Русанов и др., 1967; Атлас..., 1989; Сивцева, 1990).

Климат. Климатические особенности Якутии, заключающиеся в резких изменениях термического режима в течение года, обусловлены ее географическим положением на северо-востоке Азии. Резко континентальный климат региона проявляется в большом контрасте летних и зимних температур воздуха, малом количестве атмосферных осадков и относительно слабых ветрах. Разность температур самого холодного месяца (январь) и самого жаркого летнего месяца (июль) составляет 50–55°C, а в некоторых местностях (Верхоянск, Оймякон) колебания температур достигают 60–100°C. В долинах рек Лены (до устья р. Вилюй), Алдана, Амги и в нижнем течении Вилюя отмечается наиболее длинный в пределах территории Якутии безморозный период – 70–100 дней. Осадков в Якутии выпадает мало и по показателю увлажнения большая часть региона лежит в пределах засушливой зоны – около 200 мм в год. Особенно засушлив климат в Центральной Якутии, где среднегодовое количество осадков составляет 200 мм, а испарение может превосходить этот показатель в четыре раза и больше. Наименьшее количество осадков (от 100 до 200 мм) выпадает в тундровой части Яно-Индигирской и Колымской низменностях, наибольшее (от 500 до 700 мм) – на западных и юго-западных склонах хребтов и гор Северо-Восточной Якутии (Клюкин, 1960; Витвицкий, 1965; Сивцева, 1990; Атлас..., 1989 Гаврилова, 1998).

Гидрография. Территория Якутии омывается морем Лаптевых и Восточно-Сибирским морем. Высокие широты, в которых расположены эти моря, обуславливают суровость их климата – это самые холодные моря в Арктике. В них несут свои воды множество больших и малых рек. Наиболее

крупные из них – Лена, Яна, Индигирка и Колыма образуют обширные дельты с многочисленными протоками и островами (Коржуев, 1965; Сивцева и др., 1990).

В Якутии насчитывается около 700 тыс. рек общей протяженностью почти 2 млн. км и свыше 723 тыс. озер общей площадью зеркала 83 тыс. км<sup>2</sup>. Речная сеть региона характеризуется весьма неравномерным территориальным распределением – на плато и равнинах густота речной сети составляет 0,4–0,5 км/км<sup>2</sup>, горных районах до 0,7 км/км<sup>2</sup>, а в приморских низменностях от 0,01 до 0,04 км/км<sup>2</sup>. Для большинства рек региона характерно смешанное питание, однако в пределах плато, равнин и низменностей преобладает снеговое питание, а в горах – дождевое и ледниковое.

Наибольшее количество озер расположено на низменностях и плоскогорьях и в районах с затрудненными условиями стока воды (приморские низменности и Центральная Якутия). Меньше всего озер отмечается на плато, плоскогорьях и в горах, находящихся в лучших условиях дренажа, где подземные льды развиты слабо. Большая часть (98%) озер характеризуется небольшой площадью (до 1 м<sup>2</sup>) и малой глубиной (2–5 м). К самым крупным озерам относятся Нерпичье (350 км<sup>2</sup>), Ожогоино (157 км<sup>2</sup>) и Ниджили (115 км<sup>2</sup>). Наиболее глубокими являются озера тектонического происхождения, котловины которых образовались в результате опускания участков земной коры по разломам – оз. Большое Токко (150–200 м) и оз. Лабынкыр (52 м). Большая часть озер республики пресная и по составу сходна с таковой речных вод, хотя довольно много и минерализованных озер – соленых и содовых. Среди них наиболее известны оз. Мохсоголлох (Кемпендяй) и оз. Абалах, вода и рапа которых используются в лечебных целях (Доронина, 1956; Коржуев, 1965; Сивцева и др., 1990; Аржакова, 2007).

Наряду с озерами распространены болота (мари); особенно много их на равнинах, горных тундрах и в долинах рек. Водораздельные мари, преимущественно верховые, приурочены к пониженным участкам междуречий и к верховьям рек. В лесной зоне болота покрыты мохово-травянистой

растительностью с ерником или угнетенной редкостойной тайгой. Долинные мари (обычно низинные) травяные, встречаются большей частью на расширенных участках долин и в низовьях рек. Вместе с тем общая заболоченность территории Якутии невелика – не превышает 5,1% в бассейне р. Лена и 3,1% в р. Колыма. Вследствие слабого протаивания верхняя граница многолетнемерзлой толщи располагается близко от поверхности, поэтому болота неглубоки, обычно имеют характерный бугристый рельеф и отличаются слабым развитием торфа (Коржуев, 1965).

Многолетняя и сезонная мерзлота. Практически вся территория Якутии, за исключением юго-западной части расположена в зоне сплошной многолетней мерзлоты. Мощность многолетнемерзлых горных пород в разных частях изменяется в широких пределах – от нескольких десятков метров до 400–600 м и более, что зависит от климата, рельефа местности, характера почвенного и растительного покрова, состава и строения горных пород, экспозиции склонов и других природных условий.

В большей части территории Якутии многолетнемерзлые породы залегают до глубины 200 м на юге и до 500–700 м на севере, а максимальное промерзание отмечено в южной части Анабаро-Оленекского плато в верховье р. Марха (1500 м). На территории юго-западных и южных районов распространены мерзлые грунты мощностью от 50 м на юге и до 100 м на севере, в горах – от 20–40 м до 40–60 м, соответственно. В верхнем течении р. Лена и Алданском нагорье наблюдается островное распространение мерзлоты мощностью 10–50 м на равнине и до 150 м в горах. В Центральной Якутии мощность мерзлых пород составляет 350–450 м. В районах, где нет многолетнемерзлых горных пород (Алданское плоскогорье, долина р. Чульман, Нерюнгри, верхнего Куранаха и смежных с ними районах) наблюдается значительная глубина зимнего (сезонного) промерзания порядка на 7 и даже 10 м (Качурин, 1965; Сивцева и др., 1990; Атлас..., 1989).

Почвы. Большое разнообразие геолого-морфологического строения и рельефа, наличие трех широтных природно-климатических зон на равнинной

части и нескольких вертикальных поясов на горах, обилие водных объектов в условиях повсеместного распространения многолетнемерзлых пород, обуславливают большое разнообразие ландшафтов и развитие на них своеобразных почв (Зольников, 1965; Десяткин и др., 2009).

Согласно почвенно-географическому районированию равнинная территория Якутии состоит из двух поясов: полярного и бореального. В полярном поясе распространены типичные тундровые формы рельефа и тундровые почвы, сформированные на тонком слое сезонного протаивания. В зоне распространения арктических почв (примитивные почвы-пленки, глеевые и неглеевые болотно-арктические) находятся острова Северного Ледовитого океана. К подзоне субарктических почв относится полоса тундр вдоль морского побережья. Здесь преобладают трещиновато-полигональные комплексы тундровых глеевых перегнойных, гумусных, иллювиально-малогумусовых почв и почв пятен. На склонах увалов распространены бугорковато-кочкарные тундры с болотно-тундровыми почвами. В понижениях рельефа представлены полигонально-валиковые болотные комплексы с участием тундровых торфянисто-глеевых и торфянисто-болотных почв (Десяткин и др., 2009).

На равнинах и плато преобладают мерзлотные таежные (палево-бурые) и мерзлотные болотные почвы, широко развитые на дренированных участках под лиственничной тайгой, на лессовидном карбонатном древнеаллювиальном суглинке и на суглинистом элювии карбонатных пород. Наиболее типичные разновидности этих почв распространены в Лено-Амгинском и Лено-Вилуйском междуречьях. Редко встречаются мерзлотные подзолистые и мерзлотные лугово-черноземные почвы и черноземы, развивающиеся под луговой злаково-разнотравной и лугово-степной растительностью на аласах, плоских нерасчлененных участках междуречий и понижениях. Наиболее распространены мерзлотные северотаежные почвы (криоземы), курумники и гольцы, а также мерзлотные подбуры (Зольников, 1965; Еловская и др., 1979; Атлас..., 1989; Десяткин и др., 2009).

Растительный покров. Территория Якутии состоит из 7 флористических районов, разделение на которых обусловлено различными ботанико-географическими условиями – Арктический, Оленекский, Яно-Индигирский, Колымский, Центрально-Якутский, Верхне-Ленский и Алданский (Захарова и др., 2005; Кузнецова и др., 2010).

Основой растительного покрова островов Арктического флористического района являются арктические пустыни и полупустыни, покрытые каменистыми россыпями. В низинах встречаются травянисто-кустарничковые тундры, а по влажным местам развиваются осоково-гипновые арктические болота и полигонально-валиковые тундры. На материковой линии вдоль побережья тянутся приморские луга, переходящие от берега в типичную арктическую тундру. На Яно-Индигирской низменности широко распространены мохово-кочкарные тундры и болота, а горная часть занята каменистыми пустынями. В лесотундровой зоне по долинам рек узкими полосками и отдельными куртинками проникает лиственница, в северной полосе преобладают кустарниковые ивы, а в южной – кустарниковые березки (Тихомиров, Штепа, 1956; Захарова и др., 2005).

Оленекский флористический район характеризуется сплошным произрастанием моховых и мохово-лишайниковых лиственничных редколесий и слабым развитием травянистой растительности. Наибольшую площадь занимают северотаежные предгорные редкостойные елово-лиственничные леса. В поймах рек нередко встречаются мохово-можжевеловые лиственничные леса и листвяги кустарниково-разнотравные. В долинах крупных рек произрастают в качестве примеси в лиственничных лесах небольшие ленточные сообщества из ели сибирской. Наиболее часто встречаются разнотравно-кустарниковые зеленомошные елово-лиственничные леса. Небольшие площади занимают луга, ивняки и топольники. На заиленных песчано-галечниковых наносах произрастают разнотравные дриадовые сообщества, а на склонах южных экспозиций встречаются фрагменты степных участков (Иванова, 1961;

Лукичева, 1963; Луга..., 1975; Атлас..., 1989; Сосина, Захарова, 2004; Захарова и др., 2005).

В Яно-Индигирском флористическом районе господствуют различные варианты лишайниковых и зеленомошно-лишайниковых горных северотаежных лиственничных редколесий и лесов с разнообразным травяно-кустарничковым покровом. Широко распространены зеленомошные ивняки, реликтовые участки степной растительности, различные сообщества тундр (Юрцев, 1968; Красная книга..., 2000; Захарова, 2004а, 2004б; Захарова и др., 2005).

Колымский флористический район отличают редкостойные притундровые и северотаежные леса и редколесья лиственницы Каяндера. На старых разросшихся валиках формируются ольховники зеленомошные. Большие площади занимают массивы полигонально-валиковых тундроболот с облесенными валиками и участием крупнобугорковых закустаренных тундр. Наиболее часто встречаются кочкарные и осоково-вахтовые болота. Выше границы леса произрастают заросли из ольховника кустарничкового, березки растопыренной и кедрового стланика, которых еще выше сменяют горные тундры и каменистые пустоши. Для горных районов характерны травяные сообщества (чистаи). На южных экспозициях склонов среднего течения р. Колыма отмечены небольшие участки степей, приуроченных к повышенным элементам рельефа (Перфильева, Рыкова, 1975; Основные особенности..., 1987; Захарова и др., 2005).

Для Центрально-Якутского флористического района характерны лиственничные леса из лиственницы даурской с небольшим участием ели сибирской. Сосняки занимают хорошо прогреваемые и относительно сухие участки южных склонов и вершин водоразделов. Ельники часто распространены небольшими ленточными массивами в виде самостоятельных ценозов, реже – в качестве примеси в лиственничных лесах. Встречаются березовые колки с обильным разнотравьем, топольники и ивняки (Тимофеев, 1992; Ефимова, Шурдук, 2002, 2003; Ефимова и др., 2003). Фрагменты степных

участков представлены луговыми дерновинно-разнотравными, злаковыми или злаково-полынными степями. Пониженные формы рельефа заняты аласами с различными типами осоковых, осоково-злаковых лугов; реже встречаются сапропелевые аласы с осоково-вейниковыми и вейниковыми кочковатыми лугами (Усанова, 1961; Луга..., 1975; Захарова и др., 2005). Распространены тукуланы, зарастающие сосной обыкновенной, березой повислой и кедровым стлаником (Добрецова, 1962; Основные особенности..., 1987; Скрыбин, Караваев, 1991).

В Верхне-Ленском флористическом районе преобладают леса с лиственницей Гмелина и лиственницей Чекановского. Встречаются листвяги бруснично-зеленомошные, различные типы брусничных сосновых лесов, смешанные хвойные леса и ельники. В верхнем течении р. Лена произрастают осинники бруснично-разнотравные с примесью березы плосколистной. На уровне 1000–1250 м распространены лиственничные и еловые редкостойные леса и фрагменты каменно-березовых лесов, в подгольцовом поясе – кедровостланиковые и рододендроновые сообщества и фрагменты горных вейниково-разнотравных лугов (Леса..., 1994). По берегам рек Нюя и Пеледуй встречаются коротконожковые луга, в верхнем течении Лены – гигантскополевициевые. На пойменных участках произрастают овсянициевые, лангсдорфвейниковые, разнотравные и вейниково-осоковые луга (Основные особенности..., 1987; Захарова и др., 2005).

В Алданском флористическом районе основной лесообразующей породой является лиственница Каяндера с примесью ели сибирской, ели аянской и сосны обыкновенной. На западной окраине изредка встречаются пихта сибирская и кедр сибирский. В среднем течении р. Алдан флора «тундростепей» образована типичными представителями петрофитных степей и арктоальпийских ксерофитов. Выше границы леса встречаются фрагменты разнотравно-моховых кедровостлаников, нередко небольшие участки дриадовых тундр. По берегам крупных рек и на островах произрастают заросли ивы прутовидной, рощи из тополя душистого и чозении. Из луговой

растительности распространены лангсдорфевейниковые и виллойскоосоковые кочкарники, крупноосоковые луга, разнотравные закустаренные луга. На высоте от 1400–1600 м над ур. м. простираются каменистые пустыни с эпифитно-лишайниковой растительностью, горными и осоковыми тундрами (Основные особенности..., 1987; Вологовский, 1992; Кузнецова, 2003; Захарова и др., 2005).

## ГЛАВА 4. ФАУНИСТИЧЕСКИЙ ОБЗОР СТРЕКОЗ ЯКУТИИ

### 4.1. Таксономическая структура одонатофауны

Согласно зоогеографическому районированию Голарктики, разработанному Б.Ф. Бельшевым и А.Ю. Харитоновым (1981) на основе изучения ареалов стрекоз, территория Якутии лежит в пределах лесотундровой и таежной провинций Сибирской подобласти. В соответствии с более современными представлениями, границы этих провинций более или менее совпадают с биогеографическими рубежами, принятыми для Северо-Восточной Азии, к которой относится вся обширная территория, лежащая к востоку от р. Енисей, и отграниченная на юге горами Южной Сибири (Malikova, Kosterin, 2019). Фауна стрекоз этой области с учетом находки *Leucorrhinia albifrons* (Burmeister, 1839) в Юго-Западной Якутии включает 40 видов из 7 семейств, из них в Якутии не встречаются 3 вида *Anax junius* (Drury, 1773), *Pantala flavescens* (Fabricius, 1798), *Sympetrum depressiusculum frequens* (Selys, 1887).

В настоящее время в составе фауны стрекоз Якутии насчитывается 37 видов, относящихся к двум подотрядам, 6 надсемействам, 7 семействам, 9 подсемействам и 15 родам (табл. 1).

Таблица 1

Список фауны стрекоз Якутии

№	ТАКСОН
Подотряд ZYGOPTERA Selys, 1840 – РАВНОКРЫЛЫЕ СТРЕКОЗЫ	
Надсемейство CALOPTERYGOIDEA – КРАСОТКИ	
Семейство Calopterygidae Buckecker, 1876 – Красотки	
Род <i>Calopteryx</i> Leach, 1815 – Красотки	
1	<i>Calopteryx japonica</i> Selys, 1869 – Красотка японская
2	<i>Calopteryx splendens</i> (Harris, 1776) – Красотка блестящая
Надсемейство LESTOIDEA – ЛЮТКИ	
Семейство Lestidae Bianchi, 1905 – Лютки	
Подсемейство Lestinae – Лютки настоящие	
Род <i>Lestes</i> Leach, 1815 – Лютки зеленые	
3	<i>Lestes dryas</i> Kirby, 1890 – Лютка-дриада
4	<i>Lestes sponsa</i> (Hansemann, 1823) – Лютка-невеста
Подсемейство Symplesmatinae – Лютки серые	
Род <i>Symplesma</i> Burmeister, 1839 – Лютки серые	
5	<i>Symplesma paedisca</i> (Brauer, 1877) – Лютка сибирская
Надсемейство COENAGRIONOIDEA – СТРЕЛКИ	

Семейство Coenagrionidae Tillyard, 1926 – Стрелки	
Подсемейство Coenagrioninae – Стрелки	
Род <i>Coenagrion</i> Kirby, 1890 – Стрелки настоящие	
6	<i>Coenagrion armatum</i> (Charpentier, 1840) – Стрелка вооруженная
7	<i>Coenagrion ecornutum</i> (Selys, 1872) – Стрелка безрогая
8	<i>Coenagrion glaciale</i> (Selys, 1872) – Стрелка ледяная
9	<i>Coenagrion hastulatum</i> (Charpentier, 1825) – Стрелка копыеносная
10	<i>Coenagrion hylas</i> (Trybom, 1889) – Стрелка лесная
11	<i>Coenagrion johanssoni</i> (Wallengren, 1894) – Стрелка болотная (Йохансона)
12	<i>Coenagrion lanceolatum</i> (Selys, 1872) – Стрелка ланцетоносная
13	<i>Coenagrion lunulatum</i> (Charpentier, 1840) – Стрелка весенняя
Род <i>Erythromma</i> Charpentier, 1840 – Красноглазки	
14	<i>Erythromma najas</i> (Hansemann, 1823) – Красноглазка-наяда
Подсемейство Ischnurinae – Тонкохвосты	
Род <i>Enallagma</i> Charpentier, 1840 – Стрелки голубые	
15	<i>Enallagma cyathigerum</i> (Charpentier, 1840) – Стрелка голубая
Подотряд Anisoptera Selys, 1840 – РАЗНОКРЫЛЫЕ СТРЕКОЗЫ	
Надсемейство AESHNOIDEA – КОРОМЫСЛА	
Семейство Aeshnidae Bianchi, 1905 – Коромысла	
Подсемейство Aeshninae – Коромысла настоящие	
Род <i>Aeshna</i> Fabricius, 1775 – Коромысла	
16	<i>Aeshna caerulea</i> (Ström, 1783) – Коромысло голубое
17	<i>Aeshna crenata</i> Hagen, 1856 – Коромысло сибирское (зубчатое)
18	<i>Aeshna grandis</i> (Linnaeus, 1758) – Коромысло большое
19	<i>Aeshna juncea</i> (Linnaeus, 1758) – Коромысло камышовое
20	<i>Aeshna serrata</i> Hagen, 1856 – Коромысло пильчатое
21	<i>Aeshna subarctica</i> Walker, 1908 – Коромысло субарктическое
Надсемейство GOMPHOIDEA – ДЕДКИ	
Семейство Gomphidae Rambur, 1842 – Дедки	
Подсемейство Onychogomphinae – Ониксы	
Род <i>Nihonogomphus</i> Oguma, 1926 – Дедки японские	
22	<i>Nihonogomphus ruptus</i> (Selys & Hagen, 1858) – Дедка поточный
Род <i>Ophiogomphus</i> Selys, 1854 – Дедки змеиные	
23	<i>Ophiogomphus obscurus</i> Bartenev, 1930 – Дедка темный
Надсемейство LIBELLULOIDEA – НАСТОЯЩИЕ СТРЕКОЗЫ	
Семейство Corduliidae Karsch, 1894 – Бабки	
Род <i>Cordulia</i> Leach, 1815 – Бабки	
24	<i>Cordulia aenea</i> (Linnaeus, 1758) – Бабка бронзовая (обыкновенная)
Род <i>Epithea</i> Burmeister, 1839 – Корзиночницы	
25	<i>Epithea bimaculata</i> (Charpentier, 1825) – Корзиночница двупятнистая
Род <i>Somatochlora</i> Selys, 1871 – Зеленотелки	
26	<i>Somatochlora alpestris</i> (Selys, 1840) – Зеленотелка альпийская
27	<i>Somatochlora arctica</i> (Zetterstedt, 1840) – Зеленотелка арктическая
28	<i>Somatochlora exuberata</i> Bartenev, 1910 – Зеленотелка японская
29	<i>Somatochlora graeseri</i> Selys, 1887 – Зеленотелка Грэзера
30	<i>Somatochlora sahlbergi</i> Trybom, 1889 – Зеленотелка Зальберга
Семейство Libellulidae Stephens, 1836 – Настоящие стрекозы	
Подсемейство Leucorrhiniinae – Белоносы	
Род <i>Leucorrhinia</i> Brittinger, 1850 – Белоносы	
31	<i>Leucorrhinia albifrons</i> (Burmeister, 1839) – Белонос белолобый

32	<i>Leucorrhinia orientalis</i> Selys, 1887 – Белонос восточный
33	<i>Leucorrhinia intermedia</i> Bartenev, 1912 – Белонос промежуточный
Подсемейство Libellulinae – Настоящие стрекозы	
Род <i>Libellula</i> Linnaeus, 1758 – Стрекозы настоящие	
34	<i>Libellula quadrimaculata</i> Linnaeus, 1758 – Стрекоза четырехпятнистая
Подсемейство Sympetrinae – Стрекозы-каменушки	
Род <i>Sympetrum</i> Newman, 1833 – Стрекозы-каменушки	
35	<i>Sympetrum danae</i> (Sulzer, 1776) – Стрекоза черная
36	<i>Sympetrum flaveolum</i> (Linnaeus, 1758) – Стрекоза желтоватая
37	<i>Sympetrum vulgatum</i> (Linnaeus, 1758) – Стрекоза обыкновенная

Видовой состав фауны стрекоз Якутии изучен относительно полно. Однако территория республики исследована весьма неравномерно, и пополнения одонатофауны региона можно ожидать на западе, юго-западе и в труднодоступной горной области на юге Якутии. По долинам крупных рек и их притокам в Якутию могут проникать виды, которые встречаются в близлежащих регионах на юге Сибири и Дальнего Востока. К примеру, миграции со стороны этих территорий неоднократно отмечались для бабочек: зарегистрированы случаи проникновения на территорию Олекминского заповедника хвостоносца ксута *Sinoprinceps xuthus* (Linnaeus, 1767) (Vinokurov, Vinokurova, 2001), адмирала индийского *Vanessa indica* (Herbst, 1794) (Бурнашева, Васильев, 2011) и парусника Маака *Papilio maackii* Menetries, 1859 (устное сообщение лепидоптеролога А.П. Бурнашевой). Также известен случай поимки белянки капустной *Pieris brassicae* (Linnaeus, 1758) в верховьях р. Пилка (Каймук и др., 2005).

Семейства Calopterygidae, Lestidae и Coenagrionidae из подотряда равнокрылых стрекоз (Zygoptera) занимают 41% таксономического состава одонтофауны региона, виды семейств Aeshnidae, Gomphidae, Corduliidae и Libellulidae из разнокрылых стрекоз (Anisoptera) составляют 59%.

Наибольшим числом видов отличаются представители сем. Coenagrionidae (табл. 2). На их долю приходится 27 % видового разнообразия стрекоз Якутии. Равнозначны по числу видов семейства Corduliidae и Libellulidae – в сумме они занимают 38 % состава региональной одонатофауны.

Наименьшее число видов (от двух до трех) наблюдается в семействах Lestidae, Calopterygidae и Gomphidae.

Среди родов наибольшее число видов отмечается в роде *Coenagrion*. Его основу составляют виды с восточносибирским центром видообразования – *Coenagrion hylas*, *C. johanssoni*, *C. armatum*, *C. glaciale* и *C. lunulatum* (Белышев, 1981).

Исключением является вид европейско-средиземноморского происхождения *C. hastulatum*, продвинувшийся на восток в постледниковый период. Этот вид вместе с близкородственным восточносибирским *C. lanceolatum* создает так называемую «западно-восточную парность», возникшую вследствие разделения в ледниковую эпоху единого ареала их общего правида (Белышев, 1981). В настоящее время выявлено, что ареалы обоих видов пересекаются, начиная с Южной Сибири до Кореи, а северная граница их ареала на Северо-Востоке Азии проходит через Якутию. Здесь, по нашим данным, так же, как и на юге Дальнего Востока (Маликова, 1995, 1997), вместо ожидаемо высокой численности восточного вида *C. lanceolatum* наблюдается доминирующее положение западного вида *C. hastulatum*.

Таблица 2

## Таксономическая структура фауны стрекоз Якутии

Подотря	Надсемейство	Семейство	Подсемейство	Род	Число видов	Доля от фауны, %
ЗYGOPTERA	Calopterygoidea	Calopterygidae		<i>Calopteryx</i>	2	5,4
	Lestoidea	Lestidae	Lestinae	<i>Lestes</i>	2	5,4
			Sympsectmatinae	<i>Sympsectma</i>	1	2,7
	Coenagrionoidea	Coenagrionidae	Ischnurinae	<i>Enallagma</i>	1	2,7
			Coenagrioninae	<i>Erythromma</i>	1	2,7
		<i>Coenagrion</i>		8	21,6	
OPTERA	Aeshnoidea	Aeshnidae	Aeshninae	<i>Aeshna</i>	6	16,2
	Gomphoidea	Gomphidae	Onychogomphinae	<i>Ophiogomphus</i>	1	2,7

				<i>Nihonogomphus</i>	1	2,7
Libelluloidea	Corduliidae			<i>Epitheca</i>	1	2,7
				<i>Cordulia</i>	1	2,7
				<i>Somatochlora</i>	5	13,5
	Libellulidae	Leucorrhiniinae		<i>Leucorrhinia</i>	3	8,1
		Libellulinae		<i>Libellula</i>	1	2,7
		Sympetrinae		<i>Sympetrum</i>	3	8,1

Согласно современным данным о распространении вида якутская популяция *S. ecornutum* представляется реликтовой, оторванной от ближайших известных местообитаний в Южном Прибайкалье и Забайкалье (Попова, Харитонов, 2012).

Два других рода семейства Coenagrionidae представлены по одному виду. Так, из обширного рода *Enallagma*, насчитывающего в мировой фауне 47 видов (Онишко, Костерин, 2021), в фауне Сибири и Дальнего Востока 3 вида (Malikova, Kosterin, 2019), в Якутии встречается всего один вид – *E. cyathigerum*. Он распространен практически повсеместно, за исключением территорий, расположенных севернее 70° с.ш.

Род *Erythromma*, включающий три вида, представлен видом *E. najas*. В исследованном регионе встречается его восточный подвид *E. najas humerale*, ареал которого простирается от Восточной Сибири до Дальнего Востока (Костерин, 2011). Между тем, еще А.Н. Бартнев (1917, с. 133) указывал для окрестностей г. Якутска именно «...западный *Erythromma najas*, (не восточный *humerale*)». Впоследствии на указанной местности нами отлавливались только особи с характерными для восточного подвида *E. najas humerale* желтоватыми клиновидными пятнами в передней части синторака между спинным и плечевым швами. Вместе с тем, в среднем течении р. Виллой в Западной Якутии нами также регистрировались особи только с признаком номинативного подвида *E. najas najas*, о чем нами было сообщено в статье о стрекозах бассейна р. Виллой (Сивцева, 2009). Также без светлых доплечевых швов оказался самец,

собранный нами на злаково-разнотравном лугу близ крупного старичного озера в окрестностях с. Хатырык Намского улуса. Возможно, в обоих вышеуказанных случаях отмечались особи с ярко выраженной меланизацией.

Из единственного рода *Calopteryx* семейства Calopterygidae на исследованной территории встречаются два вида – *C. japonica* и *C. splendens*. Следует отметить, что окраска крыльев у самцов якутских *C. splendens* несколько отличается от окраски типичной формы и отклоняется в сторону закавказско-переднеазиатских подвидов, что позволило выделить их в особый подвид *C. splendens njuja* Kosterin & Sivtseva, 2009. Это отличие заключается в уменьшении темной окраски на крыльях, варьирующей от едва заметного размытого в очертаниях до средней степени выраженности округлого пятна, но никогда не достигающей интенсивности как у типичных самцов (рис. 3).

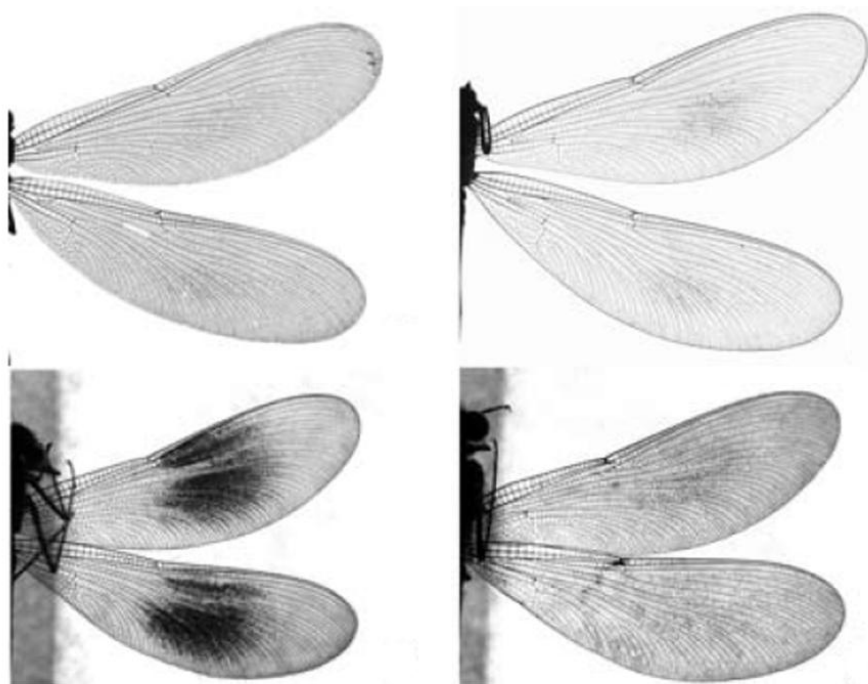


Рис. 3. Индивидуальная изменчивость окраски крыльев у самцов *Calopteryx splendens njuja*

Светлые почти прозрачные дымчато-бурые крылья, схожие с таковыми у самок или ювенильных самцов, оказались у взрослого самца *C. japonica*,

собранного в Центральной Якутии в окрестностях с. Столбы (=Хатырык) Намского улуса (Сивцева, Давыдова, 2018) (рис. 4).

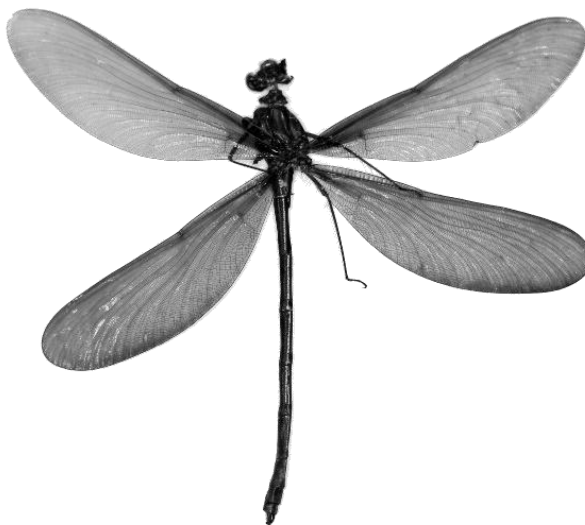


Рис. 4. Самец *Calopteryx japonica* со светлоокрашенными крыльями

Для сравнения, у взрослых самцов с Западной и Юго-Западной Якутии крылья всегда яркоокрашенные темного буро-синего цвет. Данное местонахождение отмечено примерно в 750 км от основной популяции вида на юго-западе Якутии и является самым северным в пределах своего ареала.

Один из самых крупных родов мировой одонатофауны *Lestes*, включающий 84 вида, в Якутии представлен всего двумя голарктическими видами американского происхождения – *L. dryas* и *L. sponsa*. Оба вида здесь встречаются практически повсеместно, за исключением самых северных районов, и везде обычны. Отметим, что *L. dryas* за Полярным кругом обнаружен в окрестностях с. Кулун-Елбют Момского района на левом берегу р. Индигирка (66° с. ш.).

Из четырех видов бореального рода *Sympetrum* в Якутии встречается *S. paedisca*. Для данного вида характерно весьма неравномерное распределение. Так, в Центральной Якутии на левобережье р. Лена это обычно многочисленный вид, а на правобережье, в Лено-Амгинском междуречье, встречается крайне редко – всего два экземпляра были обнаружены нами на

берегу оз. Мюрю в окрестностях с. Борогонцы и близ оз. Абалах. Также малочислен он и на западе и юго-западе Якутии.

Космополитный род *Aeshna*, насчитывающий в мировой фауне 29 видов, в Якутии представлен 6 видами – *A. caerulea*, *A. serrata*, *A. crenata*, *A. juncea*, *A. subarctica* и *A. grandis*. Из них наиболее широко распространены голарктические виды американского происхождения – *A. caerulea* и *A. juncea*. Первый вид собран на полуострове Терпяй-Тумса (77°33' с. ш.), а второй – на берегу Колымской губы (71° с. ш.). К широко распространенным видам относится также *A. crenata* – находки этого вида регистрировались до 68° с. ш.

К редким охраняемым видам одонатофауны Якутии относится *A. grandis*. На исследуемой территории вид известен только по единичным экземплярам, собранным в Юго-Западной Якутии.

Из 23 видов сем. Gomphidae, распространенных в России, в Якутии встречаются два – *Ophiogomphus obscurus* и *Nihonogomphus ruptus*. Из них, восточнопалеарктический *O. obscurus* некоторое время считался лесной сибирской формой вида *O. cecilia* (Бельшев, 1963, 1964; Бельшев, 1981). Позже, А.Ю. Харитонов и С.Н. Борисов (1990), пересмотрев коллекционный материал по имаго и личинкам, изменили его статус, выделив в самостоятельный вид *O. obscurus*. На территории Якутии этот вид встречается на западе, юго-западе и юге. Недостаточно сведений о распространении и численности эндемика юга Сибири и Приамурья *N. ruptus*. В Якутии данный вид известен с р. Алдан (Kosterin, 2004), затем спорадически регистрировался нами на юго-западе в низовье и устье р. Пеледуй, на р. Нюя (Kosterin, Sivtseva, 2009) и в Центральной Якутии в среднем течении р. Амга (Сивцева, 2010). Это самые крайние северные точки его ареала.

В семействе Corduliidae наибольшим разнообразием отличается род *Somatochlora*, который в Якутии представлен 5 видами. Практически по всей Якутии, за исключением тундры, с низкой численностью встречается восточнопалеарктический *S. graeseri*. Недостаточно данных по восточнопалеарктическому *S. exuberata*, который пока не обнаружен восточнее

Верхоянского хребта. Наиболее северной точкой его распространения в регионе является устье р. Нуорда в нижнем течении Лены (Бельшев, 1973 а). Там же Б.Ф. Бельшевым зарегистрирован вид *S. arctica*, который, близ Жиганска встречался в большом количестве и являлся обычным. В более поздних сборах, сделанных в июле 2008 г. на рр. Пилка и Илейка (ресурсный резерват «Пилька») и в августе 2010 г. в среднем течении р. Тимптон отлавливались только одиноко летающие особи. По единичным экземплярам отмечается и голарктический циркумбореальный вид *S. sahlbergi*, собранный в окрестностях с. Томтор и оз. Лабынгкыр в Оймяконском нагорье. Впервые для Якутии этот вид был приведен О.Э. Костериным (Kosterin, 2004) по собственным сборам июня 2002 г. в среднем течении р. Алдан. Наконец, в окрестностях с. Кулун-Елбют в нижнем течении р. Индигирка (66°49'03.5" N, 142°43'58.8" E) собран самец *Somatochlora alpestris* (Сивцева, Давыдова, 2019). Эта находка является самой северной в азиатской части России. Ближайшее к нашей находке местонахождение вида зарегистрировано в верховье р. Колыма в Магаданской области (Бельшев, 1973). В семействе Corduliidae, голарктический род стрекоз *Epithesa* насчитывающий 12 видов, представлен в Якутии единственным видом *E. bimaculata*. Также в состав региональной одонатофауны включен *Cordulia aenea* – один из трех видов голарктического рода *Cordulia*.

Семейство Libellulidae представлено тремя родами. Из них род *Sympetrum* включает 3 вида, *Leucorrhinia* – 3 и *Libellula* – 1 вид. Большинство являются одними из самых широко распространенных обычных и массовых видов региональной одонатофауны. Так, вид *Sympetrum flaveolum* летает практически до Полярного круга, а виды *Leucorrhinia intermedia*, *L. orientalis*, и *Sympetrum danae*, встречаются и в Заполярье. Другой представитель семейства *Sympetrum vulgatum* зарегистрирован нами в Западном, Юго-Западном и Центральном районах. Очевидно, вид встречается и в Южной Якутии, но пока там не обнаружен. Самой северной точкой обитания в Якутии для него является озеро Лабыда (63°22' с. ш.), расположенное в междуречье рек Ситте и Ханчылы – левых притоков р. Лена ниже устья Алдана.

Наибольший интерес представляет находка *Leucorrhinia albifrons* в г. Ленск – ближайшие единичные указания этого вида регистрировалась в Южной Сибири в окрестностях г. Иркутск. У собранного нами экземпляра не расширенное брюшко и черная птеростигма с обеих сторон крыльев, что отличает его от *Leucorrhinia caudalis* (Charpentier, 1840), у которого брюшко сильно расширено в районе 6-8 сегментов и птеростигма сверху белая (у самцов).

Таким образом, таксономический состав одонатофауны Якутии составляет 88% родов и 92% видов фауны стрекоз Северо-Восточной Азии (Malikova, Kosterin, 2019), для которой, кроме вышеперечисленных видов, указываются еще *Anax junius* (Dryru, 1773) из семейства Aeshnidae, *Pantala flavescens* (Fabricius, 1798) и *Sympetrum depressiusculum frequens* (Selys, 1883) из семейства Libellulidae. При сравнении с другими региональными фаунами России, одонатофауна Якутии оказывается более обедненной, преимущественно за счет отсутствия представителей семейств Euphaeidae, Platycnemidae, Cordulegasteridae, Macromiidae, а также ввиду меньшей представленности семейств Coenagrionidae, Gomphidae и Libellulidae (табл. 3).

Таблица 3

Таксономический состав фауны стрекоз Якутии и региональных фаун России по: (Malikova, Kosterin, 2019)

Семейство	Число родов								Число видов							
	Якутия	Европ часть	Кавказ	Урал	ЗапСиб	Южн. Сиб	С-В Азия	Юг ДВ	Якутия	Европ часть	Кавказ	Урал	ЗапСиб	Южн. Сиб	С-В Азия	Юг ДВ
Calopterygidae	1	1	1	1	1	1	1	3	2	2	2	2	1	2	2	3
Lestidae	2	3	3	2	2	2	2	2	3	8	9	7	6	6	3	5
Euphaeidae	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-
Coenagrionidae	3	6	5	6	5	6	3	6	10	17	17	17	13	16	10	19
Platycnemidae	-	1	1	1	1	1	-	2	-	1	2	1	1	1	-	2
Aeshnidae	1	3	4	3	2	2	2	3	6	14	14	14	10	10	7	8

Gomphidae	2	5	4	4	4	5	2	11	2	5	6	4	5	7	2	16
Cordulegasteridae	-	1	1	-	-	-	-	1	-	1	2	1	-	-	-	1
Corduliidae	3	3	3	3	3	3	3	3	7	8	4	8	5	9	7	7
Macromiidae	-	-	-	1	-	1	-	2	-	-	-	1	-	1	-	4
Libellulidae	3	7	7	5	4	5	4	7	7	24	24	19	15	23	8	26
<b>Всего:</b>	<b>15</b>	<b>30</b>	<b>30</b>	<b>26</b>	<b>22</b>	<b>26</b>	<b>17</b>	<b>41</b>	<b>37</b>	<b>80</b>	<b>81</b>	<b>74</b>	<b>56</b>	<b>75</b>	<b>39</b>	<b>91</b>

В результате проведенных исследований, впервые для фауны Якутии по нашим материалам приводятся 6 видов – *Calopteryx japonica*, *C. splendens*, *Aeshna grandis*, *Ophiogomphus obscurus*, *Somatochlora alpestris* и *Leucorrhinia albifrons*. Описан новый подвид *Calopteryx splendens njuja* Kosterin & Sivtseva, 2009. Установлены северные границы ареалов в Северо-Восточной Азии для: *Calopteryx splendens* такой границей является устье р. Большой Мурбай (левый приток р. Нюя, басс. р. Лена); *C. japonica* – среднее течение р. Лена; *Aeshna grandis* – р. Дербе (левый приток р. Лена); *Ophiogomphus obscurus* – р. Мёлук (правый приток р. Чона, басс. р. Вилюй, басс. р. Лена); *Nihonogomphus ruptus* – среднее течение р. Амга (басс. р. Алдан, басс. р. Лена) выше с. Амга; *Somatochlora alpestris* – среднее р. Индигирка ниже с. Кулун-Ельбют; и для *Leucorrhinia albifrons* – окрестности г. Ленск. Также по нашим сборам выявлено самое северное местообитание *Coenagrion ecornutum*. Единственный самец этого вида был обнаружен в июле 2021 г. на берегу озера Лукучен (басс. р. Вилюй) в урочище Лукучен на тукуланах Кысыл-Сыр (63°53'00"N, 123°18'04"E). Для сравнения укажем, что ближайшее место нахождения вида в урочище Юрдюк-Ирэ (62°58'10.96" N, 129°34'10.6"E) удалено примерно на 320 км на юго-запад.

К редким видам одонатофауны Якутии нами отнесены *Coenagrion ecornutum*, *C. lanceolatum*, *Aeshna grandis*, *A. subarctica*, *Somatochlora sahlbergi* и *Nihonogomphus ruptus* (Сивцева, 2009; Сивцева, 2011).

В региональную Красную Книгу (2003) был занесен *Calopteryx japonica* (III категория), который после изменения статуса вынесен в Приложение 3-го издания Красной книги Республики Саха (Якутия) (2019). На основании вновь

полученных данных о его распространении в регионе можно предположить, что в Центральной Якутии данный вид представлен крайне малочисленной локальной популяцией, которая нуждается в особом контроле за состоянием природной среды. Впервые включены в список подлежащих охране животных Якутии стрекозы: *Calopteryx splendens* (сокращающийся в численности по неизвестным причинам или в результате сочетания изменения условий существования и чрезмерного антропогенного воздействия); *Nihonogomphus ruptus* (имеет значительный ареал, но в пределах Якутии встречается спорадически); *Aeshna grandis* (широко распространенный, но в пределах Якутии находится на периферии ареала и, поэтому крайне редкий); *Somatochlora sahlbergi* (имеет значительный ареал, но в пределах Якутии встречается спорадически); и *S. alpestris* (редкий по всему ареалу, с низкой численностью по неизвестным причинам). В будущем к охраняемым видам следует отнести *Leucorrhinia albifrons* – редкий вид с мозаичным распространением с оптимумом численности в Европе, где включен в список охраняемых животных.

#### 4.2. Ареалогический анализ

Ландшафтная зональность играет слабую роль в распространении стрекоз (Бельшев, 1981), что характерно и для обитающих в Якутии видов, не связанных с какой-то одной определенной природной зоной. Большинство видов фауны Якутии широко населяют Голарктическую область Бореального царства, а некоторые встречаются и в Субголарктике, проникая в зону широколиственных лесов (Бельшев, 1973). Такому широкому расселению стрекоз способствует свойственная им ярко выраженная способность к полету и экспансии вследствие присущих им особенностей – древности происхождения, амфибионтному и хищному образу жизни, приуроченности к интразональным стациям (Бельшев, 1981; Борисов, 2007). В отечественной одонатологии проблемам распространения стрекоз, отличающегося от многих общепринятых положений зоогеографии, уделено значительное внимание (Бартенев, 1932,

1933; Бельшев, 1973; Бельшев, 1981; Борисов, 2007). Между тем, не существует единой схемы при классификации ареалов стрекоз, и построение такой схемы в будущем считается, вряд ли возможным (Городков, 1984; Крыжановский, 2002; Бельшев, 1981). Практически каждый автор предлагает свою модель типизации ареалов с применением тех или иных общедоступных методов ареалогического анализа с учетом особенностей распространения стрекоз (Бельшев, 1973; Бельшев, 1981). Так, Е.И. Маликова (1995), принимая во внимание то, что ареалы большинства видов стрекоз совпадают с пределами одной или нескольких природных зон, отталкивается от методики биогеографического районирования М.Г. Сергеева (1986), который строит хорологический анализ на основании отношения их ареалов к основным природным рубежам. М.В. Дронзикова (2000) при зоогеографическом анализе одонатофауны бассейна р. Томь опирается на классификацию, основанную на происхождении и современном распространении видов (Бельшев, 1981). Другие (Иванов, 2003; Татаринев, Кулакова, 2009) при типизации ареалов придерживаются в основном схемы с использованием физико-географической основы К.Б. Городкова (1984). С.Н. Борисов (2009) при выделении ареалов стрекоз Средней Азии, кроме схемы К.Б. Городкова, следует и М.Г. Сергееву (1986). Для анализа типов ареалов стрекоз среднерусской лесостепи В.А. Соболева и В.Б. Голуб (2016) применяют схему зоогеографического районирования Палеарктики по А.Ф. Емельянову (1974), учитывающую поясность, секторность и провинциальность.

Нами типизация видовых ареалов проведена согласно принципам и методам зоогеографической классификации К.Б. Городкова (1984), по которой ареал характеризуется широтной, высотной и долготной составляющими. При хорологическом анализе более высокий иерархический ранг придавался долготной составляющей ареалов, как имеющей более существенное значение в распространении стрекоз. Ареалы стрекоз вытянуты по долготе, что отражает их зависимость от климатических факторов. Известно, что стрекозы слабо связаны с какой-либо одной природной зоной – большинству видов характерно

полизональное распространение, а некоторым видам, например, *Pantala flavescens* (Fabricius, 1798), свойственна и полная аazonальность (Белышев, Харитонов, 1981). Отметим, что отнесение видов к той или иной ареалогической группе частично совпадает с выделением групп, предложенных для одонатофаун европейского Северо-Востока России (Татаринов, Кулакова, 2009) и Средней Азии (Борисов, 2007).

Относительно долготной составляющей ареала, у видов региональной одонатофауны, выделяются три комплекса, включающих 6 ареалогических групп (рис. 5).

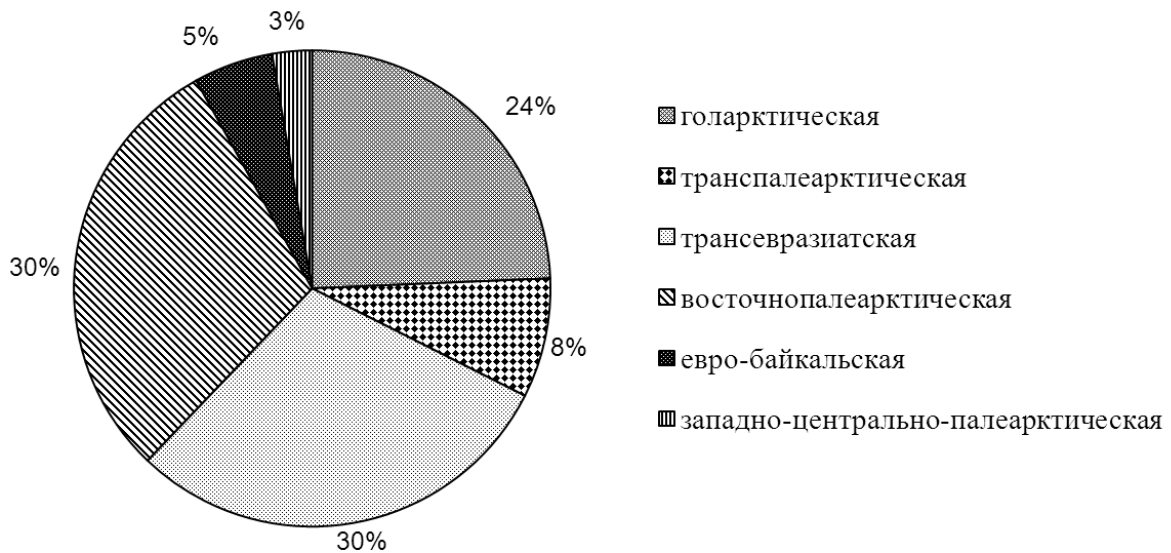


Рис. 5. Соотношение долготных ареалогических групп одонатофауны Якутии

Первый комплекс представлен наиболее широко распространенными видами с голарктическим и трансконтинентальным распространением. В сумме эти виды занимают большую часть одонатофауны региона (64%).

**Голарктическая (24,3%).** Объединяет виды, населяющие внетропические части Северного полушария. В эту группу входит 9 видов – *Lestes dryas*, *Enallagma cyathigerum*, *Aeshna caerulea*, *A. crenata*, *A. juncea*, *A. subarctica*, *Somatochlora sahlbergi*, *Libellula quadrimaculata* и *Sympetrum danae*.

**Транспалеарктическая (8,1%).** Этот тип ареала присущ видам, распространенным от Атлантического до Тихого океана, на западе заходящим в

Северную Африку, преимущественно в горные районы стран Магриба (Марокко, Алжир и Тунис). Эту группу составляют 3 вида – *Lestes sponsa*, *Cordulia aenea* и *Sympetrum vulgatum*.

**Западно-центральнопалеарктическая (2,7%).** Это виды с ареалами, охватывающими западную и центральную части Палеарктики, широко распространены в Европе, встречаются в Северной Африке, Ближнем Востоке, Средней и Центральной Азии (Городков, 1984). Такой тип распространения характерен для одного вида одонатофауны Якутии – *Calopteryx splendens*. Южная граница ареала этого вида проходит по Северной Африке, Кавказу, Передней и Центральной Азии. В восточной части Сибири отмечается локально, встречаясь в верховьях Енисея, Туве, на Байкале и юго-западе Якутии.

**Трансевразийская (29,7%).** В отличие от представителей предыдущей группы, виды с трансевразийским ареалом не проникают в Северную Африку. Эта группа представлена 11 видами – *Sympetma paedisca*, *Coenagrion hylas*, *C. hastulatum*, *C. armatum*, *C. lunulatum*, *Erythromma najas*, *Aeshna serrata*, *Epithea bimaculata*, *Somatochlora alpestris*, *S. arctica* и *Sympetrum flaveolum*. Причем, *Coenagrion hylas* указывается с пометкой *дизъюнктивный*, поскольку его ареал охватывает тихоокеанское побережье, Приморье, Сибирь, Урал и Западное Приуралье, а изолированные очаги находок регистрировались в Баварии (Белышев, 1981; Белышев и др., 1989). Разорванный ареал характерен и для *Somatochlora alpestris* – изолированные участки распространения этого вида отмечаются в европейских Альпах и Карпатах, включая также и Черногорский хребет на Украине (Белышев, 1973; Скворцов, 2010).

**Второй (западный) комплекс** представлен видами с **евро-байкальским типом ареала (5,4%)**, характерный видам с оптимумом ареала в Европе и центральной части Палеарктики, и распространенным от Северной и Центральной Европы до Сибири, где их ареал заметно сужается и принимает локальный характер. К такому типу относятся ареалы *Aeshna grandis* и *Leucorrhinia albifrons*. Граница встречаемости первого вида на юге проходит по

северным окраинам Средиземноморья, Северному Кавказу, Казахстану и Средней Азии. В европейской части своего ареала от Европы до Урала, этот вид является одним из обычных и многочисленных. В Сибири ареал *A. grandis* постепенно сужается, а наши находки на юго-западе Якутии (Сивцева, 2010) сдвигают границу распространения вида в Сибири на север-восток до 60° с.ш. Ранее за восточную границу ареала принимали район оз. Байкал (Белышев, 1974). У второго вида *L. albifrons* ареал более узкий и в азиатской части континента ограничивается югом Сибири на восток до окрестностей г. Иркутск.

**Третий** (восточный) комплекс, образован 11 видами, что составляет 29,7% одонатофауны Якутии. Ареалы этих видов охватывают преимущественно восточную часть Палеарктики от Урала до Сибири, Дальнего Востока или притихоокеанских областей.

**Восточнопалеарктическая (29,7%).** Виды этой группы занимают восточную часть Палеарктики до Дальнего Востока, или притихоокеанской области, а на запад их ареалы простираются до Оби, Алтая, Уральских гор или до северо-восточных районов Восточно-Европейской равнины. К этому типу относятся ареалы *Calopteryx japonica*, *Coenagrion lanceolatum*, *C. johanssoni*, *C. glaciale*, *C. ecornutum*, *Ophiogomphus obscurus*, *Nihonogomphus ruptus*, *Somatochlora graeseri*, *S. exuberata*, *Leucorrhinia orientalis*, *L. intermedia*. К примеру, *Coenagrion ecornutum*, долгое время считался южносибирским видом (Белышев, 1973 в; Белышев и др., 1989). Основной ареал этого вида тянется от р. Оби, далее по южной части Сибири и через Дальний Восток доходит до Курильских островов и Северной Японии. Самые западные изолированные местонахождения вида отмечаются в Южном Урале (Харитонов, Ерёмкина, 2010). Южная граница ареала захватывает Восточный Казахстан, Северный Китай, Монголию. Редкий для исследуемого региона вид *C. lanceolatum* распространен от Алтая до Камчатки и Японии. В эту же группу входят восточноазиатские виды с максимумом численности в бассейне р. Амур, Северном Китае, Корее и Японии – это *Calopteryx japonica* и *Nihonogomphus ruptus*. В Сибирь эти виды проникают незначительно (до р. Обь) только по югу.

В Якутии основная часть популяции *Calopteryx japonica* сосредоточена на юго-западе, где находки регистрировались в верховьях р. Пеледуй, притоках р. Нюя и по Лене от устья р. Пилки до устья р. Бирюк. Отмечается незначительное проникновение вида по боковым притокам р. Чона в Западную Якутию до 62° с.ш. Также вид недавно найден и в Центральной Якутии (Сивцева, Давыдова, 2018). У *Nihonogomphus ruptus* единичные находки регистрировались в среднем течении рек Алдан (Kosterin, 2004), Амга (Сивцева, 2010), Нюя и Пеледуй (Kosterin, Sivtseva, 2009). Восточнопалеарктический тип ареала характерен и для *Coenagrion glaciale*, продолжительное время считавшегося эндемиком Восточной Сибири (Бельшев, 1973). Затем вид был обнаружен на северо-востоке Кузнецкого Алатау (Костерин и др., 2011), Южном Урале (Ерёмина, 2010а; Харитонов, Ерёмина, 2010) и в Архангельской области (Bernard, Daraz, 2010).

По долготной составляющей в фауне стрекоз Якутии доминируют виды, распространенные во внетропической или восточной частях Палеарктики в пределах Евразийского континента. Транспалеарктическое расселение характерно для 8% видового состава и наименьшим числом представлены виды с оптимумом ареала в Европе и центральной части Палеарктики.

Объединение видов в широтные группы проводилось по положению, занимаемому северной и южной границей их ареалов. В результате, по широтно-высотной составляющей ареалы стрекоз рассматриваемого региона подразделяются на 3 группы (рис. 6).

**1. Гипоаркто-бореальная (13,5%).** Виды этой группы распространены в тундре, лесотундре и зоне тайги. К ним относятся 5 видов – *Aeshna caerulea*, *A. crenata*, *A. subarctica*, *Somatochlora alpestris* и *S. sahlbergi*. Некоторые из них в своем распространении достигают на севере предела материковой части голарктической суши, встречаясь в арктической тундре. В частности, *Aeshna subarctica* проникает до самой северной оконечности Таймыра – мыса Челюскина (Бельшев, 1953). *A. caerulea* – до мыса Терпей-Тумса на побережье

моря Лаптевых (Kosterin, Sivtseva, 2009) и в Колымской губе на берегу Восточно-Сибирского моря (наши неопубликованные материалы).

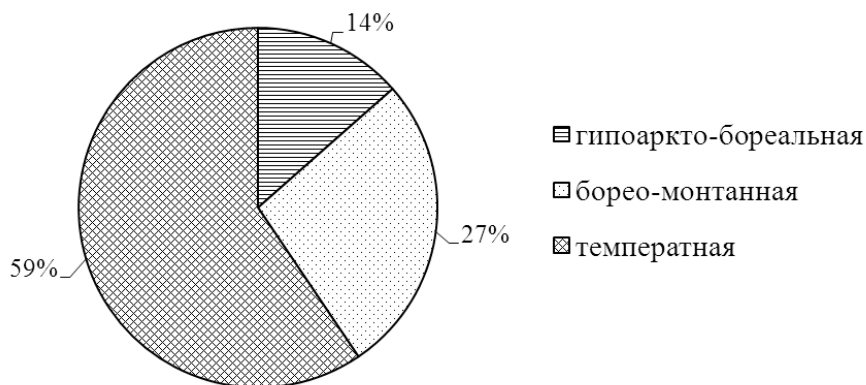


Рис. 6. Соотношение широтно-высотных ареалогических групп в одонатофауне Якутии

В Канадской подобласти Голарктики виды этой ареалогической группы отмечаются в устье р. Маккензи, лежащей в 69° с.ш. (Бельшев, 1980). По классификации ареалов стрекоз северо-востока европейской части России (Татаринов, Кулакова, 2009) в данную группу включен еще и *Somatochlora arctica*, причисленный нами к видам с борео-монтанным распространением.

**2. Борео-монтанная (27%).** В группу включены виды, у которых высотная составляющая ареала в широтном направлении постепенно смещается и южнее расположена только в горах (Борисов, 2009). По Б.Ф. Бельшеву (1974), в горах эти виды находят для себя экологически равноценные с северными землями условия. Согласно К.Б. Городкову (1984), проникновение борео-монтанных видов к югу, объясняется их стациальной приуроченностью к лесам. К таким видам относятся *L. sponsa*, *Coenagrion armatum*, *C. hastulatum*, *C. lunulatum*, *Aeshna serrata*, *A. grandis*, *A. juncea*, *Somatochlora arctica*, *Cordulia aenea*, *Sympetrum danae*.

**3. Температная (59,4%).** Наиболее обширная по составу группа включает виды, распространенные в бореальном и суббореальном поясах:

*Calopteryx splendens*, *C. japonica*, *Lestes dryas*, *Sympetma paedisca*, *Enallagma cyathigerum*, *Erythromma najas*, *Coenagrion johanssoni*, *C. hylas*, *C. glaciale*, *C. ecornutum*, *C. lanceolatum*, *Nihonogomphus raptus*, *Ophiogomphus obscurus*, *Epitheca bimaculata*, *Somatochlora graeseri*, *S. exuberata*, *Libellula quadrimaculata*, *Leucorrhinia orientalis*, *L. intermedia*, *Sympetrum flaveolum*, *S. vulgatum*. Некоторые из них проникают и в субтропический пояс, встречаясь в Северной Африке – это *Calopteryx splendens*, *Enallagma cyathigerum*, *S. vulgatum*. По А.Г. Татаринovu и О.И. Кулаковой (2009) последний вид незначительно заходит в тропический пояс по горным районам стран Магриба, где природные условия более близки к южным областям умеренного пояса (Татаринov, Кулакова. 2009: с. 186).

Итак, по характеру широтно-высотного распределения одонатофауна Якутии большей частью представлена температурными видами.

В целом, широтно-высотные и долготные составляющие ареалов образуют в комплексе 11 ареалогических групп (табл. 4). При рассмотрении сочетаний широтных и долготных составляющих ареалов выясняется преобладание в фауне стрекоз Якутии восточнопалеарктических температурных видов. Затем по числу видов следуют трансевразийские температурные, трансевразийские борео-монтанные и голарктические гипоаркто-бореальные сочетания ареалов. Голарктический температурный ареал характерен трем видам, по два вида отмечены с голарктическим борео-монтанным и транспалеарктическим борео-монтанным ареалами (табл. 4).

Таблица. 4

Соотношение долготных и широтно-высотных групп ареалов в фауны стрекоз Якутии

Типы распространения							Кол-во видов
Широтно-высотная ареалогическая группа	Голарктическая	Транс-палеарктическая	Западно-центрально-палеарктическая	Трансевразийская	Евро-байкальская	Восточно-палеарктическая	
Гипоаркто-бореальная	<i>A. caerulea</i> <i>A. subarctica</i> <i>A. crenata</i> <i>S. sahlbergi</i>						4

Борео-монтанная	<i>A. juncea</i> , <i>S. danae</i>	<i>L. sponsa</i> <i>C. aenea</i>		<i>C. armatum</i> <i>C. hastulatum</i> <i>C. lunulatum</i> <i>A. serrata</i> <i>S. arctica</i> <i>S. alpestris</i>	<i>A. grandis</i>		11
Температная	<i>L. dryas</i> <i>E. cyathigerum</i> <i>L. quadrimaculata</i>	<i>S. vulgatum</i>	<i>C. splendens</i>	<i>S. paedisca</i> <i>C. hylas</i> <i>E. najas</i> <i>E. bimaculata</i> <i>S. flaveolum</i>	<i>L. albifrons</i>	<i>C. japonica</i> <i>C. glaciale</i> <i>C. ecornutum</i> <i>C. lanceolatum</i> <i>C. johanssoni</i> <i>N. ruptus</i> <i>O. obscurus</i> <i>S. exuberata</i> <i>S. graeseri</i> <i>L. intermedia</i> <i>L. orientalis</i>	22
Всего:	9	3	1	11	2	11	37

Остальные комбинации широтно-высотных и долготных групп (трансевразийская гипоаркто-бореальная, евро-байкальская температурная, евро-байкальская борео-монтанная, транспалеарктическая и западно-центральнопалеарктическая температурные группы) в фауне Якутии представлены по одному виду.

Как показывает хорологический анализ фауны стрекоз Якутии, на указанной территории подавляющее большинство видов имеют ареалы, занимающие весь умеренный пояс от Субарктики на севере до субтропиков на юге в пределах Евразийского континента или восточной части Палеарктики.

#### 4.3. Изученность фауны стрекоз в природных районах Якутии

Для практического удобства территория Якутии разделена на природные районы, границы которых приводятся в аналогии с районированием, ранее принятым по чешуекрылым (Каймук и др., 2005), клопам (Vinokurov, 2020) и в основном соответствует границам фитогеографического районирования Якутии (Караваяев, 1965) (рис. 7).

Отметим, что границы этих территориальных выделов не выступают в качестве зоогеографических рубежей и не претендуют на научное значение, поскольку стрекозы, по Б.Ф. Бельшеву (1974), как амфибионтные и всеядные хищные насекомые, мало связаны природными наземными ландшафтами, хотя полизональность свойственна лишь немногим из них (Бельшев, 1981).

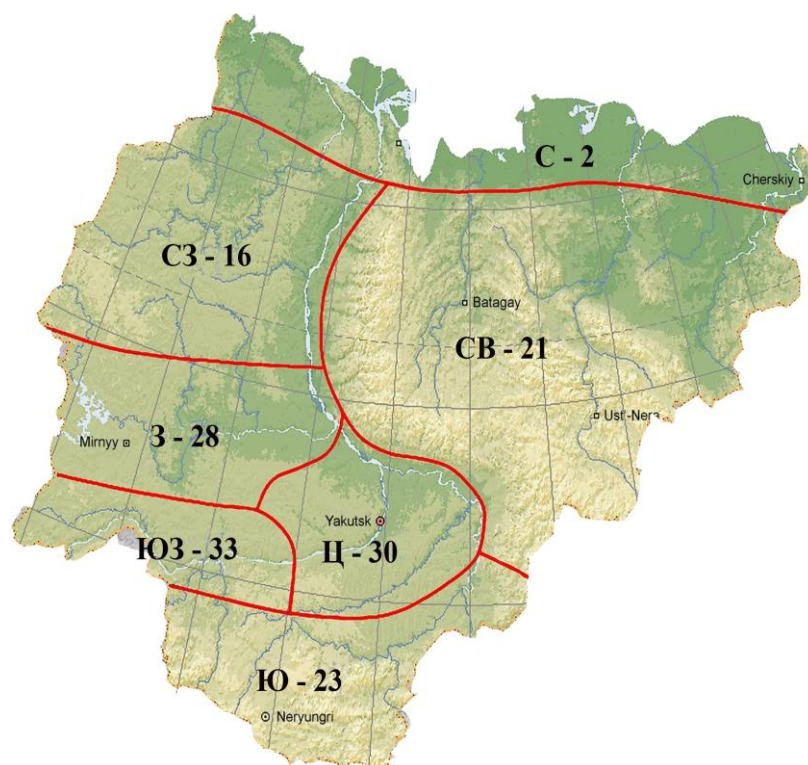


Рис. 7. Число видов стрекоз природных районов Якутии. Здесь и далее приняты следующие сокращения: С – Северный, СЗ – Северо-Западный, СВ – Северо-Восточный, З – Западный, Ц – Центральный, ЮЗ – Юго-Западный, Ю – Южный

**1. Северный (тундровый и лесотундровый).** Занимает территорию северной (материковой) части Якутии примерно от  $70^{\circ}$  с.ш., а с запада на восток простирается от низовий Анабара до низовий р. Колыма.

Равнинные природные комплексы представлены типичными тундрами и лесотундрой. Горные ландшафты образованы горными тундрами и гольцами, а в подгольцовом поясе развиваются различные кустарнички (Атлас..., 1989). Широко распространены ледяные жилы и прослойки, занимающие значительные площади и достигающие глубины нескольких десятков метров (Коржуев, 1965). Мощность многолетней мерзлоты варьирует от 400 до 1000 м и ее распространение носит непрерывный характер. Развиты такие мерзлотные образования, как валиковые и плоские полигоны, термокарстовые впадины и озера, булгунняхи (многолетние бугры пучения с ледяным ядром) (Атлас..., 1989).

Продолжительность безморозного периода составляет 50–65 дней. Начало весны приходится на 9–20 мая, лета – 16 июня–6 июля. Среднемесячная температура июля составляет 7,0–12,0°C. Здесь и далее в главе климатические данные приводятся по А.И. Сивцевой и др. (1990).

В настоящее время Северный район остается наименее изученным в отношении фауны стрекоз (табл. 5). В этом районе отмечены только голарктические виды с гипоаркто-бореальным (*Aeshna caerulea*) и борео-монтанным (*Aeshna juncea*) широтным распространением. С большой достоверностью можно предполагать, что здесь обитает и голарктический гипоаркто-бореальный вид *Aeshna subarctica*, известный с самой северной материковой точки Евразии – м. Челюскина (Бельшев, 1953).

**2. Северо-Западный (северотаежный, с равнинными редкостойными лесами и лесотундрой).** Южная граница района проходит примерно по 64° с.ш., на восток простирается до западных отрогов Верхоянского хребта.

Большую часть территории занимают северотаежные лиственничные редколесья. По северным окраинам небольшими островками встречаются горные тундры и лесотундра, на западе – горные лиственничные и подгольцовые редколесья.

Таблица. 5

Видовой состав стрекоз природных районов Якутии

Виды \ Районы	С	СЗ	СВ	З	Ц	ЮЗ	Ю
<i>Calopteryx japonica</i>	–	–	–	+	+	+	–
<i>C. splendens</i>	–	–	–	–	–	+	–
<i>Lestes dryas</i>	–	–	+	+	+	+	+
<i>L. sponsa</i>	–	–	+	+	+	+	+
<i>Sympecma paedisca</i>	–	–	–	+	+	+	–
<i>Coenagrion armatum</i>	–	–	–	+	+	+	–
<i>C. hylas</i>	–	+	+	+	+	+	+
<i>C. johanssoni</i>	–	+	+	+	+	+	+
<i>C. glaciale</i>	–	+	+	+	+	+	–
<i>C. ecornutum</i>	–	–	–	+	+	+	–
<i>C. hastulatum</i>	–	+	–	+	+	+	+
<i>C. lanceolatum</i>	–	–	–	+	+	–	–
<i>C. lunulatum</i>	–	–	+	+	+	+	+
<i>Erythromma najas</i>	–	–	–	+	+	+	–

Виды \ Районы	С	СЗ	СВ	З	Ц	ЮЗ	Ю
<i>Enallagma cyathigerum</i>	–	+	+	+	+	+	+
<i>Aeshna caerulea</i>	+	+	+	+	+	+	+
<i>A. crenata</i>	–	+	+	+	+	+	+
<i>A. serrata</i>	–	–	–	+	+	+	–
<i>A. juncea</i>	+	+	+	+	+	+	+
<i>A. subarctica</i>	?	+	+	–	+	–	+
<i>A. grandis</i>	–	–	–	–	–	+	–
<i>Nihonogomphus ruptus</i>	–	–	–	–	+	+	+
<i>Ophiogomphus obscurus</i>	–	–	–	+	–	+	+
<i>Epithea bimaculata</i>	–	–	+	+	+	+	–
<i>Cordulia aenea</i>	–	+	+	+	+	+	+
<i>Somatochlora arctica</i>	–	+	+	–	–	+	+
<i>S. exuberata</i>	–	+	–	+	+	+	+
<i>S. graeseri</i>	–	+	+	+	+	+	+
<i>S. sahlbergi</i>	–	–	+	–	–	–	+
<i>S. alpestris</i>	–	–	+	–	–	–	–
<i>Libellula quadrimaculata</i>	–	–	–	+	+	+	+
<i>Leucorrhinia albifrons</i>	–	–	–	–	–	+	–
<i>L. intermedia</i>	–	+	+	+	+	+	+
<i>L. orientalis</i>	–	+	+	+	+	+	+
<i>Sympetrum flaveolum</i>	–	–	+	+	+	+	+
<i>S. danae</i>	–	+	+	+	+	+	+
<i>S. vulgatum</i>	–	–	–	–	+	+	–
всего видов:	2	16	21	28	30	33	23

Район находится в зоне сплошного распространения мерзлоты с мощностью 400–700 м, местами достигающей 1000–1500 м. В юго-западной части района развиты булгунняхи, а по всей территории широко распространяются соленые подземные воды и рассолы с отрицательной температурой. По руслам, на пойме и первых надпойменных террасах р. Оленек развиваются водоносные талики (Атлас..., 1989).

Продолжительность безморозного периода составляет 47 дней. Начало весны приходится на 6 мая, лета – 11 июня. Среднемесячная температура июля составляет 14,4°C.

В этом районе выявлено 16 видов стрекоз с голарктическим (38% видового состава), восточнопалеарктическим (31%), трансевразийским (25%) и транспалеарктическим (6%) распространением. По типу широтной составляющей ареала 50% одонатофауны района относится к группе видов с

температным распространением, 5 видов – к борео-монтанной (31,2%), 3 – к гипоаркто-бореальной (18,7%). Встречаются довольно редкие для одонатофауны Якутии виды *Coenagrion glaciale*, *C. hastulatum*, *Aeshna subarctica* и *Somatochlora arctica*.

**3. Северо-Восточный (северо-таежный, с горными редкостойными лесами).** Район занимает восточную часть Якутии от Верхоянского хребта.

Здесь преобладают горные ландшафты, образованные горными тундрами, гольцами и подгольцовыми зарослями кустарников, горными редколесьями. Северную окраину занимают лесотундровые природные комплексы, а обширные низменности на северо-востоке заняты северотаежными лиственничными редколесьями. Мощность мерзлоты в горах и плоскогорьях в среднем составляет 400–700 м, максимально 1000 м на Верхоянских хребтах, а в низменностях отмечаются до 200–400 м.

Продолжительность безморозного периода составляет 62–69 дней. Начало весны приходится на 26–30 апреля, лета – 4 июня. Среднемесячная температура июля составляет 15,2–15,5°C.

В состав одонатофауны этого района входит 20 видов стрекоз. Основу фауны составляют голарктические (40%) и трансевразиатские (30%) виды. Восточнопалеарктический тип ареала характерен для 20% и трансалеарктический – для 10% видов стрекоз. Распределение по широтному типу ареалов выглядит следующим образом: 25% видового состава присуще гипоаркто-бореальное распространение, 25% – борео-монтанное и 50% – температурное. Встречаются редкие виды *Coenagrion glaciale*, *Aeshna subarctica*, *Somatochlora sahlbergi* и *S. alpestris*.

**4. Западный (среднетаежный).** Район занимает юго-восточные окраины Вилюйского плато, Центральнаякутскую равнину до устья р. Вилюй и северную часть Приленского плато. Северная граница протягивается от устья р. Лахарчана на западе до устья р. Кюндюдей на востоке; южная граница проходит по верховьям рек Улахан-Ботубуя, Синяя и по устью р. Вилюй.

По всей территории района широко распространены среднетаежные лиственничные, местами сосновые леса; в среднем течении и низовье р. Вилюй по поймам развиваются различные долинно-пойменные комплексы. Толщина мерзлых пород в западной части района варьирует от 700 до 1000 м и 400–700 м в восточной. Небольшими островками встречаются залегания мерзлоты глубиной 200 м. В устье и по среднему течению р. Вилюй распространены аласные термокарстовые котловины, песчаные массивы, тукуланы и булгунняхы.

Продолжительность безморозного периода составляет 74–98 дней. Начало весны приходится на 18–22 апреля, лета – 4–31 июня. Среднемесячная температура июля составляет 16,8–18°C.

Фауна стрекоз района состоит из 28 видов и 7 семейств. Среди них преобладают виды с трансевразийским ареалом – 36%. Восточнопалеарктические виды, составляют 32%, голарктические – 25%, на долю транспалеарктов приходится 7%. Относительно широтной составляющей ареалов, большинство видов относятся к группе с температурным распространением (63%), борео-монтанный тип ареала характерен для 30% видов, а гипоаркто-бореальный – для 7%. Из редких видов встречаются *Calopteryx japonica*, *Coenagrion ecornutum*, *C. glaciale*, *C. lanceolatum* и *Ophiogomphus obscurus*.

**4. Центральный (среднетаежный, со степными участками).** Расположен в центральной части Якутии и занимает северо-восточную часть Приленского плато до Верхоянских хребтов, а на севере по устью р. Вилюй захватывает центральнаякутскую равнину.

Большая часть территории района находится в области распространения криолитозоны мощностью 400–700 м, а по долинам рек Лена, Амга и Алдан толщина мерзлоты составляет 200–400 м. Кроме того, одним из характерных особенностей района являются многочисленные аласные термокарстовые котловины и многолетние бугры пучения (булгунняхы), наиболее распространенные в Лено-Амгинском междуречье.

Продолжительность безморозного периода составляет 55–96 дней. Начало весны приходится на 20–26 апреля, лета – 27–29 мая. Среднемесячная температура июля составляет 16,7–18,7°C.

В составе одонатофауны насчитывается 30 видов из 7 семейств, среди которых преобладают трансевразийские (33%), восточнопалеарктические (30%), голарктические (27%), и только 10% имеют транспалеарктический тип распространения. По широтной составляющей ареала для большей части одонатофауны района характерен температурный тип (63%), борео-монтанное распространение имеют 27% и гипоаркто-бореальное – 10%. К редким видам относятся *Coenagrion ecornutum*, *C. glaciale*, *C. lanceolatum*, *Calopteryx japonica* и *Nihonogomphus ruptus*, причем два последних представлены локальными крайне малочисленными популяциями и известны по единичным экземплярам.

**5. Юго-Западный (среднетаежный, с участием темнохвойных древесных пород и со степными участками).** Район расположен в юго-западной части Якутии на Приленском плато, к которому с юга примыкают Патомское и Олекмо-Чарское нагорья.

Район целиком занят среднетаежными лиственничными и сосновыми лесами с примесью ели, кедра, пихты и лиственных пород. Распространение многолетнемерзлых пород носит островной характер, их мощность уменьшается от 400 до 80 м с востока на запад и с севера на юг. В низовьях рек Пеледуй и Витим острова мерзлых пород толщиной 10–50 м развиваются только на дне долин и впадин, на северных склонах и местами водоразделах. По долинам рек встречаются источники подземных вод, а в левобережье р. Лена около г. Олекминск – водоносные талики аласных термокрасовых котловин.

Продолжительность безморозного периода составляет 68–100 дней. Начало весны приходится на 13 апреля, лета – 29–31 мая. Среднемесячная температура июля составляет 17,3°C.

Более мягкий умеренный климат этого района оказался наиболее благоприятным для стрекоз – здесь выявлено 33 вида из 7 семейств. Ядро

одонатофауны составляют трансевразийские (34%), восточнопалеарктические (27%) и голарктические (21%) виды. Из группы видов с транспалеарктическим ареалом встречаются *Lestes sponsa*, *Cordulia aenea* и *Sympetrum vulgatum*. Своеобразие фауны стрекоз приносят виды с западно-центрально-палеарктическим (*C. splendens*) и евро-байкальским (*Aeshna grandis*, *Leucorrhinia albifrons*) ареалами. По широтно-высотной составляющей преобладают виды, обитающие в пределах субарктического и бореального поясов (59%). Борео-монтанный тип ареалов характерен для 29% состава одонатофауны района. Из гипоаркто-бореальных видов встречаются коромысла *Aeshna caerulea* и *A. crenata*, что составляет 6% видового состава. Кроме того, здесь встречаются редкие виды – *Calopteryx splendens*, *C. japonica*, *Coenagrion ecornutum*, *C. glaciale*, *Aeshna grandis*, *Ophiogomphus obscurus*, *Nihonogomphus ruptus*, *Leucorrhinia albifrons*.

**6. Южный (горно-таежный, с участием темнохвойных древесных пород).** Район охватывает горы и нагорья южной части Якутии. Северная граница пересекает нижнее течение р. Олекма, верховье р. Амга, среднее течение р. Алдан. На юге территория района ограничена Становым хребтом, на северо-востоке – южными отрогами Верхоянского хребта.

Природные ландшафты представлены горными лиственничными и смешанными лиственнично-сосновыми лесами с участием темнохвойных пород; небольшие участки заняты горными тундрами, гольцами и подгольцовыми зарослями кустарников. Алданское нагорье, северо-восточные отроги хребтов Кодар и Удокан расположены в зоне с непрерывной (мощностью 200–400 м, до 650 м в горах) и слабо прерывистой (100–200 м, до 450 м в горах) мерзлотой. В остальной части района преобладает прерывистая криолитозона мощностью 50–100 м, в горах до 300 м.

Продолжительность безморозного периода составляет 97 дней. Начало весны приходится на 18 апреля, лета – 5 июня. Среднемесячная температура июля составляет 16,8°C.

В настоящее время одонатофауна района насчитывает 23 вида из 6 семейств. Голарктические виды составляют 39% состава стрекоз, виды с трансевразийским и восточнопалеарктическим типами долготной составляющей ареала встречаются в равных долях – по 26%. К группе транспалеарктов относятся два вида (9%). По характеру широтного распространения преобладают температурные виды (52%), на долю бореомонтанных видов приходится (31%). Гипоаркто-бореальный тип ареалов представлен 4 видами (17%). Встречаются редкие виды: *Aeshna subarctica*, *Ophiogomphus obscurus*, *Nihonogomphus ruptus* и *Somatochlora sahlbergi*. Кроме того, с большой достоверностью можем утверждать, что здесь встречается трансевразийский гипоаркто-бореальный вид *Somatochlora alpestris*, указанный для Алданского нагорья и Станового хребта О.Н. Харитоновой (1991).

Сравнение видового состава стрекоз районов, распределенных по долготным ареалам, показывает, что с продвижением с севера на юг, за исключением Южной Якутии, уменьшается доля голарктических видов (рис. 8).

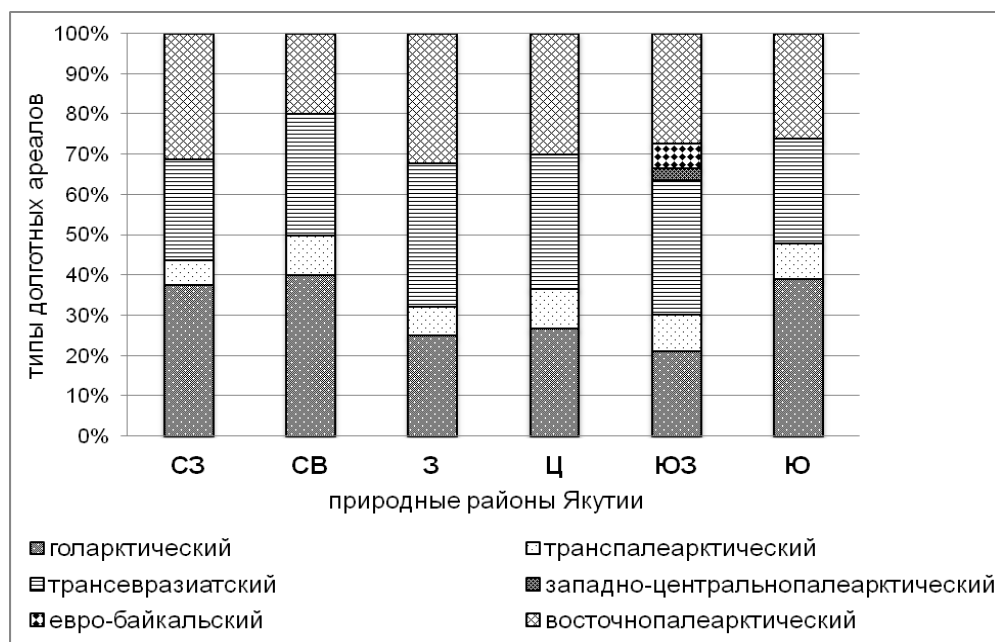


Рис. 8. Соотношение долготных ареалов в одонатофауне природных районов Якутии

Пределом распространения видов западного комплекса с западно-центрально-палеарктическим и евро-байкальским ареалами является Юго-Западная Якутия.

При сравнении природных районов по составу одонатофауны, относительно широтной составляющей ареалов выявлено, что при продвижении с севера на юг, за исключением Южной Якутии, наблюдается увеличение доли температурных видов – от 50% на севере до 63% в районах, занимающих Центрально-Якутскую равнину (рис. 9).

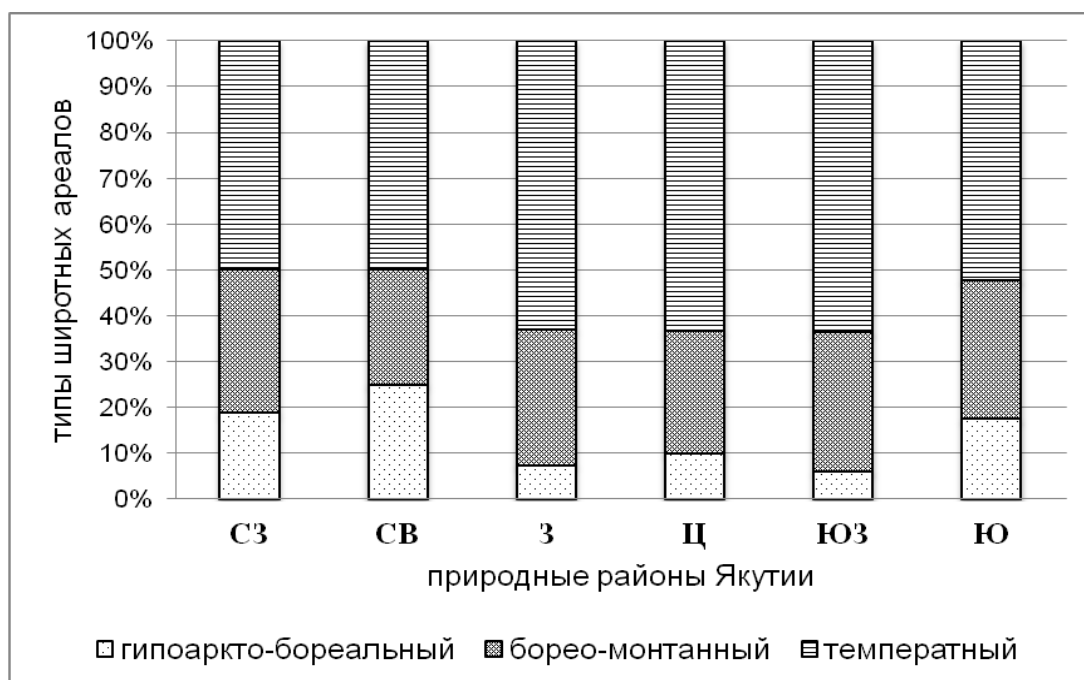


Рис. 9. Соотношение широтных типов ареалов в одонатофауне природных районов Якутии

Встречаемость гипоаркто-бореальных видов, наоборот, снижается от 19–25% на севере до 7–12% видового состава в западной, юго-западной и центральной части региона и до 17% на юге.

Анализ фаунистического состава стрекоз, произведенный программой PAST с применением коэффициента фаунистической общности Жаккара, выявил довольно высокие степени сходства районов по видовому составу – от 0,44 до 0,87 (табл. 6).

Северный (лесотундровый, тундровый) район, ввиду слабой изученности, откуда пока известны только *Aeshna caerulea* и *A. juncea*, исключен из сравнительного анализа районов по видовому разнообразию.

Таблица 6

Сходство локальных фаун природных районов Якутии (индекс Жаккара)

	Природные районы					
	СЗ	З	ЮЗ	Ю	Ц	СВ
СЗ	1	-	-	-	-	-
З	0,46	1	-	-	-	-
ЮЗ	0,44	0,79	1	-	-	-
Ю	0,62	0,59	0,60	1	-	-
Ц	0,48	0,87	0,80	0,60	1	-
СВ	0,60	0,53	0,50	0,69	0,54	1

Остальные локальные одонатофауны, при группировке по общности видов, распадаются на два кластера (рис. 10).

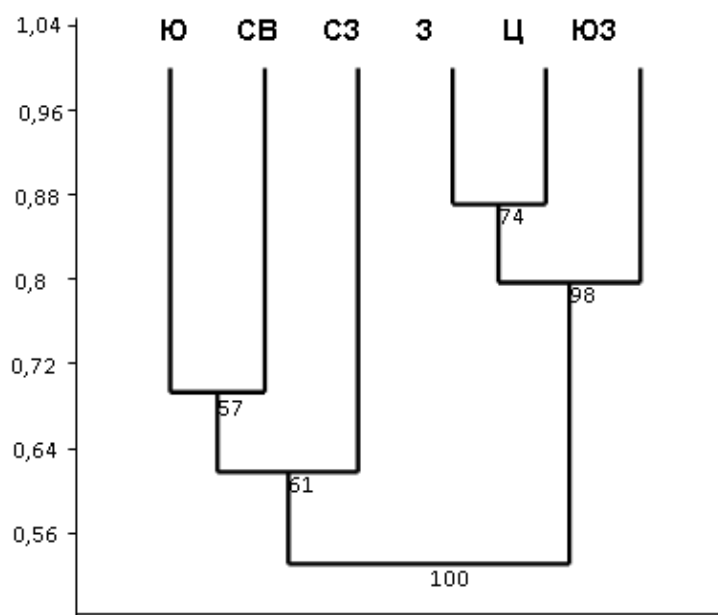


Рис. 10. Дендрограмма сходства локальных одонатофаун Якутии по индексу Жаккара (обозначения как на рис. 7)

Первый кластер включает субарктическую фауну равнинной северотаежной Северо-Западной (СЗ) и горно-северотаежной Северо-Восточной (СВ), а также горно-среднетаежной Южной Якутии (Ю). Близкое

сходство ( $J = 0,69$ ) обнаруживают горные фауны Северо-Восточной и Южной Якутии, граничащие по вытянутым в меридиональном направлении горам Верхоянского хребта, которые выступают в качестве своеобразного «канала», способствующего проникновению видов по интразональным станциям с юга на север, и наоборот.

Второй кластер представлен равнинно-среднетаежными Западным (З), Центральным (Ц) и Юго-Западным (ЮЗ) природными районами. В единый кластер с высоким коэффициентом сходства ( $J=0,87$ ) объединены Западная и Центральная Якутии. От них при значении коэффициента  $J = 0,79$  отделяется более богатый по видовому составу одонатофауны Юго-Западный район.

Субарктическая одонатофауна Северо-Западной Якутии более тяготеет к горным фаунам Южной и Северо-Восточной Якутии ( $J$  соответственно 0,62 и 0,60), нежели к равнинной среднетаежной фауне Юго-Западной, Западной и Центральной Якутии ( $J$  соответственно 0,44, 0,46 и 0,48).

Наименьший показатель сходства ( $J = 0,44$ ) выявлен между фаунами северо-таежного Северо-Западного и среднетаежного Юго-Западного районов. Такое различие в фауне этих районов, отчасти можно объяснить более суровым климатом Северо-Западной Якутии, куда не проникают многие температурные виды, а отчасти оригинальностью фауны Юго-Западного района, где встречаются редкие для Якутии виды западного ареалогического комплекса – *Calopteryx splendens*, *Aeshna grandis* и *Leucorrhinia albifrons*.

#### **4.4. Сравнение локальных одонатофаун Якутии и сопредельных регионов**

Для сравнения локальных фаун стрекоз Якутии рассматриваются сопредельные с ней регионы Восточной Сибири и Дальнего Востока в своих административных границах (рис. 11).

При этом в соответствии с зоогеографическим делением Сибирской подобласти Голарктики (Бельшев, 1981), территория Красноярского края и Хакасии, разбита на лесотундровую, таежную и южную зоны. Для Иркутской

области использована информация по линии Братское водохранилище – устье р. Киренга. Хабаровский край по линии Зейское водохранилище – устье р. Уда разделен на северную и южную часть. В связи с недостатком или отсутствием данных из анализа исключены север Якутии, Магаданская область, север Иркутской области и север Хабаровского края. На рисунке эти области выделены штриховкой.

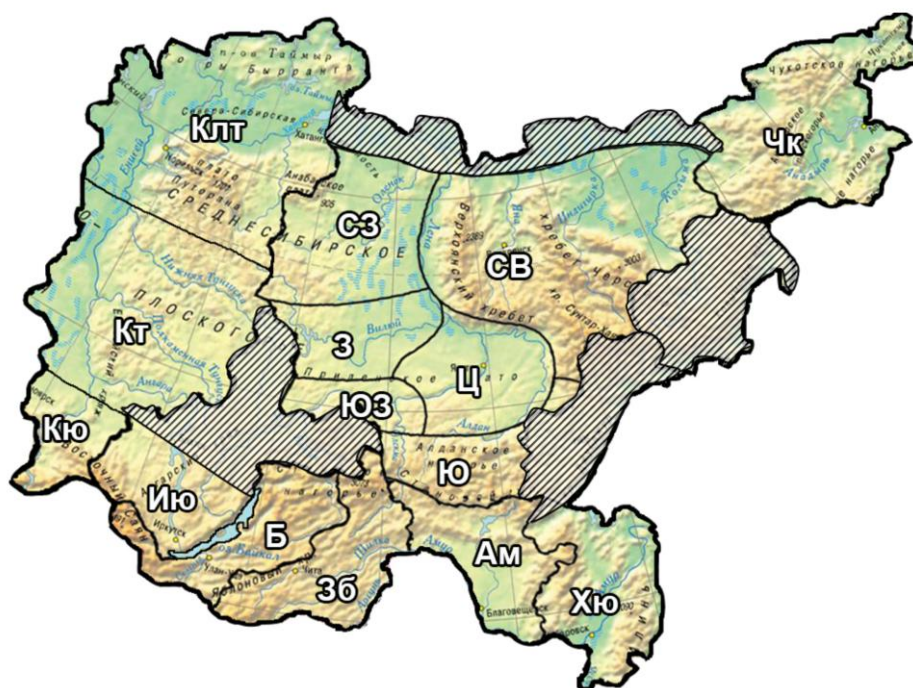


Рис. 11. Природные районы Якутии и сопредельные регионы Восточной Сибири и Дальнего Востока: Якутия, обозначения как на рис. 7; Красноярский край и Хакасия (**К**): лесотундровая – **Клт**, таежная – **Кт**, южная – **Кю**; юг Иркутской области (Предбайкалье) – **Ию**; Бурятия (Прибайкалье) – **Б**; Забайкальский край – **Зб**; Амурская область – **Ам**; юг Хабаровского края – **Хю**; Чукотка – **Чк**

Очевидно, что на такой обширной территории, охватывающей Северо-Восток Азии и юг Дальнего Востока с выраженным разнообразием природных зон и ландшафтов, фауна стрекоз не может быть совершенно одинаковой (Бельшев, 1974; Бельшев, 1981, Malikova, Kosterin, 2019).

При сравнении видового разнообразия стрекоз с соседними регионами, одонатофауна Якутии оказывается более обедненной, чем в южнотаежных регионах Восточной Сибири и юга Дальнего Востока, и существенно богаче фауны Таймыра (север Красноярского края) и Чукотки.

Сравнение локальных одонатофаун Якутии и сопредельных регионов при помощи меры Жаккара ( $J$ ) выявило наличие **арктического и бореального комплексов**, граница между которыми проходит примерно по той же широте ( $66^\circ$ ), что и для Северо-Востока европейской части России. Так, обедненный **арктический** комплекс характерен для фаун лесотундровой провинции Красноярского края, Северо-Западной и Северо-Восточной Якутии, а также Чукотки. В частности, на близкое сходство фаун этих северных регионов указывают и другие авторы (Бельшев, Харитонов, 1980; Borisov et al., 2014). В арктическом комплексе выделяется фауна низовьев Енисея, покрытых равнинными редкостойными лесами и лесотундрой в северной части. Высокий коэффициент общности фаун ( $J = 0,81$ ) отмечается для регионов, расположенных восточнее Верхоянского хребта – Северо-Восточной Якутии и Чукотки (рис. 12).

На Чукотке не встречаются только три вида – *Lestes sponsa*, *Somatochlora alpestris* и *Epitheca bimaculata*, известные в северо-восточной Якутии. Уточним, что один экземпляр *E. bimaculata*, собранный близ Верхоянска в июне 1954 г., остается до сих пор единственной находкой для заполярных территорий России (Бельшев, 1960). Вероятно, имелся факт случайного залёта этого вида на указанную территорию, поскольку в последующем, несмотря на систематические сборы стрекоз в указанном районе, ни его личинки, ни имаго нами не регистрировались. Тем не менее, до получения новых данных, оставляем его в списке стрекоз Северо-Восточной Якутии и, вслед за Б.Ф. Бельшевым (1973), принимаем Верхоянск в качестве северного предела его ареала.

Внутри **бореального** фаунистического комплекса, образованного остальными региональными фаунами Якутии, Восточной Сибири и Юга

Дальнего Востока, формируются две группировки. Среди них выделяется группа фаун Амурской области и юга Хабаровского края ( $J = 0,71$ ), условно обозначенная нами как *амурская*, которая имеет сходство с сибирской фауной на уровне 43%. Эта обширная по фаунистическому составу группа, отличается, прежде всего, видовым богатством семейства Gomphidae, получившего наибольшее распространение в субтропиках и тропиках.

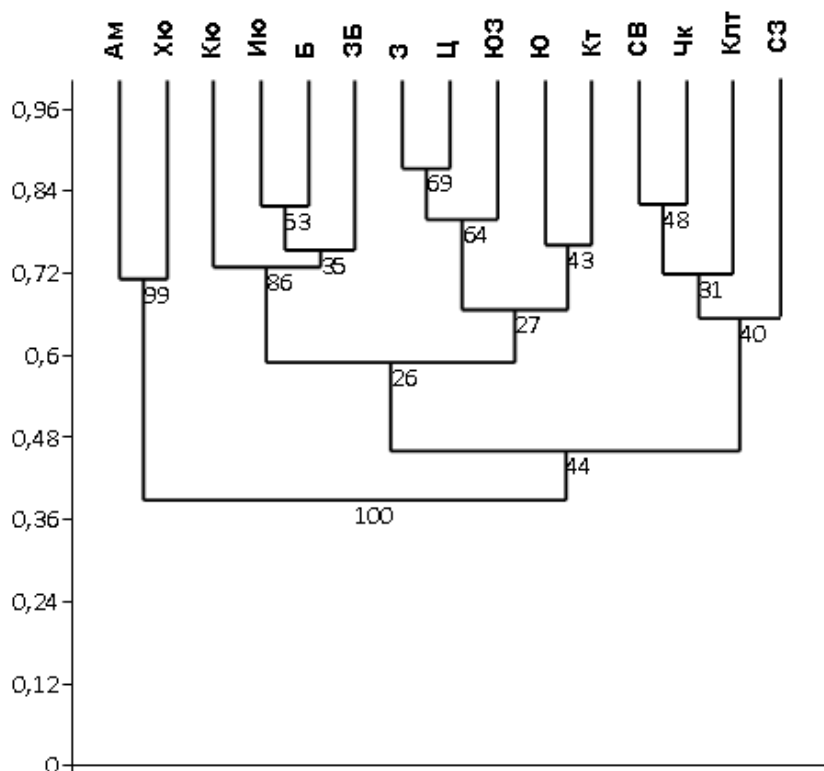


Рис. 12. Дендрограмма сходства локальных одонатофаун Якутии и сопредельных регионов Восточной Сибири и Дальнего Востока (обозначения как на рис. 11)

Также, только для этой группы характерны такие виды, как *Atrocalopteryx atrata* (Selys, 1853), *Paracercion calamorum* (Ris, 1916), *P. hieroglyphicum* (Brauer, 1865), *Ischnura asiatica* (Brauer, 1865), *Platycnemis phyllopora* Djakonov, 1926, *Pseudocopera tokyoensis* (Asahina, 1948), *Sieboldius albardae* Selys, 1886, *Gomphidia confluens* Selys, 1878, *Sinictinogomphus clavatus* (Fabricius, 1775) и др.

От данной группы отделяется крупный кластер, объединяющий региональные фауны восточносибирских регионов и Якутии, которые при дальнейшей кластеризации распадаются на две группы на уровне сходства около 59%. Первую группу образуют фауны природных районов среднетаежной подзоны Якутии и Красноярского края, при этом Южная Якутия группируется со средним течением р. Енисей ( $J = 0,75$ ). Наибольшее сходство характерно для фаун Западного и Центрального районов Якутии ( $J = 0,87$ ), от них отделяется фауна Юго-Западной Якутии ( $J = 0,79$ ), обогащенная выходцами из Прибайкалья. Вторая группа объединяет южно-таежные региональные фауны Восточной Сибири. Так, байкальскую кластерную группу образуют Иркутская область и Бурятия ( $J = 0,81$ ), к ней близка забайкальская (Забайкальский край). Особняком располагается *верхнеенисейская* группа (юг Красноярского края и Хакасия).

Таким образом, анализ таксономического состава региональных фаун выделенных территорий методом построения дендрограмм, показывает высокое сходство некоторых локальных фаун Якутии с фаунами приграничных регионов. Сходные по составу группы складываются и при рассмотрении фаун методом корреляционных плеяд. Так, неориентированный граф, построенный на основе коэффициента сходства Жаккара, демонстрирует близость фауны Якутии с фаунами регионов Восточной Сибири и севера Дальнего Востока (табл. 7).

Таблица 7

Коэффициенты сходства (по Жаккару) локальных одонатофаун Якутии и сопредельных регионов Восточной Сибири и Дальнего Востока

	СЗ	З	ЮЗ	Ю	Ц	СВ	Чк	Клт	Кт	Кю	Ию	Б	ЗБ	Ам	Хю
СЗ	1														
З	0,46	1													
ЮЗ	0,44	0,79	1												
Ю	0,62	0,59	0,6	1											
Ц	0,48	0,87	0,8	0,60	1										
СВ	0,60	0,53	0,5	0,69	0,54	1									
Чк	0,75	0,51	0,48	0,75	0,53	0,81	1								
Клт	0,6	0,37	0,36	0,62	0,39	0,68	0,75	1							
Кт	0,51	0,69	0,74	0,75	0,75	0,58	0,56	0,46	1						

<b>Кю</b>	0,30	0,55	0,65	0,47	0,59	0,40	0,36	0,33	0,58	1						
<b>Ию</b>	0,34	0,59	0,70	0,48	0,63	0,44	0,40	0,34	0,59	0,79	1					
<b>Б</b>	0,38	0,62	0,66	0,54	0,67	0,5	0,45	0,38	0,62	0,69	0,81	1				
<b>Зб</b>	0,32	0,52	0,59	0,46	0,56	0,42	0,38	0,32	0,56	0,68	0,73	0,76	1			
<b>Ам</b>	0,25	0,42	0,43	0,34	0,46	0,31	0,28	0,23	0,42	0,54	0,49	0,52	0,6	1		
<b>Хю</b>	0,23	0,37	0,38	0,31	0,4	0,27	0,26	0,2	0,37	0,46	0,43	0,46	0,51	0,71	1	

На схеме выделяются три группы фаун, которые соединяются между собой при степени сходства  $0,59 \leq J \leq 0,75$  (рис. 13).

Первая группа с уровнем связи  $J = 0,81$  объединяет фауны Северо-Восточной Якутии и Чукотку.

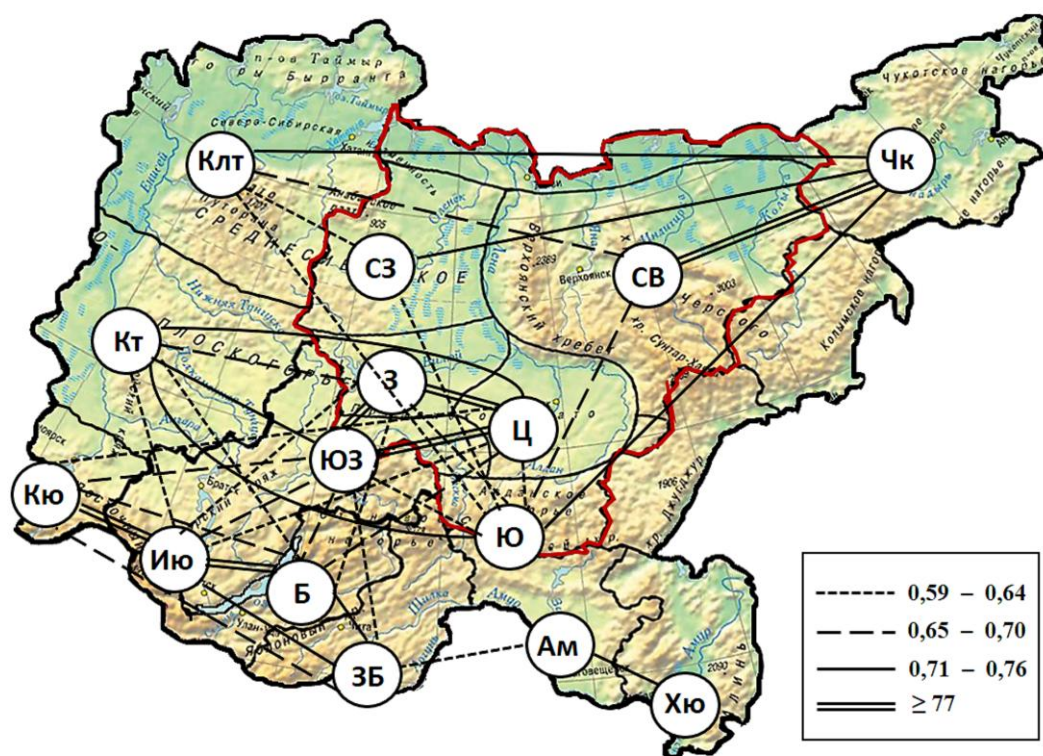


Рис. 13. Неориентированный граф, построенный на основе индекса сходства Жаккара. Уровни связи ниже порогового значения 0,59 на схеме не отображаются

Отличительной чертой этих регионов является обедненный состав одонатофауны, состоящей из 22 видов из 5 семейств. Она в большинстве своем представлена широко распространенными видами, и главным образом, характеризуется отсутствием реофильных семейств Calopterygidae и

Gomphidae. Эта группа проявляет наибольшее сходство с фаунами Северо-Западной и Южной Якутии, а также лесотундровой зоны Красноярского края ( $0,65 \leq J \leq 0,75$ ).

Вторую группу, ограниченную равнинной среднетаежной подзоной, образуют Западная, Юго-Западная и Центральная Якутия с уровнем связи  $0,79 \leq J \leq 0,87$ . В данной группе 35 видов из 7 семейств, что составляет 95% распространенных в Якутии видов. В этих районах не встречаются только виды *Somatochlora sahlbergi* и *S. alpestris*, распространенные на территориях, занятых горными массивами на северо-востоке и юге региона. Данная группа проявляет высокое сходство с фаунами Среднего Енисея ( $0,69 \leq J \leq 0,75$ ). Следующие по значимости уровни связи устанавливаются с южно-таежной фауной Юга Сибири ( $0,59 \leq J \leq 0,70$ ).

Довольно высокий уровень связи  $0,69 \leq J \leq 0,81$  отмечается у третьей группы фаун, отличающейся большим разнообразием и состоящей из 59 видов и 9 семейств. Для этой группы характерны *Lestes barbarus* (Fabricius, 1798), *Ischnura elegans* (Vander Linden, 1820), *I. pumilio* (Charpentier, 1825), *Nehallenia speciosa* (Charpentier, 1840), *Platycnemis pennipes* (Pallas, 1771), *Shaogomphus postocularis* (Selys, 1869), *Stylurus flavipes* (Charpentier, 1825), *Ophiogomphus cecilia* (Geoffroy in Fourcroy, 1785), *O. spinicornis* Selys, 1878, *Macromia amphigena* Selys, 1871 и некоторые другие виды, не представленные в среднетаежной фауне. Эта группа поддерживает связь с забайкальской фауной на уровне  $0,68 \leq J \leq 0,76$ .

Как показывает анализ видовой общности фаун, условная граница, отделяющая горную северо-таежную фауну от равнинных северо- и среднетаежных фаун, проходит по западным отрогам Верхоянского хребта. Коэффициент эффективности ( $E$ ) Верхоянских гор как биогеографического рубежа составляет 0,4–0,5. Эффективность Станового нагорья, отделяющего Юго-Западную Якутии от Бурятии составляет  $E = 0,34$ . Еще ниже коэффициент эффективности у Яблоневого хребта как преграды между байкальской и забайкальской фаунами ( $E = 0,24–0,27$ ). Также низко значение эффективности,

равное 0,21 для Восточных Саян, отделяющих байкальскую и верхнеенисейскую фауны. На юге, между фауной Якутии с одной стороны, и забайкальской и амурской фаунами с другой, как рубеж более значителен Становой хребет ( $E = 0,66$ ). Меньшую степень изолированности ( $E = 0,4$ ) между собой показывают фауны Амурской области и Забайкалья. Их разделяют северные отроги Большого Хингана, являющегося биогеографическим рубежом между южно-таежным восточносибирским и амурским дальневосточным фаунистическими комплексами. Между фаунами Амурской области и юга Хабаровского края разъединяющую роль выполняют Туранский и Буреинский горные хребты, выступающие в качестве биогеографического рубежа с эффективностью  $E = 0,29$ .

Таким образом, в северных областях рассматриваемых регионов, отсутствуют виды южного происхождения, которые относятся к семействам Calopterygidae, Platysnemididae, Gomphidae и Macromiidae. Между тем к югу число таких видов только растет и на юге Дальнего Востока достигает максимума.

## ГЛАВА 5. РЕГИОНАЛЬНЫЕ ОСОБЕННОСТИ БИОЛОГИИ СТРЕКОЗ

### 5.1. Личинки

#### 5.1.1. Экологические группы

В отличие от эврибионтных имаго, для личинок стрекоз тип водоема имеет более существенное значение, хотя большинство видов проявляет высокую экологическую валентность. Они населяют самые разнообразные водоемы, предпочитая преимущественно стоячие и медленно текущие, включая солоноватые, сильно минерализованные и торфяные (Попова, 1953; Бельшев, 1963).

В отечественной одонатологии экологической приуроченности личинок стрекоз к различным типам водоемов посвящено относительно большое количество публикаций. Исследования в этом направлении проводились в Верхнем Приобье (Бельшев, 1964), приалтайской лесостепи (Бельшев, 1970), низовье р. Обь (Бельшев, 1975), бассейне р. Томь (Дронзикова, 2000), Туве (Костерин, Заика, 2011), Северо-Восточном Прибайкалье (Бельшев, 1960, 1961; Борисов, 2014, 2016; Попова, Матафонов, 2015) и юге Дальнего Востока (Бельшев, 1970; Маликова, 1995; Иванов, 2003). Приуроченность некоторых видов стрекоз к водотокам была выявлена в ходе гидробиологических исследований в заповеднике «Столбы» Красноярского края (Запекина, Дулькейт, 1961). Биотопическое распределение личинок стрекоз изучалось в водоемах таежной зоны европейского Северо-Востока России (Татаринов, Кулакова, 2009), на юге Урала в Челябинской области (Еремина, 2010), степной зоны Кабардино-Балкарии (Кетенчиев и др., 2017).

Наибольший интерес представляют данные о существовании личинок стрекоз во временных водоемах, часто подверженных пересыханию и промерзающих до дна. В частности, О.Н. Попова (2010, с. 239) отмечает, что «...небольшая продолжительность существования и малые размеры временных, или пересыхающих водоемов позволяют использовать их в качестве модельных объектов для фундаментальных исследований

закономерностей развития популяций и сообществ гидробионтов, а их нестабильные условия удобны для изучения адаптивных возможностей водной биоты». Известно, что к отсутствию водной среды личинки *Gomphus flavipes* приспособляются, закапываясь в самую влажную часть дна (Попова, 1953), личинки *Sympetrum flaveolum* переживают засыхание водоема в зарослях влажного мха, или на поверхности ила (Белышев, 1961). К примеру, нами неоднократно наблюдалось, как в сезонно пересыхающих водоемах личинки родов *Leucorrhinia* и *Sympetrum* переживают отсутствие воды среди влажного мха или в ило-детритном грунте. Как оказалось, адаптация стрекоз к нестабильным условиям обитания, создаваемым в таких водоемах, прослеживается на всех этапах их развития: эмбриональном, личиночном и имагинальном (Попова, 2010).

Недостаточно сведений о развитии преимагинальных фаз стрекоз и их адаптивных стратегий к условиям жизни в термальных источниках. К экстремальным условиям жизни в горячих водоемах личинки стрекоз приспособляются, вырабатывая особую стратегию поведения, связанную с такими жизненно важными физиологическими процессами, как дыхание и питание (Белышев, 1974). К примеру, личинки *Orthetrum albistylum* Selys в источнике Арчман на юго-западе Туркменистана обнаруживались при температуре воды 25,5°C (Борисов, 2015), в гидротермах Баргузинской котловины при 32–35°C (Белышев, 1960; Борисов, 2014, 2016). В горячих сероводородных источниках Ходжа-Обигарм в Таджикистане личинки *O. brunneum* Fonscolombe отмечались при 28–32°C (Борисов, 2015), а верхний температурный порог для этого вида достигает 37–39°C (Попова, 1951, 1953). В условиях Центральной Якутии, наиболее высокие температуры воды, при которых встречались личинки стрекоз (*L. dryas*, *C. armatum*, *C. johanssoni*, *L. quadrimaculata*, *L. intermedia* и некоторые другие) достигают 26–28°C.

Остаются слабо исследованными вопросы, связанные с обитанием стрекоз в загрязненных водных объектах, подвергающихся негативному воздействию со стороны гидро- и теплоэлектростанций, промышленных

предприятий и жилищно-коммунальных хозяйств. Между тем для водоемов бассейна р. Томь показано, что видовой состав стрекоз водотоков, находящихся в черте крупных городов существенно обедняется за счет выпадения из одонатокомплекса преимущественно реофильных видов семейств Calopterygidae и Gomphidae, наиболее чувствительных к загрязнению воды (Дронзикова, 2000).

Существенную роль в расселении и освоении видами новых территорий играют вновь создаваемые различные искусственные водоемы, которые активно населяются стрекозами. К примеру, вследствие проведения сети оросительных каналов, были заселены стрекозами ранее безводные долины Таджикистана (Борисов, 1985). Х.А. Кетенчиев и А.Ю. Харитонов (1999) связывают значительное продвижение видов-мигрантов с юга на Северный Кавказ именно с появлением многочисленных искусственных водоемов. Показано, что с водоемами антропогенного происхождения обусловлены многолетние изменения в структуре таксоценоза стрекоз на Южном Урале (Попова, Харитонов, 2008). Ключевая роль искусственно созданных водных объектов в поддержании разнообразия стрекоз, сохранении редких видов и их распространении отмечена на юге Дальнего Востока (Иванов, 2003). В качестве плацдарма для колонизации стрекозами незанятых пространств, могут служить водохранилища и подобные им водоемы (Маликова, Стрельцов, 2015). То, что искусственные водоемы активно заселяются стрекозами, подтверждается и нашими данными. Так, на берегу водоема, образованном на месте отработанного карьера в Талаканском газовом месторождении, замечено множество личинок шкурок *Lestes*, *Coenagrion*, *Aeshna*, *Sympetrum*. В составе одонатокомплекса исследованного карьера отмечались *Lestes sponsa*, *L. dryas*, *Enallagma cyathigerum*, *Coenagrion lunulatum*, *C. hastulatum*, *C. hylas*, *Aeshna crenata*, *A. juncea*, *Leucorrhinia orientalis*, *Sympetrum danae*. Разнообразие и обилие стрекоз в подобных водоемах можно объяснить отсутствием их естественных врагов – рыб и околоводных и водоплавающих птиц, для которых

водные беспозвоночные, включая личинок стрекоз, составляют основу кормового рациона.

К настоящему времени все еще не разработана унифицированная схема классификации водоемов относительно стрекоз, что объясняется широкой экологической пластичностью этих насекомых, способных в зависимости от природно-климатических условий места обитания населять самые различные типы водоемов. Известно, что на юге некоторым видам свойственно населять проточные водоемы, а в условиях севера эти же виды переходят к обитанию в непроточных водах (Бельшев, 1964; Бельшев, Харитонов и др., 1981). Напротив, бореальные виды при расселении на юг переходят к обитанию в полупроточных или проточных водоемах (Бельшев, 1974).

Как правило, в качестве основы при типизации водоемов по отношению к личинкам стрекоз принимают их проточность. Так, в верховье р. Обь по признаку проточности мест обитания преимагинальных фаз Б.Ф. Бельшев (1964), выделяет 4 группы стрекоз: обитателей только проточных водоемов, преимущественно проточных, преимущественно стоячих и только стоячих. Такой же схемы придерживается Е.И. Маликова (1995) при биотопическом распределении личинок стрекоз по водоемам Дальнего Востока России. Там, как и в верховье Оби, половина состава одонатофауны оказалась приурочена к стоячим водоемам, что в целом характеризует ее как северную фауну. В южной части дальневосточного региона выявлено преобладание эврибионтных видов, населяющих как стоячие, так и проточные водоемы, что более свойственно фауне с южным биологическим обликом (Иванов, 2003).

В Якутии, по встречаемости видов в тех или иных типах водоемов с учетом их проточности, нами выделяются три основные экологические группы видов: лимнофилы, эврибионты и реофилы.

**Лимнофильные виды.** К лимнофильным относятся стрекозы, личинки которых обитают в стоячих водоемах, включая и временные. К таковым относятся виды *Lestes dryas*, *L. sponsa*, *Coenagrion lunulatum*, *C. armatum*, *C. hylas*, *C. johanssoni*, *C. lanceolatum*, *C. glaciale*, *Enallagma cyathigerum*, *Aeshna*

*juncea*, *A. caerulea*, *A. subarctica*, *A. crenata*, *A. serrata*, *Somatochlora alpestris*, *S. arctica*, *S. sahlbergi*, *Leucorrhinia intermedia*, *L. orientalis*, *Sympetrum danae* и *S. vulgatum*. Некоторые из них, например, личинки *L. dryas*, *C. armatum*, *C. lunulatum* населяют облигатные временные водоемы, образованные тальми водами в понижениях рельефа. Такие водоемы существуют непродолжительное время с момента снеготаяния в апреле до высыхания в июле. Очевидно, за этот период личинки успевают развиться из яиц и пройти все личиночные стадии, поскольку затем на месте таких водоемов нами обнаруживались их личиночные шкурки. Также известно, что в условиях западносибирской лесостепи *Zygoptera* способны пережить длительное высыхание и последующее промерзание только на стадии яйца (Попова, 2010).

Данные о биотопической приуроченности личинок редких для Якутии видов *Coenagrion lanceolatum*, *C. glaciale* пока отсутствуют, однако учитывая, что в таежной зоне Сибири при близких природно-климатических условиях их личинки встречаются только в закрытых водоемах (Бельшев, 1973), также причисляем их к лимнофильным. Также не обнаружены личинки *Somatochlora sahlbergi*. К примеру, на верхней границе субарктической области, личинки этого вида находились в болотных мочажинах, маленьких ключевых и родниковых лужицах (Попова, 1953). К обитателям закрытых водоемов относим и новый для одонатофауны Якутии вид *Somatochlora alpestris*. По литературным данным, личинки данного вида развиваются в небольших озерах и заболоченных водоемах с богатой растительностью, лужах, сфагновых болотах с *Carex rostrata* (Kosterin, Zaika, 2011).

**Эврибионтные виды.** Группу составляют обитатели стоячих, полупроточных и проточных озер, речных протоков с небольшим течением, заводей рек и травяных речек: *Sympetma paedisca*, *Coenagrion hastulatum*, *C. ecornutum*, *Erythromma najas*, *Aeshna grandis*, *Cordulia aenea*, *Epithea bimaculata*, *Somatochlora graeseri*, *S. exuberata*, *Libellula quadrimaculata*, *Sympetrum flaveolum*. Высокая пластичность в выборе водоемов отмечается у *Sympetma paedisca*. Личинки этого вида обнаруживались нами как в очень

небольших стоячих, так и проточных водоемах с довольно сильным течением, например, на протоке р. Лена и р. Шестаковка в окрестностях Якутска. На подобную высокую валентность этого вида указывает и Б.Ф. Бельшев (1973). Низкой избирательностью к типам водоемов выделяются и личинки *Sympetrum flaveolum*, обнаруженные нами как в сезонно пересыхающих водоемах (например, в местности Хочо в правобережье р. Алдан), так и на протоке р. Лена в урочище Юрдюк-Ирэ среди прибрежно-водной растительности. Кроме того, пары *Sympetrum flaveolum* замечены во время откладки яиц на заросли осок и злаков, произрастающих на пересохшем русле р. Далдын (рис. 14).



Рис. 14. Высохшее русло р. Далдын, где наблюдались яйцекладущие пары *Sympetrum flaveolum*.

В данном случае наблюдалось периодическое высыхание реки, поскольку весной при паводковых водах русло вновь наполняется водой и река разливается, захватывая пойму. Подобный случай у данного вида отмечался Б.Ф. Бельшевым (1974) на высохшем участке русла р. Иркут в Тункинской котловине.

Поскольку, яйца *Sympetrum flaveolum* могут переносить высыхание и промерзание водоемов, Б.Ф. Бельшев (1974) предполагал, что отложенные в траву яйца находятся вначале в воздушной среде, зимуют, и затем с наступлением благоприятных условий происходит развитие личиночных фаз.

Это подтверждается и нашими данными. Так, в низовье р. Алдан в местности Хочо вылет имаго стрекозы желтоватой наблюдался 28 июня на образованном талыми водами временном водоеме.

По свидетельству местных жителей, к середине лета данный водоем полностью высыхает и на его месте появляется луг. По-видимому, стрекозы откладывают яйца в еще не пересохший водоем, со временем водоем пересыхает, яйца зимуют на земле, и по весне в занятом талыми водами временном водоеме происходит развитие личиночных фаз, а затем и вылет имаго.

По литературным данным, наиболее эвритопным считается *C. hastulatum*. Например, в таежной зоне северо-востока европейской части России этот вид встречается как в самых разнообразных стоячих водоемах, так и в реках и ручьях (Татаринов, Кулакова, 2009). Между тем, в бассейне р. Томь личинки *C. hastulatum* наиболее часто замечаются в сильно заболоченных и временных сезонно пересыхающих водоемах (Дронзикова, 2000). Б.Ф. Бельшев (1964) одной из особенностей вида считает способность противостоять сильному волнению в крупных водоемах, тогда как при таких условиях другие виды стрекоз почти не встречаются. Представляют интерес данные о приуроченности личинок *Erythromma najas* к крупным стоячим или проточным водоемам, не склонным к заболачиванию (например, оз. Муосааны, Сордоннох в окр. с. Кемпендяй, Чурапча, Нал-Тюнгиюлю и т.д.). Между тем, на северо-востоке Европейской части России, в Большеземельской тундре, этот вид встречается только в небольших хорошо прогреваемых озерах, лужах и болотных мочажинах (Татаринов, Кулакова, 2009), а в степной зоне Кабардино-Балкарии отмечен в усыхающих заводях или в мелководных теплых затонах (Кетенчиев и др., 2017). По нашим наблюдениям, личинки этого вида зимуют в предпоследней стадии линьки, и вылетают одними из первых среди летних видов. Личинки эвритопного вида *Libellula quadrimaculata* обнаружены нами преимущественно в средних, крупных и проточных озерах. Однако они также могут встречаться и в совсем небольших водоемах, так называемых «остаточных» озерах на аласах, образованных в естественных понижениях при

разливах озер в период весеннего половодья или летнего паводка. Хотя возможно, в подобных водоемах они оказываются вынужденно, вследствие падения уровня воды. Там же зимуют, и с разливом озер в период весеннего половодья, вновь оказываются в типичной среде обитания.

**Реофильные виды.** Небольшую группу реофилов составляют виды южного происхождения. К ним относятся представители семейств Calopterygidae и Gomphidae. Известно, что личинки Gomphidae являются облигатными реофилами, не переносящими условий обитания в стоячих, даже абсолютно чистых и богатых кислородом водах, и приурочены к участкам рек с сильным течением (Бельшев, 1963; Маликова, 1995; Иванов, 2003). Личинок редкого для Якутии вида *Nihonogomphus ruptus* нами не удалось обнаружить. По литературным данным (Kosterin, 2004), экзувии данного вида были обнаружены на берегу р. Алдан в 1 м от уреза воды. Приуроченность *Ophiogomphus obscurus* к проточным водоемам подтверждают наши сборы имаго и личинок, проведенные на рр. Нюя, Мулисьма, Пеледуй, Кадалы, Курум, Пилка, Илейка, Хамра, Дербе и Амга. К реофильным также относим личинок *Calopteryx japonica* и *C. splendens*, развивающихся в мелких и средних умеренно текущих реках, ручьях с илистым или песчаным дном и травянисто-кустарниковыми берегами. К таковым относятся, например, реки Западной и Юго-Западной Якутии – Мелюк, Нюя, Пеледуй, Дербе, Пилка, Илейка. В Сибири, по литературным данным, могут встречаться и в глубоких проточных озерах, концентрируясь на участках с камышом и в крупных стоячих водоемах (Бельшев, 1973). По вновь полученным данным, к обитателям средних и малых водотоков причислены также личинки *Aeshna grandis*. Между тем, в европейской части России, личинки данного вида населяют самые разнообразные стоячие водоемы, речки и реки со слабым течением и даже морские бухты с солоноватой водой (Татаринов, Кулакова, 2009).

Кроме проточности, распределение личинок стрекоз по водоемам также зависит от характера грунта и наличия водной растительности, что связано, прежде всего, с морфо-экологическими особенностями, образом жизни и

способом добычи пищи. Например, на Дальнем Востоке относительно этих составляющих выделяются два основных типа личинок (Иванова, 1995). В своей классификации мы также придерживаемся подобной схемы с той лишь разницей, что личинок *Corduliidae* и *Libellulidae* выделяем в самостоятельную группу.

1. Личинки, живущие среди зарослей водной растительности. К типу личинок, экологически привязанных к биотопам с водной растительностью, относятся личинки семейств *Calopterygidae*, *Lestidae*, *Coenagrionidae* и большинство *Aeshnidae*. Представители данной экологической группы, в особенности, слабо плавающие представители *Zygoptera*, в зарослях растений укрываются от хищников, и на участках водоема, лишенных растительности, обычно уже не встречаются. Также подводные части растений используются в качестве засад при охоте на других водных беспозвоночных.

2. Личинки, живущие в зарослях водной растительности, донных отложениях и поверхности грунта. К такому типу относятся менее зависимые от наличия водной растительности личинки семейств *Corduliidae* и *Libellulidae*.

3. Личинки, не связанные с водной растительностью. К такому типу относятся личинки *Gomphidae*, а также личинки *Aeshna grandis*. Они живут преимущественно на дне водотоков, закопавшись довольно глубоко в грунт, иловые отложения, детрит, песок, или под камнями (Попова, 1953; Бельшев, 1963; Иванов, 2003).

### **5.1.2. Отношение к минерализации водоемов**

Одним из важнейших гидрохимических показателей поверхностных вод, определяющих видовой состав и биомассу гидробионтов, является соленость воды. Известно, что в озерах умеренной климатической зоны с содержанием солей от 0,1 до 1,0 г/л, биоценозы наиболее разнообразны по видовому составу (Кузнецов, Градова, 2006). При возрастании степени минерализации, в структуре водных сообществ наблюдаются существенные изменения (Безматерных, 2005; Безматерных, Жукова, 2014). Например, показано, что в

озерах степной зоны на юге Западной Сибири хорогалинную зону (7–13 г/л), пересекают только Hemiptera, Coleoptera и Diptera (Безматерных, 2005). Для сравнения, в водоемах аридной зоны, по мере увеличения степени метаморфизации их вод, хорогалинная зона расширяется и сдвигается в сторону большей солености (Аладин, Хлебович, 1989).

По отношению к уровню солености воды, личинки стрекоз являются преимущественно пресноводными, но также могут встречаться в солоноватых и высокоминерализованных водах (Попова, 1963; Бельшев, 1963). Так, на юге Урала личинки *Aeshna grandis*, *Ischnura elegans*, *Enallagma cyathigerum* встречаются в озерах с минерализацией 3950–4400 мг/л (Еремина, 2010).

На территории Якутии насчитывается более 723 тыс. озер, и наибольшее число их сосредоточено на равнинных территориях в приморских низменностях, Западной и Центральной Якутии (Реки..., 2007). Большая часть озер региона бессточная и пресная (Сивцева и др., 1990). Встречаются и минерализованные водоемы гидрокарбонатного типа с повышенным содержанием солей, биогенных и органических элементов (Мостахов и др., 1989). К примеру, озера г. Якутска характеризуются преимущественно гидрокарбонатно-натриевым составом с минерализацией от 173,5–804,0 мг/дм<sup>3</sup> (Руфова, 2017) до 1409,8 мг/дм<sup>3</sup> (Аржакова и др., 2007).

В соответствии с нашими и литературными данными (Аржакова и др., 2007; Копырина, 2014), степень минерализации 14 озер, в которых проводился сбор личинок стрекоз, позволяет классифицировать большинство из них как пресные и солоноватые. К соленым относится оз. Абалах и к рассолам – вода оз. Мохсоголлох (табл. 8).

Таблица 8

## Степень минерализации исследованных озер

	Тип озера	Минерализация, мг/дм <sup>3</sup>	Оценка состояния вод	Тип воды (ГОСТ 27065-86)
Муосааны	эрозионно-карстовый	144,91-339,5	гипогалийные	пресные
Мастах	эрозионно-	340,21	гипогалийные	пресные

	термокарстовый			
Нал-Тюнгиюлю	Термокарстовый	356,30-448,73	гипогалийные	пресные
Лабыда	эрозионно-термокарстовый	681,28-698,50	олигогалийные	пресные
Сайсары	Старичный	733,9-851,4	мезогалийные	пресные
Чурапча	термокарстово-эрозионный, антропогенно-преобразованный	654,12-939,0	олигогалийные	пресные
Мюрю	Термокарстовый	600,1-1069,79	мезогалийные	солончатые
Сергелях	Старичный	978,4-1288,1	мезогалийные	солончатые
Улахан-Юнкюр	Термокарстовый	1296,43	мезогалийные	солончатые
Сегелей	Термокарстовый	872,07-1460,10	мезогалийные	солончатые
Ытык-Кель	Старичный	774,9-1505,3	мезогалийные	солончатые
Тюнгиюлю	Термокарстовый	2850,33-3561,27	мезогалийные	солончатые
Абалах	эрозионно-термокарстовый	44281,19-46326,34	ультрагалийные	солёные
Мохсоголлох	Старичный	147688,07-193404,63	ультрагалийные	рассолы

Личинки стрекоз обнаружены практически во всех пресных и солончатых водах, за исключением усыхающего термокарстового озера Сегелей. Отсутствие личинок стрекоз в указанном озере, вероятно связано не с уровнем минерализации воды, а его общим загрязнением. Озеро Сегелей расположено в непосредственной близости от крупного села Тюнгиюлю и постоянно находится под сильнейшим антропогенным воздействием. Территория вокруг озера занята сенокосами и пастбищами для выпаса крупного рогатого скота и лошадей и многочисленными охотничьими скрадками. Вследствие интенсивной хозяйственной эксплуатации, вытаптывания домашним скотом, береговая часть сильно заболочена, прибрежно-водная флора обеднена и однообразна. Для сравнения, в оз. Нал-Тюнгиюлю, находящемся в 2–3 км к юго-западу от с. Тюнгиюлю, обитает 7 видов стрекоз. Наиболее высокая численность выявлена у личинок *Coenagrion lunulatum* (30 экз./м<sup>2</sup>) и *Libellula quadrimaculata* (12 экз./м<sup>2</sup>) в начале сентября.

Среди исследованных водоемов наибольшей минерализацией отличаются озера Абалах и Мохсоголлох. Особенности гидрохимических показателей их вод, не позволяют развиваться многим гидробионтам, включая и личинок

стрекоз. Тем не менее, в водах такой степени солености встречаются некоторые галофильные насекомые. Так, разнообразие амфибионтной энтомофауны соленого озера Абалах складывается из Ephemeroptera, Heteroptera, Coleoptera и Diptera. Наиболее приспособленными к соленой среде обитания оказались двукрылые насекомые, представленные семействами Chironomidae (1134 экз./м<sup>2</sup>), Ceratopogonidae (357 экз./м<sup>2</sup>) и Ephydriidae (301 экз./м<sup>2</sup>). В ультрагалийных водах озера Мохсоголлох обнаружены только личинки Stratiomyidae (14 экз./м<sup>2</sup>) и Ephydriidae (441 экз./м<sup>2</sup>).

Наибольшая минерализация воды, при которой были встречены личинки стрекоз, составляла около 3,6 г/л (оз. Тюнгиюлю), что очевидно не является для них предельной соленостью. Например, в Южном Урале выявлено наличие личинок стрекоз в озерах с минерализацией до 4,4 г/л (Еремина, 2010), а в степной зоне юга Сибири стрекозы отмечаются при солености около 5 г/л (Безматерных, 2005). Согласно теории критической солености биологических процессов (Хлебович, 1974), резкое сокращение биоразнообразия происходит в диапазоне солености 5–8 г/л, которая определяется свойствами растворов внешней и внутренней среды. Принимая во внимание такие данные, считаем, что пределом встречаемости личинок стрекоз в озерах Якутии, также будет уровень минерализации воды около 5 г/л.

### **5.1.3. Распределение по водоемам г. Якутск**

В стоячих водоемах, благодаря характерным особенностям (общая стабильность водных масс, отсутствие течений, расслоение температурных, газовых и химических свойств воды по вертикали), создаются особые условия существования живых организмов (Безматерных, 2005).

Известно, что для развития личинок стрекоз немаловажное значение имеет температурный режим водоемов. Например, С.Н. Борисовым (1987) было показано, что различие в термических условиях проточных, полупроточных и стоячих водоемов на юго-западе Таджикистана существенно влияет на регуляцию выплода и характер лёта стрекоз. Кроме того, распределение стрекоз

по водоемам связано также «... с количеством и качеством биотопов, удобных для заселения, составом и качеством естественной кормовой базы, и возможностью прохождения всего жизненного цикла личинками стрекоз и их эколого-биологическими особенностями» (Кетенчиев и др., 2017, с. 208).

В условиях резкоконтинентального климата Центральной Якутии в озерах создается своеобразный тепловой режим, в годовом цикле которого можно выделить 4 периода (Арэ, 1974).

*Период ледостава.* Формирование ледяного покрова в мелких водоемах начинается в начале-середине октября. Крупные, не промерзающие до дна озера, покрываются льдом со второй декады октября (Анисимова, Роговская, 1974). Процесс установления ледостава протекает при относительно высокой температуре основной толщи воды ( $3^{\circ}\text{C}$ ) и сопровождается большими градиентами в верхнем 20-сантиметровом и придонном слоях (Арэ, 1974).

*Зимний период.* Охватывает период от образования устойчивого ледяного покрова в декабре до начала весеннего прогрева воды в конце апреля. Характеризуется образованием подо льдом почти безградиентного слоя и отсутствием зимнего нагрева воды за счет теплопритока со дна. Толщина ледяного покрова в течение этого периода постоянно нарастает и достигает своего максимума (60–100 см) в марте (Мярикянов, 1982). Температура толщи воды понижается до температуры замерзания. Для минерализованных вод этот показатель оказывается несколько ниже (например,  $-0,3^{\circ}\text{C}$ ), а температура дна озера понижается до  $0^{\circ}\text{C}$  (Арэ, 1974).

*Весенний период.* Начало этого периода связано с весенним прогревом воды в конце апреля после перехода средних суточных температур воздуха через  $0^{\circ}\text{C}$ . Наблюдается уменьшение толщины льда за счет таяния сверху. Весной существенно отличаются температурные условия и сроки разрушения льда в водоемах различного типа. К примеру, по нашим измерениям, сделанным 5 мая 2009 г., временные водоемы нагреваются до  $14,6^{\circ}\text{C}$ , мелкие озера и болота до  $9,8^{\circ}\text{C}$ . Такие водоемы освобождаются от ледяного покрова уже в начале мая, тогда как в это же время глубокие и крупные озера

практически полностью остаются подо льдом и температура воды в них равна всего  $1,4^{\circ}\text{--}2^{\circ}\text{C}$  (рис. 15).



а)



б)

Рис. 15. Различные типы водоемов в окрестностях г. Якутск в начале весеннего сезона: а – кочкарное травянистое болото, б – крупное старичное оз. Ытык-Кюель (Якутский ботанический сад ИБПК СО РАН, 5 мая 2009 г.)

Как было показано Ф.Э. Арэ (1969), быстрому нагреванию воды и более раннему вскрытию мелких озер в весенний период, способствует проникающая

через толщу льда солнечная радиация. Нагретые ею поверхности донных отложений, залегающие на небольшой глубине, в свою очередь, отдают тепло придонным слоям воды (Гаврилова, Попов, 1974). Сохранение высоких температур в малых водоемах, поддерживается благодаря теплоизолирующим свойствам донного ила (Берман, Алфимов, 2012).

В начале мая, в водоемах преобладают нектонные животные (пауки, жуки, личинки двукрылых и брюхоногие моллюски) и практически отсутствуют бентосные. Однако в неглубоких водоемах в оттаявших иловых отложениях встречаются такие обитатели бентоса, как олигохеты. В крупных водоемах по окраинам отмечаются большей частью бокоплавцы (Gammaridae). Так, 12 мая 2010 г. численность их на оз. Ытык-Кель составила 1925 экз./м<sup>2</sup>.

*Летний (безледный) период.* Длится с конца мая до ледостава. Таяние льда во всех типах водоемов Центральной Якутии полностью завершается в конце мая, после чего температура воды, по нашим данным, повышается до 7°–10°C в крупных водоемах и до 13°–18°C в мелких озерах и болотах. В то же время, в мелких водоемах может наблюдаться некоторое понижение температуры воды до 8°–10°C, что можно объяснить интенсивным испарением и ветровым перемешиванием поверхностных слоев (Арэ, 1974). Среднемесячная температура воды в стоячих водоемах по нашим измерениям в 2010 г. составила в июне 16,7°–18,8°C, июле 20,4°–23,7°C. Максимальные прогревы воды отмечаются в июле и в дневное время достигают в мелких водоемах 26°–28°C. Вследствие высоких температур воздуха июля (до 30°–33°C) при малом количестве выпадающих осадков (5–40 мм), увеличения испаряемости воды, значительно теряют в площади средние и крупные озера. К примеру, величина испарения для озер Центральной Якутии в среднем составляет 400 мм за период с июня по сентябрь (Арэ, 1969).

В начале-середине летнего периода в условиях благоприятного газового режима, высокой температуры воды, зарастания водоемов макрофитами в водоемах наблюдается наибольшее таксономическое разнообразие и численная насыщенность беспозвоночными (рис. 16).

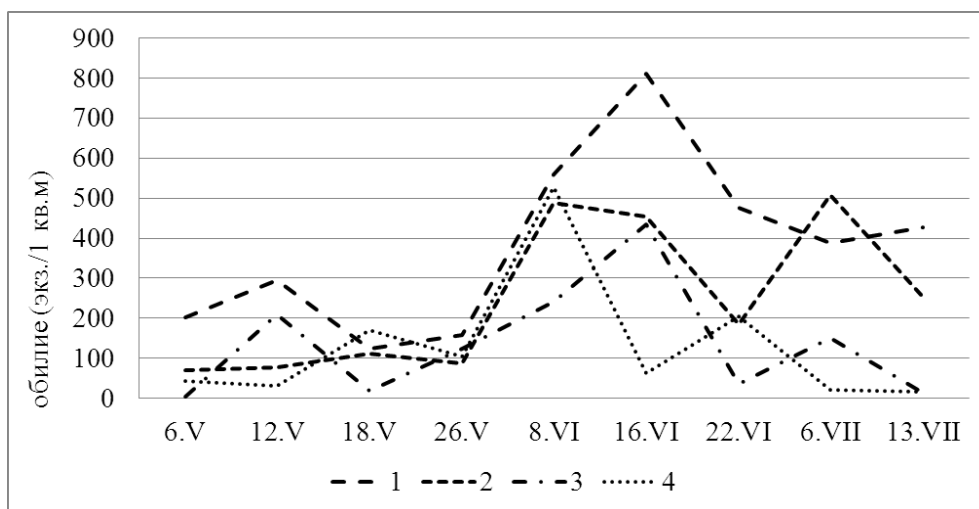


Рис. 16. Обилие водных беспозвоночных в мелких водоемах Ботсада ИБПК СО РАН (2010 г.)

С августа наблюдается так называемое «летнее охлаждение» озер, когда температура воды начинает постепенно понижаться, и если в начале августа этот показатель равен  $19^{\circ}\text{C}$ , то в конце месяца вода остужается до  $9^{\circ}\text{C}$ .

Сентябрь является самым холодным месяцем в температурном режиме водоемов за безледный период. С этого времени озера начинают замерзать, что совпадает с падением температуры воздуха ниже  $0^{\circ}\text{C}$ . Суточные температуры воды в исследованных водоемах по сравнению с атмосферными показателями оказываются на  $1^{\circ}$ – $3^{\circ}\text{C}$  выше. Так, в первой декаде сентября температура поверхности воды, по нашим измерениям, в среднем равнялась  $10,8^{\circ}\text{C}$ , во второй декаде  $6,7^{\circ}\text{C}$  и в третьей декаде  $5,8^{\circ}\text{C}$ .

Озера г. Якутск и его окрестностей, по происхождению котловины, преимущественно относятся к водно-эрозионным старичным. Такие озера представляют собой отчленившиеся от рек протоки, в настоящее время существующие в виде стоячих или полупроточных водоемов, разделенных сухими участками бывшего речного русла. Для них характерны заболоченные берега и илистое дно. Котловины озер имеют плоское дно и слабовыраженные склоны. Берега зарастают камышом, тростником южным и осокой. Большинство исследованных нами водоемов имеют небольшую площадь и малую глубину. Площади озер долины Туймаада в районе г. Якутска варьируют

от нескольких квадратных метров до нескольких квадратных километров, а глубина в среднем составляет 1,53 м (Копырина, 2014; наши данные).

Питание старичных озер смешанное – весной они подпитываются паводковыми и тальными водами, а в летне-осенний период дождями. В многоводные годы озера г. Якутска пополняются также водами водотоков Шестаковки, Хорогора, Мархинки и др. (Мярикянов, 1982). В засушливое лето самые мелкие водоемы (озерки, болота) сильно мелеют и заболачиваются, некоторые пересыхают, а зимой промерзают до дна. В частности, на смерзание льда с дном в мелких водоемах указывают Н.П. Босиков и В.А. Соколова (1974).

Ввиду того, что исследованные водоемы находятся в черте г. Якутска и в районе дачных участков, то все они в большей или меньшей степени используются населением для хозяйственно-бытовых нужд (Приложение II).

Нахождение под постоянным антропогенным воздействием негативно отражается на естественном равновесии между биотическими и абиотическими составляющими озерной экосистемы, что приводит к интенсивному заилению и обмелению озер, их зарастанию, «цветению» и ухудшению качества воды (Руфова, 2017).

В большинстве исследованных водоемов индекс сапробности по таксономическому составу гидробионтов варьирует от 2,5 до 3,5. Такие показатели по шкале сапробности Кольквитца-Марссона (Kolkwitz, Marsson, 1908, 1909) характеризуют их воды как  $\alpha$ -мезосапробные или 4-го класса качества, загрязненные воды. Согласно данной шкалы в  $\alpha$ -мезосапробной зоне присутствуют аминокислоты и амидокислоты, условия среды полуанаэробные, характер биохимических процессов восстановительно-окислительный, присутствует сероводород.

Значение индекса сапробности в оз. Тэмийэ составляет 1,5 и озере «Кыталык» 2,4, что по уровню органической загрязненности относит их воды к  $\beta$ -сапробным (3-й класс качества, умеренно-загрязненные воды). В водах такого класса содержатся соединения азота в форме солей аммония, нитритов и

нитратов. Кислорода обычно много, но возможны заморы у дна и ночью из-за прекращения фотосинтеза. Сероводород иногда присутствует в больших количествах. Характер биохимических процессов окислительный.

Наибольшая степень загрязнения выявлена в водоеме «Дачный» – индекс сапробности равный 3,7 указывает на полисапробные условия (5-й класс качества, или грязные воды с тяжелой степенью загрязнения). В водах с такой степенью загрязнения присутствуют разлагающиеся белки, условия среды анаэробные, характер биохимических процессов восстановительный, много сероводорода.

Близкие к нашим данным получены и при анализе качества воды относительно других водных обитателей. Например, известно, что в озерах долины Туймаада, уровень органической загрязненности по видовому составу зоопланктона, классифицирует их воды как умеренно-загрязненные и загрязненные (Собакина, Соколова, 2005). При характеристике вод по соотношению видов планктонной фауны того или иного типа трофности, большинство озер г. Якутска относится к мезотрофным и эвтрофным (Кириллов, Салова, 2017).

Вместе с тем, чувствительность к органическому загрязнению личинок стрекоз оказывается невысокой. Степень сапробности всех исследованных водоемов, основанный на индикации качества воды по составу стрекоз, взятых на уровне семейств, варьирует от 2,8 до 3, что относит их к  $\alpha$ -мезосапробным (4-й класс качества, загрязненные воды).

В настоящее время в г. Якутске и его окрестностях нами обнаружено 23 вида стрекоз из 5 семейств. В исследованных водоемах собраны личинки 19 видов (табл. 9). Таблица 9

## Видовой состав стрекоз водоемов г. Якутск

Вид	Название водоема									
	Тэмийэ	Ыгык-Кель	Ботсад	Сосновый Бор	Дачный	Кыталык	Сергелях-1	Сергелях-2	Сайсары	Зеленый луг
<i>Lestes sponsa</i>	–	+	+	+	–	–	+	+	+	+
<i>L. dryas</i>	+	–	+	–	+	+	+	+	+	–
<i>Sympetma paedisca</i>	+	–	+	–	+	–	+	+	+	+
<i>Erythromma najas</i>	+	+	–	–	–	–	+	–	+	–
<i>Enallagma cyathigerum</i>	+	+	–	–	–	–	+	–	–	–
<i>Coenagrion lunulatum</i>	+	+	+	+	–	+	+	+	+	+
<i>C. armatum</i>	+	+	+	+	–	+	+	+	+	+
<i>C. ecornutum</i>	–	–	–	–	–	+	–	–	–	–
<i>C. hylas</i>	+	–	+	+	–	+	–	–	–	+
<i>C. johanssoni</i>	+	–	–	–	–	+	–	–	–	–
<i>Aeshna juncea</i>	+	+	+	+	–	–	+	–	+	+
<i>A. serrata</i>	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Epitheca bimaculata</i>	+	+	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Cordulia aenea</i>	–	–	–	–	–	+	–	–	–	–
<i>Libellula quadrimaculata</i>	+	+	–	+	–	+	+	–	–	–
<i>Sympetrum danae</i>	–	+	+	+	+	+	–	+	–	+
<i>S. flaveolum</i>	+	–	+	+	+	–	–	+	–	–
<i>S. vulgatum</i>	+	–	+	+	+	–	–	+	–	–
<i>Leucorrhinia intermedia</i>	+	–	+	+	+	+	–	+	+	–
Всего видов:	14	10	11	10	6	10	9	8	8	7

Анализ сходства исследованных водоемов по видовому составу стрекоз выявил три кластерные группы с индексом общности Жаккара ( $J$ ) от 0,15 до 0,81 (рис. 17).

Наибольшая степень сходства по видовому составу личинок стрекоз выявлена между болотами и прочими мелкими стоячими водоемами с небольшой глубиной, расположенных на территории Ботсада и на 3-м км Сергеляхского шоссе ( $J = 0,81$ ). В июле в таких водоемах вода может прогреваться до 26°–28°С, подвержена цветению, часто загнивает и на самых мелких участках высыхает. Поверхность водного зеркала всегда зарастает макрофитами.

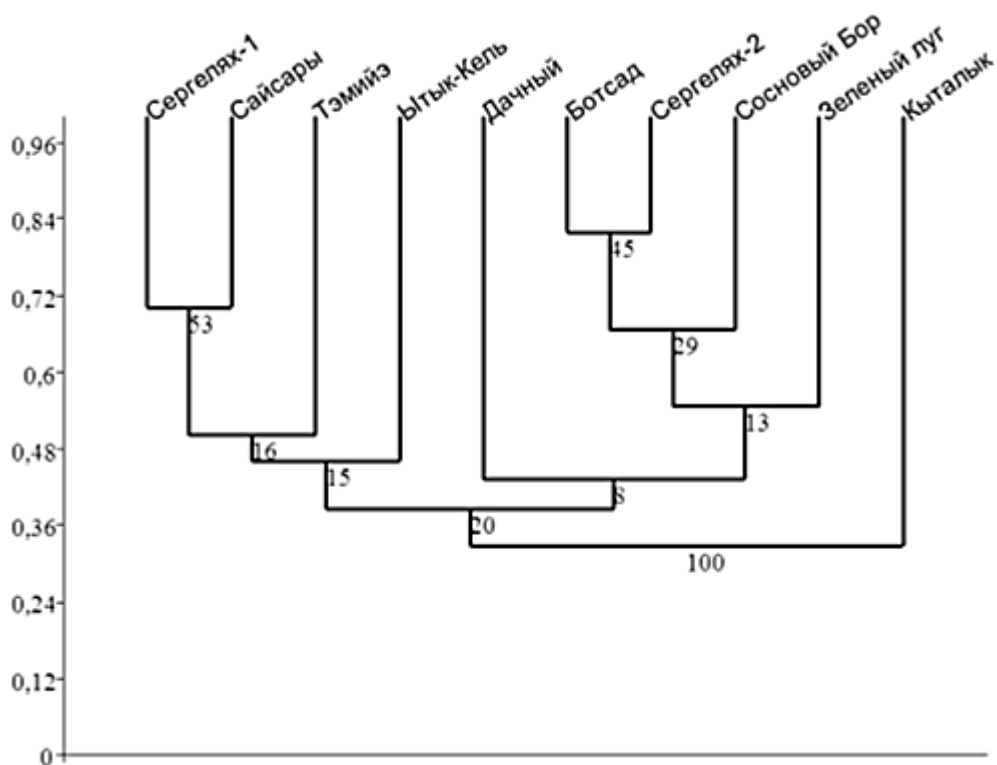


Рис. 17. Дендрограмма сходства водоемов окрестностей г. Якутска по видовому составу личинок стрекоз (индекс Жаккара).

Их населяют брюхоногие моллюски (Planorbidae, Physidae и Lymnaeidae), Oligohaetae, клопы (Corixidae, Veliidae, Gerridae), жуки (Hydrophilidae, Dytiscidae, Haliplidae, Staphilinidae, Curculionidae), двукрылые (Chaoboridae, Culicidae, Chironomidae, Tipulidae, Stratiomyidae), ручейники (преимущественно Limnephilidae). Из стрекоз встречаются Lestidae, Coenagrionidae, Aeshnidae, Libellulidae. По видовому составу стрекоз к ним близки озеро «Сосновый Бор» и пойменное озеро, расположенное на Зеленом лугу.

Вторая кластерная группа объединяет крупные старичные водоемы Сергелях, Сайсары, Ытык-Кель и термокарстовое озеро Тэмийэ. Такие озера отличаются многоводностью, значительную площадь их поверхности занимает зеркало воды, макрофиты произрастают относительно узкой полосой в прибрежной части. Вода мало подвержена загниванию и цветению в летний период. Среди них наиболее высокий индекс сходства по видовому составу стрекоз наблюдается между озерами Сергелях-1 и Сайсары ( $J=0,7$ ). Из

беспозвоночных встречаются пиявки (Erpobdellidae, Glossiphoniidae), брюхоногие моллюски (Lymnaeidae, Planorbidae), водяной паук-серебрянка (*Argyroneta aquatica*), бокоплав (Gammarus), ручейники, жуки (Dytiscidae, Hydrophilidae), Heteroptera, Diptera (Ceratophogonidae, Stratiomyidae, Culicidae, Chironomidae). Одонатокомплекс данной группы водоемов отличается встречаемостью личинок *Erythromma najas*, *Libellula quadrimaculata* и *Epitheca bimaculata*.

Наличие в составе одонатофауны личинок *Coenagrion ecornutum* выделяет полупроточное озеро «Кыталык» в отдельный кластер. Если первые две группы представляют собой относительно закрытые водоемы, то на озере «Кыталык» более или менее сохраняется проточность. Вода не подвержена цветению и загниванию, берега не заболачиваются. Такие условия оказались наиболее подходящими для развития личинок *Coenagrion ecornutum*, собранного только в данном водоеме.

Во всех исследованных водоемах встречались личинки двух видов стрекоз – *Coenagrion lunulatum* и *C. armatum*. Эти виды являются типичными лимнофилами и могут населять также облигатные и факультативные временные водоемы. Высокая пластичность в выборе водоемов отмечена у *Aeshna juncea*, встреченного практически во всех типах болот и озер, за исключением пересыхающих водоемов (лужи, канавы), небольших антропогенно-преобразованных водоемов и проточного озера. В мелких хорошо прогреваемых озерах и болотах доминировали личинки *Sympetrum flaveolum*. Как известно, они способны переносить промерзание и пересыхание водоема (Белышев, 1963, 1973). В средних и крупных озерах фоновыми оказались личинки *Coenagrion lunulatum*, *Libellula quadrimaculata*. Только в оз. Ытык-Кюель и оз. Тэмийэ были обнаружены личинки *Epitheca bimaculata*. В эту группу также относим личинок *Epitheca bimaculata*. Замечено, что для превращения в имаго личинки данного вида могут удаляться на значительное расстояние от водоема, часто преодолевая при этом различные препятствия в виде дорожной насыпи или крутого берега. К примеру, многочисленные

экзувии *Epitheca bimaculata* нами обнаруживались на стеблях злаков и осок в 10–25 м от оз. Ытык-Кюель в Ботсаду. В литературе указывались случаи удаления личинок от берега на 35–40 м (Бельшев, 1973). Возможно, это связано с тем, что окрыление корзиночницы двупятнистой происходит вслед за массовым выплодом *Libellula quadrimaculata*, чьи личинки, выбравшись для последнего метаморфоза на воздух, занимают весь пояс высоких прибрежных растений, представленных чаще всего тростником южным (*Phragmites australis*). Этот фактор, вероятно, вынуждает личинок *Epitheca bimaculata* удаляться от водоема в поисках участков, свободных от личинных шкурки *Libellula quadrimaculata*.

## 5.2. Имаго

### 5.2.1. Фенология лёта стрекоз в Центральной Якутии

Сезонная динамика лёта стрекоз рассматривалась отечественными одонатологами в некоторых регионах Сибири и Дальнего Востока, где преимущественно под влиянием климатических условий, формируются свои сезонные группы, и устанавливается характерная для них ритмичность в развитии.

К примеру, для Тункинской котловины было выделено 8 сезонных групп (Бельшев, 1974), Кузнецкой котловины – 5 (Дронзикова, 2000), Южного Приморья – 4 (Бельшев, 1974), на севере и юге Дальнего Востока соответственно 3 и 7 (Маликова, 1995; Маликова, 1999; Иванов, 2003). Между тем, особенности лётной активности этих насекомых в Якутии до наших исследований практически не изучались. До сих пор единственной работой, касающейся фенологии стрекоз региона, оставалась работа Б.Ф. Бельшева (1965, 1974), основанная на наблюдениях автора в 1963 г. в окрестностях Якутска (среднетаежная подзона) и Жиганска (северотаежная подзона). Так, вылет первых видов стрекоз в Якутске был отмечен им 12 июня, в Жиганске – 3 июля, что оказалось на 10 и 32 дней позже по сравнению со сроками вылета стрекоз в Тункинской котловине (Бельшев, 1974). Однако эти сведения

опирались на примере ограниченного числа видов и велись только в летний сезон, и реальные сроки начала и завершения лётной активности стрекоз, таким образом, не были установлены.

Резко континентальный климат Якутии обуславливает быструю смену погодных режимов при переходе от одного сезона к другому. В особенности резким изменениям подвержена температура воздуха (Витвицкий, 1965), которая является основным фактором, влияющим на сроки начала и окончания лётной активности стрекоз (Белышев, 1974; Белышев, Харитонов и др., 1989). Поскольку сезонная ритмика лёта является одним из адаптивных механизмов стрекоз к сезонным изменениям среды (Белышев, Харитонов и др., 1989), сроки развития и появления имаго могут меняться в разные годы в зависимости от погодных особенностей и температурных условий, что характерно в целом для всех насекомых (Добровольский, 1969).

По нашим наблюдениям, стрекозы летают в течение теплого периода года, который в Центральной Якутии длится с начала мая до конца сентября (Витвицкий, 1965). Среднесуточные температуры воздуха по нашим данным за теплый период 2008–2012 гг. варьировали от  $-3^{\circ}\text{C}$  до  $+27^{\circ}\text{C}$  (рис. 18).

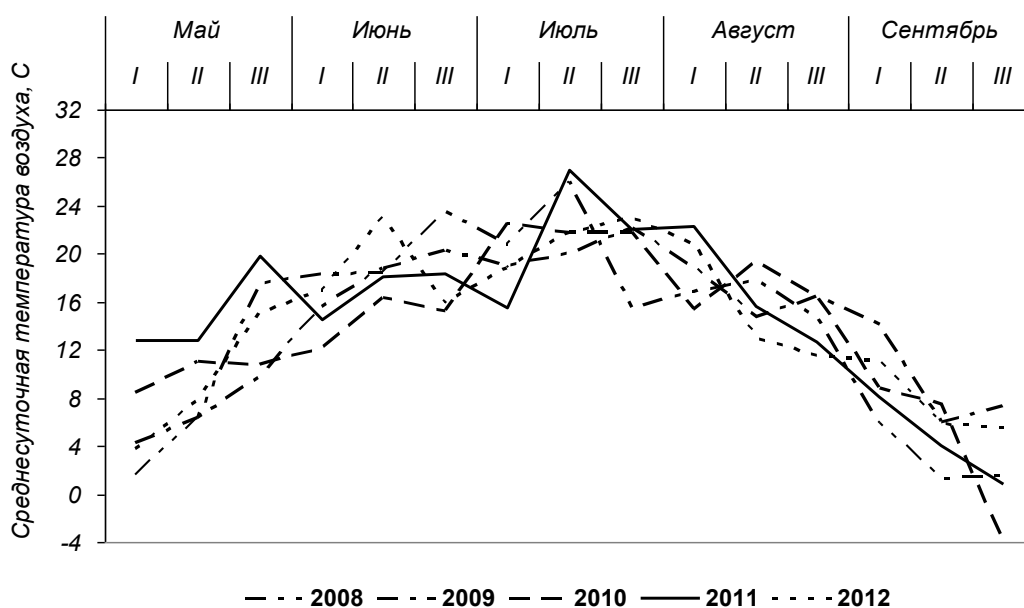


Рис. 18. Среднесуточная температура воздуха в г. Якутск

За этот период происходит смена весеннего, летнего и осеннего климатических сезонов, сроки наступления и особенности погодных условий которых выражены достаточно четко (Витвицкий, 1965; Гаврилова, 1973).

**Весна.** От марта к апрелю происходит резкое повышение температуры воздуха, апрель теплее марта в среднем на  $14,9^{\circ}\text{C}$ . Весна продолжается 1,5–2 месяца со второй декады апреля по май после перехода дневной (в 13 ч) температуры воздуха через  $0^{\circ}\text{C}$  и среднесуточной температуры через  $-10^{\circ}\text{C}$ . В весеннем сезоне также возможны возвраты отрицательных значений температур до  $-20^{\circ}\text{C}$ , вследствие вторжения холодных арктических масс (Гаврилова, 1973). В конце второй декады апреля – начале мая в окрестностях г. Якутск отмечается разрушение устойчивого снежного покрова, сроки которого находятся в пределах естественной изменчивости (Скачков, Саввинов, 2017). Во второй декаде мая осуществляется устойчивый переход среднесуточной температуры воздуха через  $5^{\circ}\text{C}$ , а в третьей декаде – через  $10^{\circ}\text{C}$  (Климат..., 1982). Последнюю неделю мая, когда появляются первые весенние виды, мы относим к поздней весне. Максимальные дневные температуры за годы наших исследований в этом подсезоне поднимались до  $22^{\circ}$ – $26^{\circ}\text{C}$ .

**Лето.** Наиболее продолжительный по времени теплый сезон, охватывающий период с июня по август. Летом полностью прекращаются заморозки, и устанавливается безморозный период со среднесуточными температурами выше  $10^{\circ}\text{C}$ . По литературным данным, среднесуточная многолетняя температура июля равна  $18,7^{\circ}\text{C}$ , а абсолютный максимум достигает  $38$ – $38,3^{\circ}\text{C}$  (Гаврилова, Попов, 1974; Климат..., 1982). Во время наших учетных работ среднесуточная температура воздуха в июле колебалась от  $15^{\circ}$  до  $27^{\circ}\text{C}$ , а максимальная достигала  $33,6^{\circ}\text{C}$  (17 июля 2014 г.). С августа число летающих видов стрекоз заметно сокращается – исчезают все поздневесенне-летние и большинство летних видов. В связи с такими особенностями лета стрекоз, август нами выделяется как позднее лето.

**Осень.** Осенний сезон приходится на самый конец августа – начало сентября, когда возобновляются заморозки со среднесуточными температурами

воздуха ниже 10°C, и заканчивается во второй декаде октября. Для стрекоз же, этот сезон оказывается несколько короче календарного, и в зависимости от погодных условий осени длится по-разному. В дождливую и холодную осень с низкими среднесуточными температурами воздуха и отрицательными значениями ночных температур, стрекозы исчезают уже в начале сентября. При более благоприятных условиях погоды лёт стрекоз наблюдается до начала третьей декады сентября. Среднесуточные температуры воздуха первой декады сентября в разные годы наших исследований составили от 6° до 10°C, второй декады 2°–8°C, и конца сезона 0°–7°C.

По результатам наших наблюдений за сроками появления и исчезновения в природе 26 видов стрекоз, из распространенных в Центральной Якутии 30 видов, выделяются 6 фенологических групп: зимующая, поздневесенне-летняя, поздневесенне-позднелетняя, летняя, летне-позднелетняя и летне-осенняя (табл. 10).

**1. Зимующая группа (1 вид).** Единственным представителем этой группы является зимующий в имагинальной фазе вид *Sympetra paedisca*. Его имаго активны практически весь теплый сезон и отмечались нами с начала мая до конца августа, хотя единичные особи летают до середины сентября. Самая поздняя встреча вида была отмечена нами 16 сентября 2016 г. в местности Сергелях в г. Якутске. Сроки появления перезимовавших особей весной значительно меняются в зависимости от погодных условий года. В 2011 и 2013 гг. при среднесуточных температурах воздуха 10°–12°C единичные стрекозы были замечены в первых числах мая. В 2022 г. лютки сибирские впервые за лётный период были замечены 18 мая на берегу небольшой старицы на Зеленом Луге. Весной 2008, 2009 и 2012 гг. наблюдался неблагоприятный для стрекоз температурный режим с низкими среднесуточными температурами от 2° до 8°C, и в эти годы их лёт начался практически одновременно с вылетом видов поздневесенне-летней и поздневесенне-позднелетней групп, т.е. в третьей декаде мая. *Sympetra paedisca* – единственный в Сибири вид, у которого в течение всего лётного периода наблюдается чередование поколений.



23 июля. Вероятно, развитие преимагинальных фаз этого вида протекает с конца мая—начала июня и до третьей декады июля—начала августа, т.е. от откладки яиц до вылета имаго проходит всего около 60 дней. Подобный непрерывный лёт, когда одно поколение вида сменяет другое практически без разрыва во времени, выявлен на Алтае (Костерин, 1987), Кузнецкой котловине (Дронзикова, 2000) и Туве (Костерин, Заика, 2011).

**2. Поздневесенне-летняя группа (3 вида).** Объединяет виды, летающие с третьей декады мая до конца июля. К ней относятся *Coenagrion armatum*, *C. lunulatum* и *Leucorrhinia intermedia*. Отметим, что при выведении метаморфоз личинок в имаго этих видов происходит несколько раньше сроков их вылета в природе. Например, 6 мая 2009 г. в полупроточном озере Кыталык при температуре воды 2°C были отловлены и посажены в садок личинки *Coenagrion armatum* и *C. lunulatum*. В условиях садка они превратились в имаго 14–15 мая, тогда у этого же водоема естественный вылет имаго наблюдался только 28 мая. В том же году, у *Leucorrhinia intermedia* выплод отмечался 21–23 мая, что также опередило появление его имаго в природе (29 мая). Поэтому согласно закономерности, сформулированной Б.Ф. Бельшевым (1974, с. 80): «...сроки появления видов в условиях аквариумной жизни личинок следует считать средними, а сроки появления в природе – специфичными для данного года, соответствующими особенностям весны», за начало вылета видов этой группы принимаем третью декаду мая. В этом же источнике автор отмечает, что сроки появления стрекоз согласуются с фазой зацветания черемухи. Подобное совпадение сроков начала лётной активности стрекоз с цветением черемухи наблюдалось и нами. Так, в 2010 и 2011 гг. черемуха зацвела 28 мая, в 2012 г. – 6 июня (Данилова, Коробкова и др., 2014), то в эти же годы имаго стрекоз регистрировались с 29 мая и 7 июня, соответственно.

**3. Поздневесенне-позднелетняя (1 вид).** К этой группе относится *Leucorrhinia orientalis*, имаго появляется в третьей декаде мая и летает до конца августа. Сроки появления имаго этой стрекозы в Центральной Якутии оказались ближе к сроку вылета, указанного Б.Ф. Бельшевым (1974) в

Приалтайских степях, и опережают таковые в Южном Прибайкалье на 7 дней, а в Приморье на 15 дней.

**4. Летняя группа (10 видов).** Включает виды, летающие со второй декады июня до конца июля (*Coenagrion hylas*, *C. glaciale*, *C. ecornutum*, *C. hastulatum*, *Epitheca bimaculata*) или начала августа (*Erythromma najas*, *Cordulia aenea*, *Somatochlora exuberata* и *Somatochlora graeseri*). В отличие от видов весенней фауны, вылет этих видов за годы исследований, несмотря на различные погодные условия начала летнего сезона, отмечается практически в одно и то же время, на что указывает и Б.Ф. Бельшев (1974). Например, массовый выплод личинок *Epitheca bimaculata* на берегу оз. Ытык-Кюель в Ботсаду наблюдался в 2010 г. – 16 июня, в 2011 г. – 13 июня, в 2014 г. – 17 июня и в 2016 г. – 15 июня. Близкие сроки окрыления отмечаются также у другого вида этой группы *Erythromma najas*, который ежегодно вылетает в середине июня. В эту группу предварительно включаем и *Coenagrion lanceolatum* – в наших сборах имаго этого вида регистрируются с июня по июль.

**5. Летне-позднелетняя группа (10 видов).** Одна из самых обширных по составу и разнообразию группа объединяет виды, которые появляются практически одновременно с представителями предыдущей группы, но в отличие от них продолжают летать до середины или конца августа, а некоторые виды захватывают и начало сентября. Первым из этой группы начинает вылетать *Libellula quadrimaculata*. Единичные имаго этого вида появляются с 6–9 июня, а массовый лёт наблюдается со второй декады июня. В это же время окрыляются другие представители данной фенологической группы – *Enallagma cyathigerum*, *Coenagrion johanssoni*, *Aeshna juncea*, *A. serrata*, *A. subarctica*. В последнюю декаду июня вылетают еще 4 вида – *Lestes dryas*, *L. sponsa*, *A. crenata* и *Sympetrum flaveolum*. По вновь полученным данным, скорректированы сроки вылета *Aeshna serrata* и *A. subarctica*. Так, ранее нами было указано, что окрыление этих видов происходит в третьей декаде июня (Сивцева, 2015). Между тем, в 2016 г. на территории Ботсада только что полинявшая в имаго

особь *A. serrata* была собрана нами 16 июня, а вылет имаго *A. subarctica* в окрестностях с. Хатырык Намского улуса наблюдался нами 19 июня. Следует отметить, что выявленные нами сроки начала лёта *Sympetrum flaveolum* существенно разнятся с указанной Б.Ф. Бельшевым (1965, 1974) датой выплода этого вида в окрестностях г. Якутск – 24 июля 1963 г. По нашим данным, этот вид начинает вылетать с конца июня – начала июля, что совпадает со сроками его вылета на европейском Северо-Востоке (Татаринов, Кулакова, 2009), приалтайских степях и долине р. Обь (Бельшев, 1974). Например, в 2008 г. массовый вылет вида отмечен нами 24 июня, в 2012 г. – 6 июля, 2014 г. – 3 июля и в 2018 г. – 30 июня. В середине июня с наступлением устойчиво жарких дней с дневными температурами воздуха выше 25°C, начинает вылетать и *Aeshna juncea*. На северной периферии Центральной Якутии вылет этого вида происходит несколько позже, чем в центральной части. Если в окрестностях Якутска окрыление наблюдалось 18 июня 2008 г., то в низовье р. Алдан того же года первые имаго начали появляться 24 июня.

Сроки завершения лёта у видов этой группы также разные. В середине августа исчезают 5 видов, 3 вида летают до конца августа, и два вида (*Aeshna serrata* и *Sympetrum flaveolum*) встречаются еще и в самом начале сентября. Точные сроки окончания лёта *A. subarctica* в Центральном районе Якутии нами пока не выявлены. Однако, принимая во внимание, что «... продолжительность активности имаго гипоаркто-бореальных видов в тайге и тундре менее изменчива...» (Татаринов, Кулакова, 2009: с. 196), а в низовье р. Лена (о. Эбе-Арыта 67° с.ш.) этот вид летает, по крайней мере, до 15 августа, мы включили этот вид в группу летне-позднелетних.

**6. Летне-осенняя группа (2 вида).** Состоит из двух видов, лёт которых отмечается с середины или конца июля, и при благоприятных погодных условиях осени продолжается до второй или начала третьей декад сентября. В эту группу входит *Sympetrum vulgatum* и *S. danae*, первый из них летает до середины сентября, а для второго крайней датой лёта является 23 сентября.

Недостаток материала не позволил установить сроки начала и окончания лёта редких для Центральной Якутии видов *Calopteryx japonica*, *Coenagrion lanceolatum*, *Nihonogomphus raptus* и *Aeshna caerulea*. В будущем, при получении новых данных, также не исключается вероятность перенесения некоторых видов из одной группы в другую.

Таким образом, при благоприятных погодных условиях, особенно весны и осени, общий период лёта стрекоз в Центральной Якутии охватывает временной отрезок от первой декады мая до начала третьей декады сентября (рис. 19).

В течение этого периода, в зависимости от доминирования тех или иных фенологических групп, складывается характерный для каждого сезона облик одонатофауны. Так, первые две декады мая фауна стрекоз представлена исключительно зимующим видом *Sympetra paedisca*. В третьей декаде мая к ним присоединяются виды весенней фауны, летающие до июля или августа.

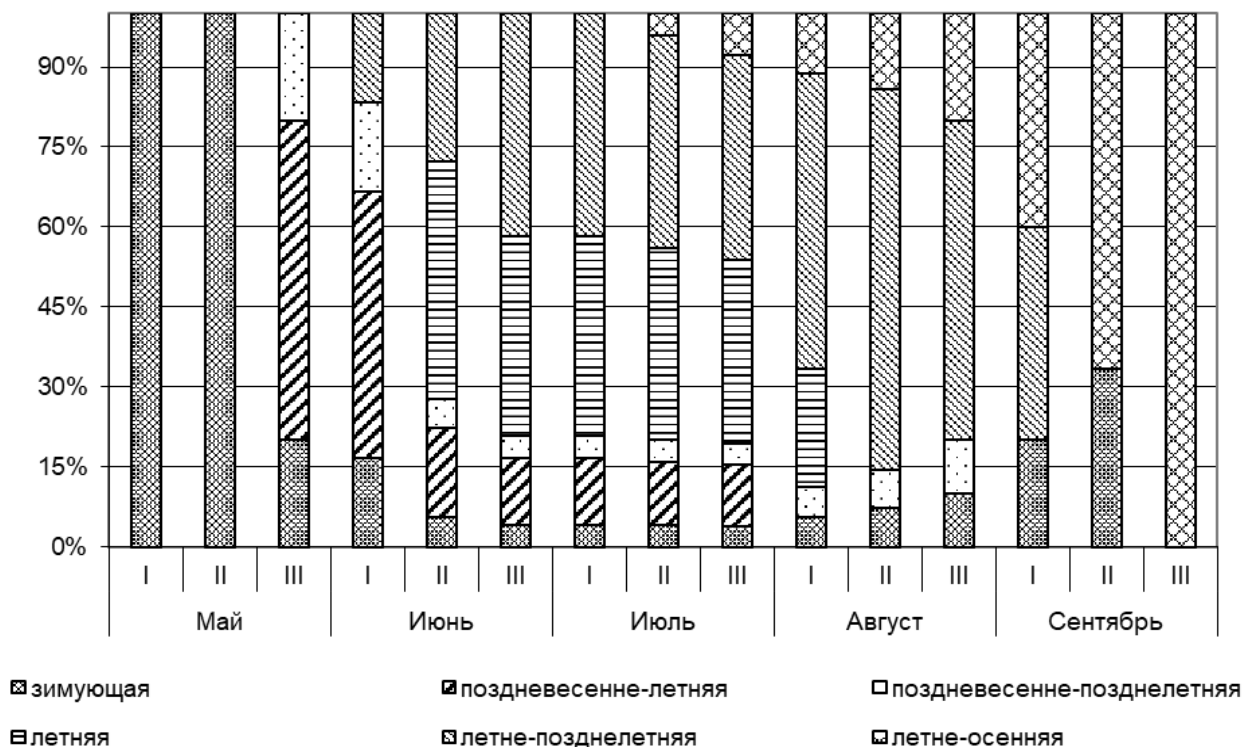


Рис. 19. Сезонная динамика числа летающих видов (график) и долей фенологических групп (гистограмма)

Такой фаунистический состав стрекоз не меняется до начала июня, когда вылетает первый представитель летней фауны *Libellula quadrimaculata*. Основу этого периода составляют поздневесенне-летние виды (60%). Затем, со второй декады июня до первой декады августа в фауне начинают доминировать летние и летне-позднелетние виды – до 73% видового состава. В августе наблюдается замещение летней фауны на позднелетнюю (52–69%), исчезают все поздневесенне-летние виды, а со второй декады и все летние виды. В конце теплого периода в третьей декаде августа число летне-позднелетних видов сокращается почти вдвое – продолжают летать всего 6 видов.

Следовательно, сезонный лёт стрекоз в Центральной Якутии проходит за сравнительно короткий период и продолжается в течение 7 декад – от третьей декады мая до третьей декады июля (рис. 20).

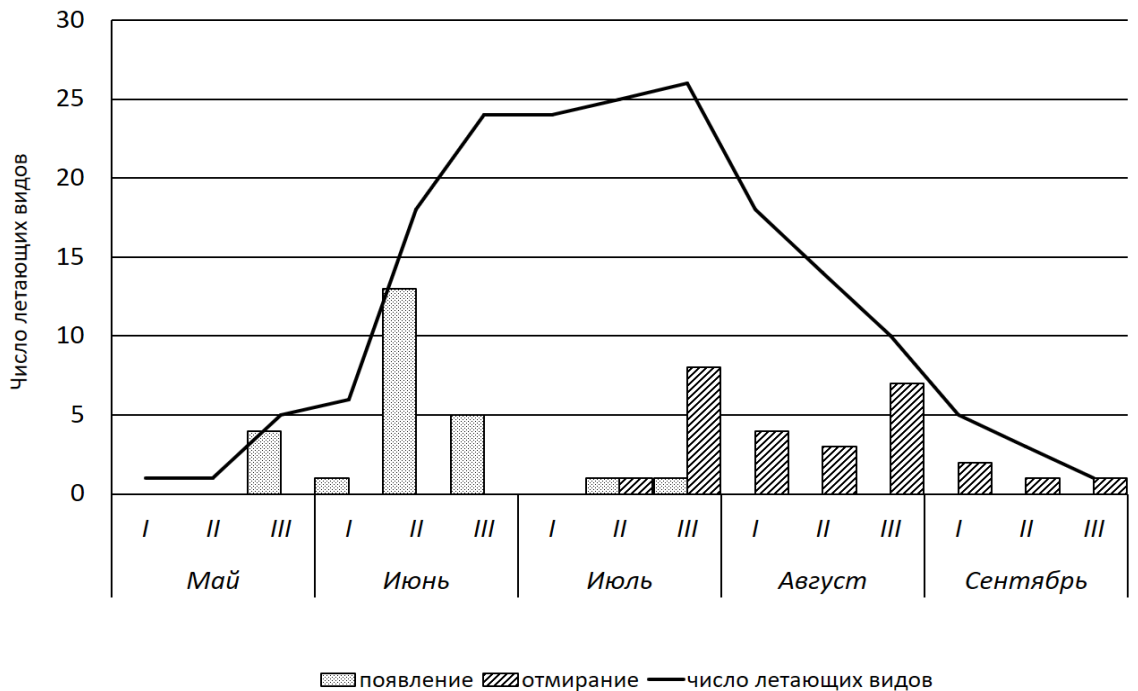


Рис. 20. Сезонная динамика появления (А) и отмирания (Б) видов стрекоз в Центральной Якутии

В третьей декаде мая вылетают 4 первых вида, которые отмечаются до конца июля или августа. Наиболее стремительное нарастание видового разнообразия наблюдается в июне, когда во второй декаде появляются 13 видов стрекоз и в конце месяца вылетают еще 5 видов. Затем, во второй и третьей

декадах июля появляется по одному летне-осеннему виду, а также вылетает новое поколение зимующего вида. Видовое разнообразие одонатофауны в этот период достигает своего максимума (одновременно летает 26 видов). На этом развитие фауны стрекоз завершается – в последующем новые виды уже не появляются, а продолжают летать только ранее встречаемые. Отмирание имаго стрекоз происходит в следующей последовательности. Первыми, в середине июля, исчезают перезимовавшие особи *Sympetma paedisca*. Затем, в третьей декаде июля из фауны выпадают 8 видов весенней и летней фаун. В дальнейшем наблюдается равномерное сокращение видового разнообразия – в первой и второй декадах августа исчезают по 4 вида, в третьей 6. Из оставшихся 4 видов, последним, в начале третьей декады сентября, прекращает лёт летне-осенний вид *Sympetrum danae*.

Таким образом, в Центральной Якутии установлены сроки начала и завершения лёта 26 видов стрекоз. Общая продолжительность активности лёта имаго на этой территории не превышает 5 месяцев, и существенно не отличается от такового в других частях континента вне зоны многолетней мерзлоты, лежащих на той же широте, например, северо-востока европейской территории России (Татаринов и Кулакова, 2009). Однако, при рассмотрении в долготном направлении фенологии лёта отдельно взятого вида, например, *Libellula quadrimaculata* прослеживается закономерность: «...с продвижением на восток сезон активности четырехпятнистой стрекозы отодвигается в сторону осени в результате смещения сроков появления имаго...» (Бельшев и др., 1989, с. 73). Так, вследствие более позднего вылета (в середине июня) и более раннего (в середине августа) прекращения лёта по сравнению с европейской частью, сезон его активности на исследованной территории укорачивается почти на 2 месяца.

Если же сравнивать полученные нами фенологические данные с севером Дальнего Востока (Маликова, 1995), то период общей лётной активности стрекоз здесь оказывается длиннее на месяц. Напротив, по сравнению с югом Сибири и Дальнего Востока (Бельшев и др., 1989; Дронзикова, 2000; Иванов,

2003; Маликова, 1995; Маликова, 1999) сезон лёта имаго в Южной Якутии оказывается короче на месяц. При этом такое сокращение происходит за счет более раннего исчезновения видов осенью, тогда как начало вылета видов отмечается практически в одно и то же время.

### **5.2.2. Сезонная динамика суточной активности (на примере Центральной Якутии)**

Одним из важных условий оценки роли стрекоз в трофических сетях биоценозов, выяснения адаптивных стратегий к местным условиям среды является изучение их суточной активности. Знание ритмов лёта важно также с практической стороны, например, в регуляции численности кровососущих насекомых (Харитонов, 1975; Борисов, 1985; Сухачева и др., 1988; Бельшев и др., 1989; Сухачева, 1989; Белевич, Юрченко, 2007), при разработке профилактических мероприятий против гельминтозов у птиц (Бельшев, 1967). Исследования в этом направлении на территории России проводились в лесостепи Восточного Приуралья (Харитонов, 1975), Южном Прибайкалье (Бельшев, 1967), юге Западной Сибири (Сухачева, 1989; Белевич, Юрченко, 2007), о. Кунашир (Заика, 1980), а также на юго-востоке Украины (Олигер, 1980) и юго-западе Таджикистана (Борисов, 1985, 2005, 2007).

В Якутии суточная активность лёта имаго стрекоз до наших исследований не изучалась. Между тем, климатические особенности летнего периода на исследованной территории – жаркое лето (до 35°–39°C), длинный световой день (21 июня – 19 ч 46 мин), большие перепады суточных температур, низкая влажность воздуха, обуславливают формирование своеобразного ритма активности. Как показано С.Н. Борисовым (2007), стрекозы в зависимости от конкретных сочетаний факторов среды, осуществляют жизненные функции в наиболее оптимальный период суток. Известно, что в таких контрастных условиях Центральной Якутии лёт других насекомых – слепней (Васюкова, 1972), чешуекрылых (Аммосов, 1988), кровососущих комаров (Потапова, 1986), мух-сирфид (Багачанова, 1988) отличается от такового в других регионах.

**Июнь.** В первой декаде месяца неблагоприятные погодные условия с низкой температурой воздуха ( $11,9^{\circ}$ – $19,8^{\circ}\text{C}$ ) и морозящим дождем (64–87%) в день учета 7 июня 2012 г. негативно повлияли на лётную активность стрекоз. Единственным видом, пролетевшим через контрольный участок в 16 ч, оказался *Coenagrion armatum*. В это время температура воздуха достигла максимального за день значения в  $19,8^{\circ}\text{C}$ , относительная влажность воздуха составила 68%, освещенность равнялась 15 тыс. лк, скорость ветра – 1–2 м/с. Начавшийся затем проливной дождь окончательно подавил лёт стрекоз (рис. 21).

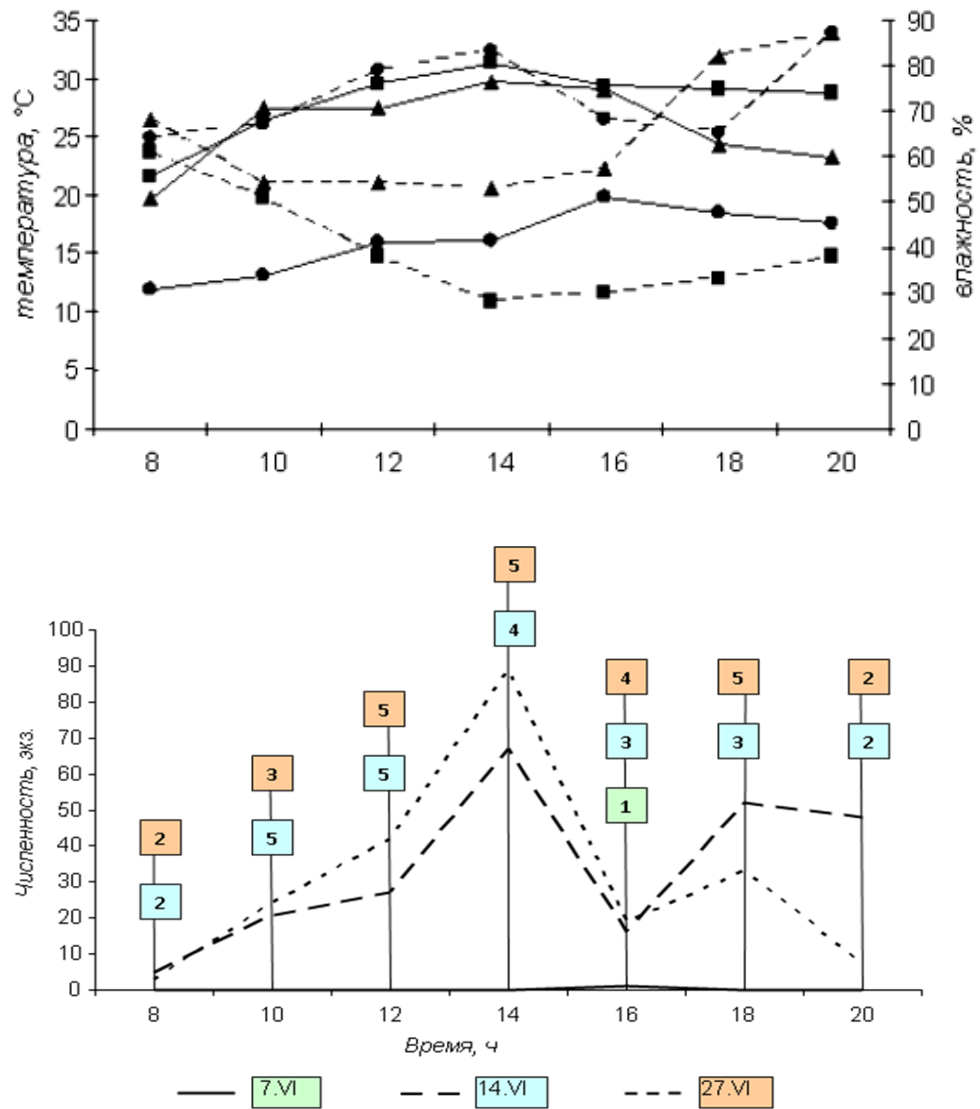


Рис. 21. Суточная динамика лётной активности стрекоз в июне (2012 г.) в зависимости от температуры (—) и влажности (---) воздуха. Даты учетов

обозначены как: 7.VI – ●, 14.VI – ■, 27.VI – ▲. Здесь и далее, в цветных квадратах указывается число активных видов по дням учета

В условиях ясной безветренной погоды (10 июня 2014 г.) первые единичные особи *Libellula quadrimaculata* и *Leucorrhinia intermedia* появились к 10 ч при температуре воздуха 21°C, влажности 63% и освещенности выше 20 тыс. лк.

Наибольшая активность стрекоз (87 экз./учет), в основном представленных *Coenagrion armatum* и *C. lunulatum* (87% от общего числа учтенных особей), наблюдалось в 15 ч при значениях температуры и влажности воздуха 26,3°C и 43%, соответственно. Вечерний пик лёта (53 экз./учет) отмечался в 18 ч 30 мин при температуре 25,1°C, влажности воздуха 41% и освещенности выше 20 тыс. лк. Прекращение активности произошло в 19 ч 45 мин при значениях 21°C, 49% и 6 тыс. лк, соответственно.

В учетах, проведенных во второй декаде июня (14 июня 2012 г.), утром в 8 ч вылетели всего два вида стрекоз – *C. armatum* и *Cordulia aenea*. Затем, с 10 ч численность стрекоз начинает интенсивно возрастать и к 12 ч при температуре 29,5°C, влажности 38%, освещенности выше 20 тыс. лк., скорости ветра 1,7 м/с достигает максимального за день значения – 67 экз./учет. В 2014 г. максимум активности для *L. quadrimaculata* на оз. Ытык-Кюель фиксировался нами примерно в это же время при близких погодных условиях – температуре 24,5°C, влажности 38%, освещенности выше 20 тыс. лк, скорости ветра 0–2 м/с. Резкое снижение активности лёта отмечено в 14 ч, когда температура воздуха достигла 31,3°C и влажность уменьшилась до 28%. Своего второго (вечернего) пика, значительно уступающего по интенсивности первому (утреннему), активность достигает к 18 ч. С этого времени лёт стрекоз постепенно снижается до полного прекращения, отмеченного около 20 ч 30 мин, когда летают 3 вида – *C. aenea*, *L. quadrimaculata* и *L. intermedia*.

В конце июня (27 июня 2012 г.) график суточной активности стрекоз также имеет два пика. Наибольшая активность отмечалась в 14 ч при

температуре воздуха 29,7°C, влажности 53%, освещенности выше 20 тыс. лк и скорости ветра 2,3 м/с. Доминировали *C. aenea* и *L. quadrimaculata*, изредка над самой поверхностью озера пролетали *C. armatum* и *C. ecornutum*. В 16 ч температура воздуха понизилась до 26,5°C, влажность повысилась до 57%, ветер усилился до 3–6 м/с, освещенность составила всего 7 тыс. лк. В такую погоду летали только *C. aenea* и *L. intermedia*. С началом дождя в 16 ч (25,5°C, 97%, 435 лк, безветрие) лёт всех видов прекратился. Второй пик активности наблюдался в 18 ч при температуре 24,3°C, влажности 82%, освещенности выше 20 тыс. лк и скорости ветра 1,7 м/с. При таких погодных условиях не проявляют лётную активность равнокрылые стрекозы. В это же время наблюдалось, как *Aeshna* целенаправленно охотились за *L. quadrimaculata*, тогда как наряду с ним в массе летали *C. aenea*. Такая избирательная охота отразилась в итоге на лёт стрекозы четырехпятнистой *L. quadrimaculata* – летающие стрекозы затаились среди прибрежной растительности и в конце 10-минутного учета уже не регистрировались. Отметим, что лёт *Aeshna* над проточным водоемом (озеро Кыталык) носил исключительно трофический характер, поскольку виды этого рода, являясь по своему биологическому габитусу обитателями преимущественно эвтрофных водоемов, в данном озере не размножаются. Общий спад активности отмечается после 18 ч, и примерно до 20 ч 30 мин над водоемом летают только *C. aenea* и *L. quadrimaculata*.

**Июль.** В начале июля (6 июля 2012 г.) в 8 ч при 17–17,3°C, относительной влажности 63–69%, освещенности около 19 тыс. лк и скорости ветра 2,3 м/с первым начинает летать *L. intermedia* (рис. 22).

При более высоких температурах воздуха (20°C) и безветрии, вылет стрекоз отмечается примерно на час раньше. Так, 4 июля 2018 г. около 7 ч утра на берегу протоки р. Лена (3,5 км ЮВ с. Хатырык) были замечены несколько особей *C. aenea* и *L. quadrimaculata*. Наибольшая активность стрекоз (26–47 экз./учет) приходится с 16 ч до 19 ч при 22°–27,6°C, влажности 21–59%, освещенности свыше 20 тыс. лк и ветре 0–1,2 м/с. В учетах, сделанных 6 июля, преобладали *L. intermedia* (42% от числа учтенных особей *C. ecornutum*, *A.*

*juncea*, *C. aenea*, *S. flaveolum*). 10 июля преобладающее большинство учтенных особей (95%) составили представители семейства Coenagrionidae – *Enallagma cyathigerum*, *Erythromma najas* и *C. ecornutum*.

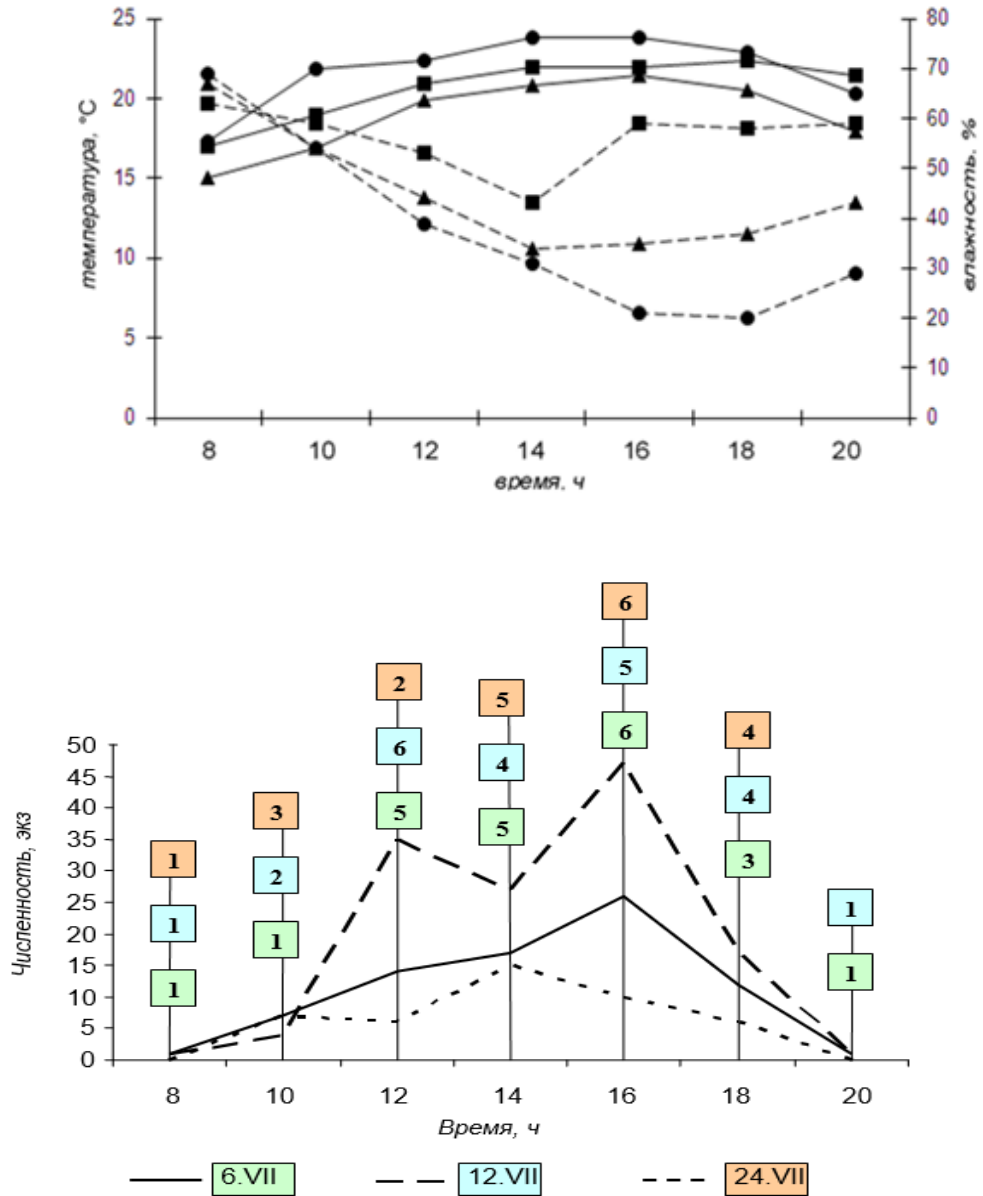


Рис. 22. Суточная динамика лётной активности стрекоз в июле (2012 г.) в зависимости от температуры (—) и влажности (---) воздуха. Даты учетов обозначены как: 6.VII – ●, 12.VII – ■, 24.VII – ▲

Равнокрылые стрекозы *Lestes* и *Coenagrion* сохраняли активность примерно до 20 ч вечера. Из разнокрылых стрекоз, кроме *Aeshna*, летающих и в сумерках, дольше всех летают *S. flaveolum* – прекращение его активности в

условиях безветренной погоды происходит около 20 ч 30 мин при 20,3°C, 29%, и сокращении уровня освещенности до 1930 лк.

Во второй декаде июля (12 июля 2012 г.), низкие утренние температуры воздуха 14°–15°C при повышенной влажности 70–75% и безветрии, оказались неблагоприятными для активности стрекоз. Начало лёта отмечалось в 10 ч. при температуре 15,3°–24°C, влажности 31–52%, освещенности выше 20 тыс. лк и ветре 0–2 м/с. Далее численность стрекоз постепенно возрастала и к 14 ч при 23°–30,9°C, влажности 51%, освещенности свыше 20 тыс. лк и скорости ветра 0–3 м/с достигла своего максимума (38 экз./учет). В это время также отмечалось наибольшее разнообразие стрекоз. Так, на оз. Кыталык регистрировались виды *L. dryas*, *L. sponsa*, *A. juncea*, *S. danae*, *S. vulgatum* и *S. flaveolum*, и на оз. Ытык-Кюель – *E. cyathigerum*, *C. lunulatum*, *L. dryas*, *L. sponsa*, *S. danae*, *S. flaveolum*. Вечерний подъем численности происходил в 18 ч (9–20 экз./учет). Прекращение лёта отмечено к 20 ч с падением уровня освещенности до 308 лк вследствие резкого повышения облачности. Максимум активности стрекоз (34 экз./учет) отмечен в 16 ч при 22°C, влажности 59%, освещенности 19870 лк. Вечерний спад численности происходил в 18 ч (4 экз./учет), и лёт завершился в 19 ч при 23,0°C, влажности 20% и резким падением уровня освещенности до 1 тыс. лк, вызванным повышением плотности облаков. Таким образом, наибольшая активность отмечалась с 12 ч до 16 ч, и в течение этого времени летало наибольшее число видов.

В третьей декаде июля пик активности сместился к 14 ч при температуре 20,8°C, освещенности выше 20 тыс. лк, влажности 34% и скорости ветра 2 м/с.

**Август.** В августе, по сравнению с предыдущими летними месяцами, заметно снизилась активность стрекоз у водоемов. Так, если максимальная численность стрекоз в июне составляла 363 экз./учет, июле – 108, то в августе это значение не превышало 37 экз./учет. Сокращение численности совпадало с сокращением видового разнообразия стрекоз, прежде всего исчезновением видов весенней и летней фауны, наиболее массово летающих в июне-июле.

В начале августа (8 августа 2013 г.) около 8 ч при температуре воздуха 16,5°C, влажности 73%, освещенности 9 тыс. лк и безветрии через учетную площадку пролетела лишь одна особь *Leucorrhinia intermedia* (рис. 23).

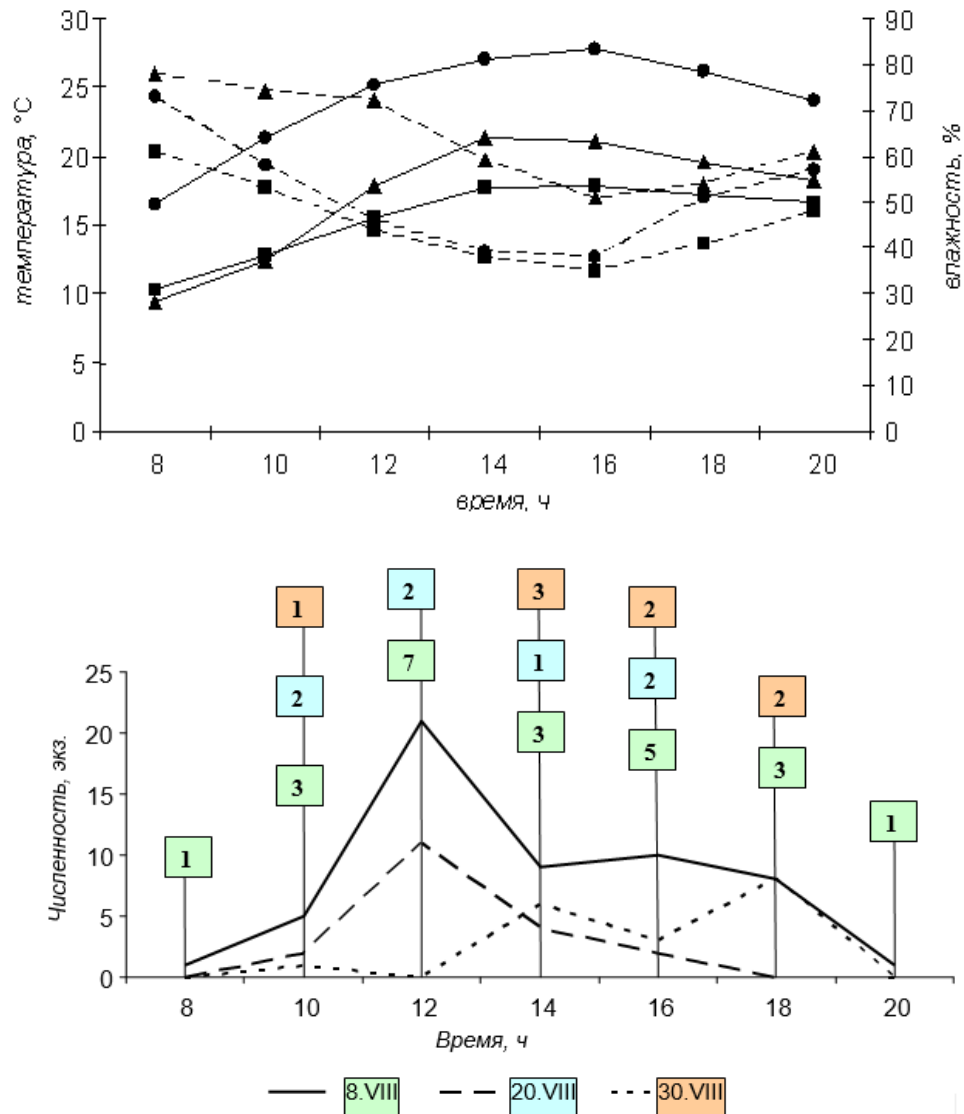


Рис. 23. Суточная динамика лётной активности стрекоз в августе (2013 г.) в зависимости от температуры (—) и влажности (---) воздуха. Даты учетов обозначены как: 8.VIII – ●, 20.VIII – ■, 30.VIII – ▲

С этого времени активность стрекоз возросла и к 12 ч при температуре 25,2°C, влажности 46%, освещенности свыше 20 тыс. лк и скорости ветра 0,5 м/с достигла максимального за день значения (21 экз./учет). При этом наибольшую активность проявляли *L. intermedia* и *S. flaveolum* – эти виды в сумме составляли 71% от числа учтенных стрекоз. Остальные виды – *L. sponsa*,

*A. juncea*, *S. danae*, *S. vulgatum* и *S. exuberata* отмечались единично. Затем к 14 ч уровень активности резко снизился (9 экз./учет), и в последующие часы уже не наблюдалось возрастания активности. В 20 ч при гигротермических показателях воздуха 24°C и 57%, освещенности около 5 тыс. лк зафиксирован лёт только у *S. flaveolum*.

Во второй декаде августа (20 августа 2013 г.) начало активности отмечалось с 10 ч утра при атмосферных показателях 12,8°C и 53%, освещенности выше 20 тыс. лк, скорости ветра до 5 м/с. Через учетную линию пролетели *A. juncea* и *L. intermedia*. Такое смещение начала вылета очевидно связано с неблагоприятными погодными условиями – низкой температурой воздуха (10,3°C), повышенной влажностью (61%), а также сильным ветром с прорывами до 7 м/с.

В конце месяца (30 августа 2013 г.) лёт стрекоз начался также в 10 ч при 12,4°C, 74% и безветрии. Первый пик активности сдвинулся к 14 ч при температуре 21,3°C, освещенности выше 20 тыс. лк, влажности 59% и скорости ветра 0–3 м/с. Отмечено, что в этом месяце решающее значение для проявления лётной активности стрекоз имела прямая солнечная радиация. Так, даже при такой довольно высокой температуре воздуха в 17,2°C, влажности 41% и невысокой скорости ветра 2 м/с, но повышенной облачности, стрекозы уже не летали.

В Центральной Якутии с началом сентября, как и на юго-востоке Восточно-Европейской равнины (Служко, 2004), прекращаются все виды репродуктивной активности стрекоз.

На открытых (луговых, опушечных, степных) станциях, где наблюдается преимущественно трофическая активность стрекоз, лёт в течение суток оказывается несколько продолжительнее (Бельшев и др., 1989). Например, если в летний фенологический сезон лётная активность стрекоз у водоемов прекращается примерно в 20 ч 30 мин, то вне водоемов они летают до 21 ч, за исключением коромысел, летающих до 23 ч. Отмечено, что в вечернее время стрекозы всё же избегают неосвещенных участков и летают преимущественно

на открытых освещенных солнцем участках – лугах, остепненных склонах и вершинах холмов, лесных опушках и т.д. Так называемый сумеречный лёт, когда сохраняется способность к лёту и некоторое время после захода солнца, характерен только видам семейства Aeshnidae. В июле, при условиях благоприятной погоды, *Aeshna* могут летать при освещенности 400–600 лк и перестают отмечаться примерно в 23 ч при значениях около 300 лк. Такие показатели уровня освещенности, при которых возможен лёт, существенно разнятся с данными, указанными для Anisoptera в лесостепи Восточного Приуралья, где лёт отмечался при минимальных значениях освещенности в 2,7 люкс (Харитонов, 1975). Для сравнения, на юго-западе Таджикистана в условиях пустынной зоны, *Selysiotthemis nigra* (Van der Linden, 1825) сохраняет активность некоторое время после захода солнца, и прекращает летать при снижении уровня освещенности до 200–250 лк (Борисов, 2005).

Отмечено, что сумеречные полеты коромысел являются исключительно фуражировочными и совпадают с массовым роением двукрылых насекомых – основных компонентов питания стрекоз (Белышев, 1963; Белышев и др., 1989; Борисов, 1985; Сухачева и др., 1988; Сухачева, 1989; Белевич, Юрченко, 2007). В частности, наибольший подъем численности кровососущих комаров в Центральной Якутии в июне-июле отмечается с 19–20 ч до 23–24 ч (Потапова, 1986), и по другим данным – с 20–21 ч до 2 ч ночи (Барашкова, Решетников, 2012). Вечерний подъем численности, связанный с охотничьей активностью, присущ и видам рода *Sympetrum*. Их наибольшая численность в вечернее время регистрируется между 19–20 ч обычно вдоль прирусловых и приопушечных зарослей ив и берез, где скапливаются кровососущие комары (Culicidae). В этом случае мы наблюдаем временное разделение кормовых участков у *Aeshna* и *Sympetrum*, способствующее снижению конкуренции и максимальному использованию пищевых ресурсов наподобие того, что отмечалось для *Libellula quadrimaculata* и *Sympetrum scoticum* в западносибирской лесостепи (Сухачева, 1989).

Таким образом, в криосемиаридных условиях Центральной Якутии при благоприятной погоде общая лётная активность стрекоз у водоемов в июне–июле длится примерно 12–13 часов, в августе 9–10 часов. При этом максимум активности большинства видов приходится на первую половину дня от 12 ч до 14 ч. Вечерний подъем численности, уступающий по интенсивности дневному отмечается около 18 ч. Вне водоемов, на открытых ландшафтах, лётная активность в июне-июле продолжается 14 часов, в августе 11–13 часов. Равнокрылые стрекозы летают примерно в течение 8–10 часов, некоторые разнокрылые 9–11 часов, наиболее длительный лёт отмечается у *Aeshna* и *Libellula quadrimaculata* – 13 часов (рис. 24).

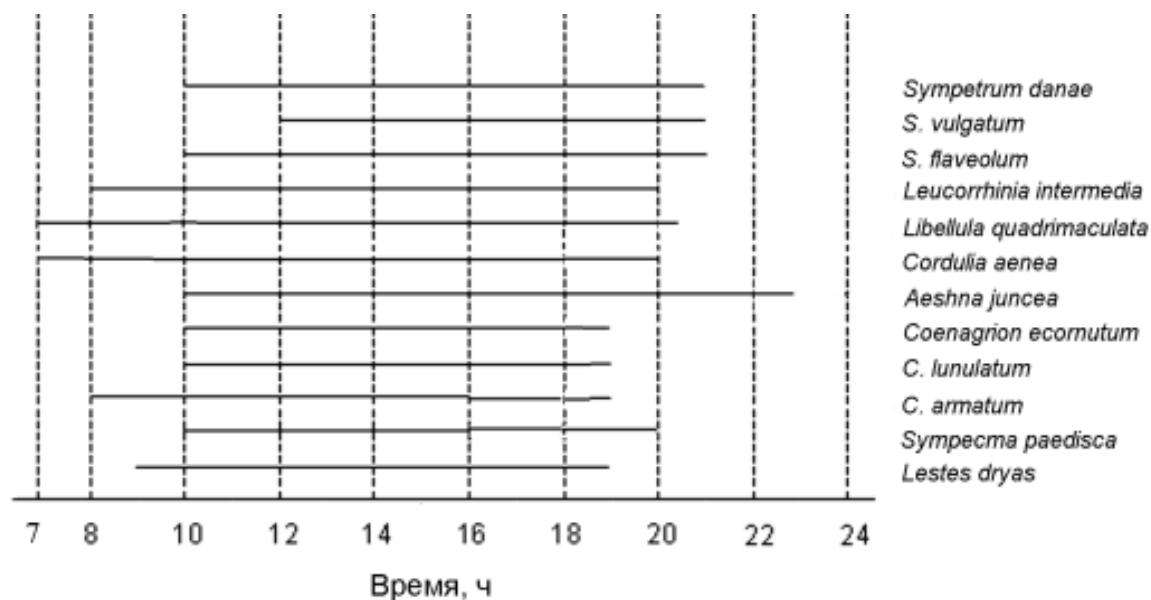


Рис. 24. Общая продолжительность суточного лёта некоторых видов стрекоз в Центральной Якутии в июне-июле

Пик трофической активности у равнокрылых наблюдается обычно в дневное время примерно от 12 ч до 16 ч, у *Sympetrum* сдвигается на вечернее время с 18 ч до 20 ч и у *Aeshna* такой пик приходится на 10–11 ч и 21–22 ч.

При сравнении с регионами России и ближайшего зарубежья, общая длительность суточной активности в районе исследования оказывается практически сопоставимой с таковой в Южном Прибайкалье (Белышев, 1967) и

на юго-востоке Украины (Олигер, 1980), длиннее на 2,5 ч чем в лесостепи Восточного Приуралья (Харитонов, 1975) и короче на 2 ч чем на юго-западе Таджикистана (Борисов, 2007), существенно длиннее (на 6–9 ч), чем в островной части Дальнего Востока (Заика, 1980).

### 5.2.3. Влияние погодных факторов на лёт

Для стрекоз, как и для всех пойкилотермных животных, одними из наиболее важных факторов внешней среды, влияющих на жизнедеятельность, являются температура и влажность воздуха (Добровольский, 1969). Оба фактора неотделимы друг от друга, и для каждого вида характерно оптимальное сочетание гигротермических значений, при которых возможна его активность. По отношению к ним все виды стрекоз подразделяют на две группы – ксерофильную и гигрофильную (Бельшев, Харитонов и др., 1989). Такое разделение принимается как условное, поскольку у многих видов репродуктивный лёт наблюдается обычно в самое теплое время суток, и трофический лёт, также дающий пики численности – в вечернее. В Центральной Якутии преобладают условно ксерофильные виды, у которых пик активности приходится на дневное время от 12 ч до 16 ч. К теплолюбивым видам относятся все виды равнокрылых стрекоз, и такие разнокрылые, как *E. bimaculata*, *C. aenea*, *L. quadrimaculata* и некоторые другие.

Например, выявлено, что стрекоза четырехпятнистая проявляет наибольшую лётную активность при 24°C и 37% (рис. 25).

Близкие сочетания температуры и относительной влажности характерны и другим видам, таким как *L. dryas*, *E. bimaculata* и *C. aenea*. Вместе с тем, как показывают наблюдения, повышение температуры от 30°C и понижение влажности воздуха до 30% существенно снижают лётную активность этих видов. К примеру, 14 июня 2012 г. в 14 ч температура воздуха поднялась до 31,3°C, влажность упала до 28%, и число летающих особей сократилось более чем в два раза по сравнению с тем значением, что было отмечено в 12 ч при 29°C и 38%.

Наиболее теплолюбивые виды сохраняют способность к лёту и при более высоких показателях температуры. Так, 17 июля 2014 г. в 12 ч *L. dryas*, *E. cyathigerum* и *S. flaveolum* летали при 33,6°C, самой высокой температуре, зарегистрированной в окрестностях г. Якутска во время учетных работ. Такое значение не является пределом для проявления лётной активности ксерофильных стрекоз, поскольку на юго-западе Якутии *L. sponsa*, *L. dryas*, *C. johanssoni*, *S. graeseri*, *S. danae* и *S. flaveolum* летают и при 35°C.

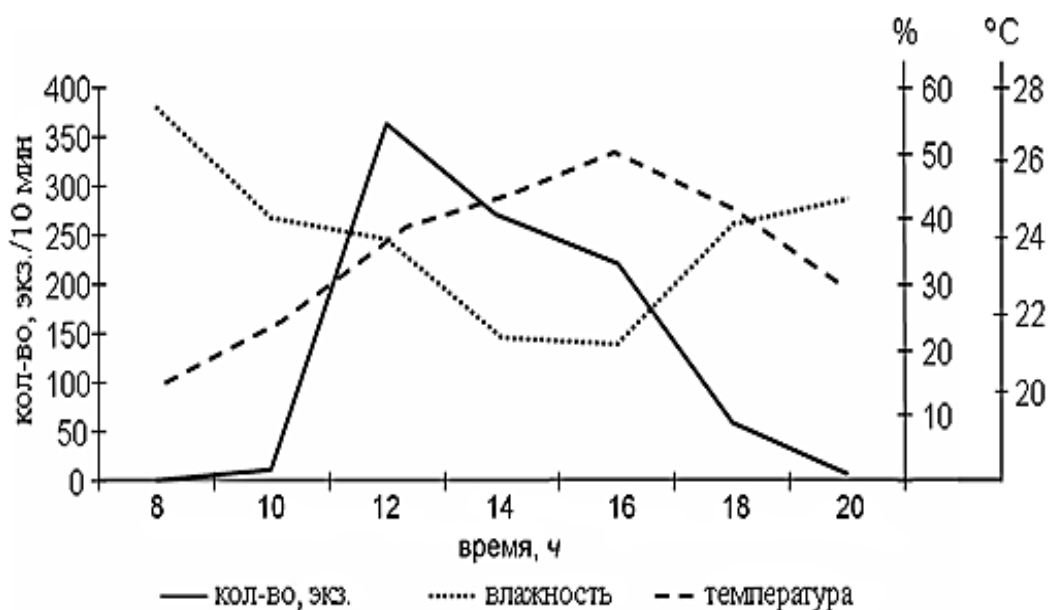


Рис. 25. Динамика лётной активности *Libellula quadrimaculata* в зависимости от гигротермических показателей воздуха. Ботсад, оз. Ытык-Кюель, 18 июня 2014 г.

Решающее значение в регуляции жизнедеятельности стрекоз при высоких температурах воздуха имеет относительная влажность воздуха. Некоторые ксерофильные виды (*L. dryas*, *S. paedisca*, *S. danae*, *S. flaveolum*, *S. vulgatum*) переносят самый низкий уровень влажности – 20%. У остальных видов оптимальный уровень влажности, необходимый для лётной активности, начинается от 30 %. Близкие гигротермические пороги лёта стрекоз отмечаются и в лесостепной зоне Восточного Приуралья (Харитонов, 1975). Виды родов *Leucorrhinia* и *Aeshna*, которых мы относим к условным гигрофилам, избегают высоких температур и низкой влажности воздуха. Но, в то же время, высокая

влажность воздуха при низкой температуре, особенно в утренние часы, оказывает угнетающее действие на их лётную активность. Например, если в 8 ч при температуре воздуха 17,3 °С, относительной влажности 69 % наблюдается лёт *L. intermedia*, то при 15 °С и 62 % он уже не летает. Подобная зависимость, когда «... влажность влияет на понижение активности значительно сильнее при низкой температуре» была замечена Б.Ф. Бельшевым (1967, с. 781) при изучении суточной активности стрекоз в Тункинской котловине.

В целом, в семиаридных климатических условиях Якутии многие виды проявляют высокую пластичность по отношению к гигротермическим показателям. К примеру, виды рода *Sympetrum*, несмотря на свою очевидную ксерофильность, активно летают и в утреннее, и в вечернее время, когда начинается массовое роение двукрылых насекомых, составляющих основу их питания. Такой же ритм лёта присущ гигрофильным видам, к каковым относятся коромысла. Наибольшая их активность отмечается обычно между 10–11 ч, и второй пик регистрируется между 21–22 ч. В обоих случаях, вечерний подъем их численности носит исключительно трофический характер, тогда как в наиболее теплое время суток наблюдаются больше другие виды активности, например, репродуктивная. Известно, что в Центральной Якутии для активности некоторых видов кровососущих комаров наиболее оптимальны метеоусловия при температуре 12,8–21,6 °С и относительной влажности воздуха 40–94 % (Потапова, 1992).

Еще одним необходимым условием погоды, при котором возможен лёт стрекоз, оказывается наличие солнечного света, что расходится с первоначальным выводом Б.Ф. Бельшева (1967, с. 781) о том, что на лёт «...не может оказывать резкого влияния наличие или отсутствие солнца». В ходе последующих исследований было выявлено решающее значение этого погодного фактора в регуляции лётной активности стрекоз. В особенности солнечное облучение наиболее сильно воздействует на начало лёта в северных широтах, пустынной зоне и горах Средней Азии (Харитонов, 1975; Бельшев, Харитонов и др., 1989; Борисов, 2007). Например, в условиях высокогорья

Памира виды *Ischnura pumilio* (Charpentier, 1825), *Sympetrum haritonovi* (Borisov, 1983), *Orthetrum brunneum* (Fonscolombe, 1837) перестают летать даже при незначительной облачности без понижения температуры воздуха (Белышев, Харитонов и др., 1989). Нами также замечено, что при одинаковых гигротермических значениях воздуха, но в условиях переменной облачности, лёт стрекоз *L. quadrimaculata* напрямую зависит от прямого солнечного освещения (рис. 26).

время учета	8 ч	10 ч	12 ч	14 ч	16 ч	18 ч	19 ч	20 ч
температура, °С	12	13,4	14,7	20,1	18,7	17	16,7	16
влажность, %	53	49	47-53	39	31	34	33	34

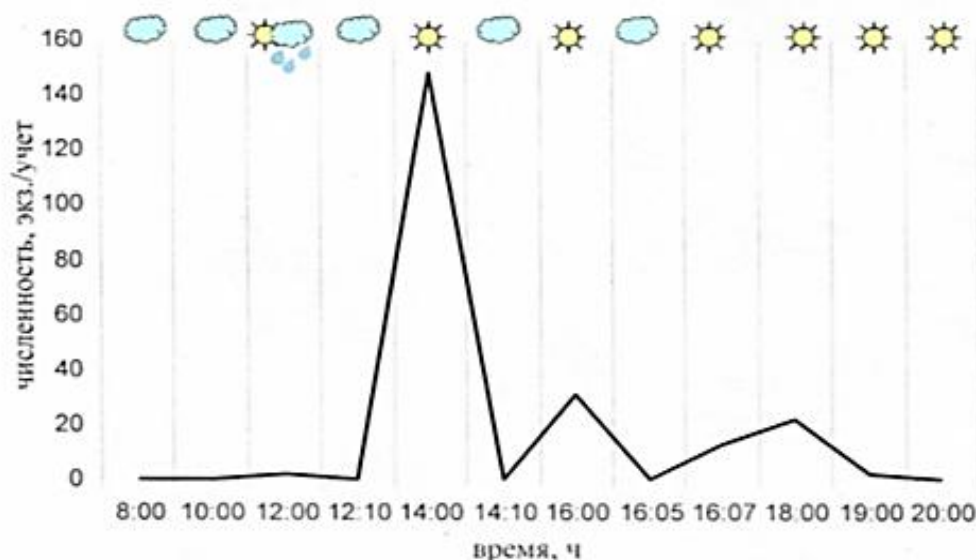


Рис. 26. Динамика лётной активности *Libellula quadrimaculata* в зависимости от солнечной освещенности.

К примеру, 25 июня 2014 г. в 14 ч при температуре 20,1 °С, влажности 39 %, ветре 3–5 м/с и наличии солнца активность стрекоз была наиболее высокой (148 экз./учет), но в конце 10-минутного учета, как только солнце скрылось за облаками, лёт практически прекратился. Следующая активизация лёта (31 экз./учет), отмечалась в 16 ч при 18,7 °С, 31 % и 6 м/с, и снова при наличии солнца, однако через 5 минут, как только солнце скрылось за облаками,

стрекозы тут же затаились. Подобная динамика лётной активности, когда число летающих особей то возрастало, то резко сокращалось, повторялась за день несколько раз в зависимости от наличия или отсутствия солнца. На данном примере вечерний спад численности при наличии солнца связан с понижением температуры и повышением влажности воздуха. Еще одним показателем очевидной гелиофильности вида свидетельствует то, что стрекоза четырехпятнистая при солнечной погоде может летать и в 16–18 °С, тогда как при более высокой температуре 23,5 °С, но повышенной облачности даже если и без дождя, их лёт приобретает спорадический характер.

Одним из главнейших погодных факторов, влияющих на активность стрекоз, наряду с температурой и влажностью воздуха, солнечной освещенностью, является скорость ветра. По нашим наблюдениям, скорости ветра до 2 м/с при благоприятных гигротермических значениях воздуха являются комфортными для всех видов стрекоз. Скорости ветра 2,5–3 м/с сильно угнетают, но не подавляют окончательно лётную активность преимущественно слабо летающих представителей *Zygoptera*, не способных сопротивляться сильному потоку воздуха. Для сравнения, в долине р. Тобол, препятствием для лёта равнокрылых стрекоз является скорость ветра 2,3 м/с (Харитонов, 1975). В учетах, наибольшая скорость, при которой нами была зафиксирована лётная активность у *Coenagrion*, равнялась 3,8 м/с и у *Lestes* – 4 м/с, что превышает указанное в литературе значение 3,2 м/с (Белышев, 1967). Усиление скорости ветра до 5 м/с является критическим для многих представителей *Anisoptera*, и вынуждает их укрыться среди растительности. Например, при такой силе ветра не летает *L. quadrimaculata* и сильно угнетается лёт *C. aenea*. Вместе с тем, ветер скоростью 5,3 м/с не является существенным препятствием для лёта *E. bimaculata* в условиях высокой температуры (31,5 °С) и низкой влажности (28 %) воздуха.

Как известно, большое значение при ветре имеют гигротермические условия воздуха – чем сильнее ветер, тем более высокая температура и низкая влажность нужны для проявления лётной активности (Харитонов, 1975).

Коромысла сохраняют способность к лёту, хотя и к кратковременному, и при более сильном ветре. Например, нами отмечен случай лётной активности *Aeshna* при скорости ветра 7 м/с, при этом гигротермические показатели воздуха составили 22 °С и 40 %. Для сравнения, верхний порог скорости ветра, при котором возможен лёт стрекоз в Тункинской котловине в Прибайкалье равен 6,4 м/с (Белышев, 1967), и в аридных условиях Таджикистана 8 м/с (Харитонов, Борисов, 1989; Борисов, 2005).

#### 5.2.4. Биологические группы по способам охоты

У имаго стрекоз приуроченность к наземным биотопам слабо выражена, и в этом отношении они являются типичными эврибионтами, не отдающими предпочтения какой-либо определенной станции, и встречаются везде, где имеются подходящие для размножения водоемы и имеется кормовая база. За счет массовости и широкого распространения, стрекозы относятся к одним из существенных звеньев в пищевых взаимоотношениях биоценозов и участвуют в поддержании видового равновесия в сообществах, используя в качестве пищи многочисленных представителей животного мира (Кетенчиев, Тихонова, 2011). Стрекозы – это хорошо летающие хищники со сложным охотничьим поведением и практически полным отсутствием пищевой специализации. В рацион их питания входят почти все насекомые, с которыми они могут справиться, включая слепней, оводов, мелких бабочек и стрекоз, ручейников и т.д. (Кетенчиев, Тихонова, 2011).

Как показывают наши наблюдения, при выборе биотопов, равнокрылые стрекозы (*Zygoptera*) придерживаются преимущественно околородных станций – злаково-разнотравных пойменных лугов, осоково-злаковых и травянисто-кустарниковых растительных сообществ, и, как обычно, не отлетают далеко от мест выплода. В поисках корма *Lestidae* и некоторые *Coenagrionidae* поднимаются на остепненные склоны холмов, встречаются на антропогенно-нарушенных станциях (отвалах, просеках, вдоль дорог и т.д.), однако при этом всегда оказывается, что недалеко от места встречи имеется какой-либо водоем.

Лётные способности разнокрылых стрекоз (Anisoptera) существенно выше благодаря особому способу передвижения в воздухе, так называемому «схлопывающему полёту», что обеспечивает им высокую скорость и маневренность (Гришаев, 2004).

В лесостепной зоне юга Сибири по способу охоты выделяют 3 основные группы (Заика и др., 1977), таежной зоне европейского северо-востока России – 4 (Татаринов, Кулакова, 2009). Среди стрекоз среднетаежной подзоны Якутии нами также выделяются на 4 охотничьи группы.

**1. Свободные охотники верхнего яруса.** К этой группе относятся представители семейства Aeshnidae. По одним данным, они охотятся на высоте от 2 до 10 м (Татаринов, Кулакова, 2009), по другим (Костерин, Заика, 2011) – особи *Aeshna crenata* совершают патрулирующие полёты на уровне 1–2 м над водой, а *A. serrata* – еще ниже. Все виды Aeshnidae контролируют индивидуальный охотничий участок или даже несколько участков, отгоняя других пищевых конкурентов, или иногда даже убивая их.

**2. Свободные охотники среднего яруса.** К таковым причислены виды семейства Corduliidae. Они охотятся преимущественно на небольшой высоте (0,5–2,5 м), и почти постоянно находятся в полёте, лишь изредка присаживаясь для отдыха на прибрежные и торчащие из воды растения. Для видов данной группы, так же как и для Aeshnidae, характерны патрулирующие облёты фуражировочных участков, часто пролегающих у берега озера или русла реки. В частности, на оз. «Кыталык» нами наблюдалось, как особи *C. aenea* защищают свои охотничьи и репродуктивные участки, отгоняя *L. quadrimaculata*. В вечерние часы (19–20 ч) *C. aenea* отлетают от водоемов и избирают в качестве жировочных участков удаленные от воды станции, например, кустарниковые сообщества на опушке леса, где наблюдаются скопления кровососущих насекомых.

**3. Подстерегающие охотники среднего яруса.** В данную группу включены виды семейства Libellulidae, и по вновь полученным данным, также и Gomphidae, чьи представители на северо-востоке Европейской части России

причислены к свободным охотникам среднего яруса (Татаринов, Кулакова, 2009). Между тем, нами подмечено, что поведение *Ophiogomphus obscurus* при охоте больше напоминает действия представителей Libellulidae, в особенности *L. quadrimaculata*. Тактика охоты подстерегающих охотников сводится к тому, что намеченное для жертвы насекомое они преследуют, слетая с кустарников, верхушек трав, цветков, торчащих из воды растений. На таких наблюдательных пунктах они проводят большую часть периода охоты, и туда же обычно возвращаются с пойманной добычей.

**4. Пасущиеся охотники нижнего яруса.** Такой тип охоты присущ слабо летающим равнокрылым стрекозам – семействам Calopterygidae, Lestidae, Coenagrionidae. Их представители преимущественно летают среди травостоя и кустаников на лугах, опушках леса, прибрежных стациях или над самой поверхностью воды у берега, охотясь на мелких насекомых.

Следует отметить, что если для представителей подотряда Anisoptera, в особенности у Aeshnidae и Corduliidae, ярко выражен охотничий территориализм (Заика и др., 1977), то для Zygoptera такое поведение не характерно. На отсутствие индивидуальных кормовых участков у равнокрылых стрекоз указывают также Х.А. Кетенчиев и А.В. Тихонова (2011).

### **5.3. Трофические связи трекоз**

Стрекозы, являясь амфибионтными хищными насекомыми, участвуют в обмене веществ между водными и наземными экосистемами и играют важную роль в функционировании биоценозов. Это хорошо летающие хищники со сложным охотничьим поведением и практически полным отсутствием пищевой специализации – они поддерживают трофические связи со многими группами членистоногих животных. Причем, относительно одних и тех же беспозвоночных, в одном случае стрекозы могут выступать в роли хищников, а в других случаях, оказываются в качестве жертвы. Для личинок стрекоз, как облигатным хищникам, кормом обычно служат обитающие в том же водоеме беспозвоночные, которых они могут схватить и одолеть – мелкие

ракообразные, личинки насекомых и прочие водные обитатели, включая головастиков ранних стадий развития и молодь рыб. Вместе с тем, у стрекоз имеется широкий круг врагов – они входят в состав питания пауков, других хищных насекомых, а также являются компонентами кормовой базы рыб, околоводных и насекомоядных птиц.

При анализе содержимого фекалий Г. Притчардом был установлен рацион личинок различных видов стрекоз, состоящий из личинок хирономид, равнокрылых стрекоз, мелких ракообразных и моллюсков (Бельшев и др., 1989: по Pritchard, 1964). Нами, для выявления рациона питания *C. lunulatum*, *C. armatum*, *A. juncea*, *L. orientalis* в садок подсаживались собранные вместе с ними другие обитатели водоема. Наблюдения показали, что личинки равнокрылых поедают малощетинковых червей (*Oligochaeta*), мелких ракообразных (*Daphniiformes*, *Isopoda*, *Copepoda*, *Cyclopoida*), личинок двукрылых (*Dixidae*, *Chaoboridae*, *Ceratopogonidae*, *Chironomidae*, *Culicidae*), а личинки коромысла еще и личинок ручейников (*Trichoptera*). Примечательно, что в условиях садка, личинки *Aeshnidae*, атакуя из засады личинок ручейников, применяют тактику охоты, схожую с таковой у взрослых стрекоз. Расположившись вниз головой на водных растениях, они поджидают приближения жертвы, и как только голова ручейника оказывается в зоне досягаемости, точным выбросом маски отсекают голову и съедают, постепенно вытаскивая тело из домика. В условиях эксперимента, при отсутствии другой добычи, личинки *Aeshna*, кроме того, поедали головастиков и молодь рыб.

По литературным данным, особенной прожорливостью отличаются личинки крупных стрекоз – коромысел и дозорщиков. Известно, что в обстановке, приближенной к условиям нерестилищ, личинка *Aeshna grandis* за сутки может уничтожить 12 мальков плотвы длиной тела 7–10 мм и 3–5 мальков длиной тела 15–25 мм (Бельшев и др., 1989). В схожих условиях личинки *L. sponsa*, *Enallagma cyathigerum*, *Ischnura elegans* поедают 9–10 мальков длиной 7–8 мм или 3 малька по 14–15 мм, *C. aenea* съедает 5 мальков длиной 10–20 мм, *S. vulgatum* – 8–10 мальков по 7–12 мм или 3–4 малька по 14–

15 мм. Однако при этом авторы допускают, что в природе личинки стрекоз уничтожают в 10 раз меньше молоди рыб, чем в лабораторных условиях. Значительный вред рыбному хозяйству может наносить личинка *Anax imperator*, которая способна потребить мальков карпа, в общей массе, значительно превосходящей собственный вес (Березина, 1947). Между тем, в естественных условиях личинки данного вида преимущественно питаются личинками поденок, равнокрылых стрекоз, хирономид и водных клопов рода *Plea* (Белышев и др., 1989: по Cloraes, 1977). Кроме мальков рыб, рацион личинок *Aeshna*, составляет икра рыб и пресноводных моллюсков.

Несмотря на широкий спектр питания и отсутствие выраженных пищевой избирательности, личинкам стрекоз вероятно свойственны некоторые предпочтения в выборе пищи. Например, в условиях садка личинки *A. juncea* даже после принудительного голодания не съедали пиявок и личинок *Stratiomyidae*, во всех случаях предпочитая им личинок *Chironomidae* и *Tipulidae*. По другим данным, пиявки все же поедаются личинками стрекоз (Белевич, 2005; Татаринов, Кулакова, 2009). Также оказались не привлекательны в качестве добычи, посаженные в садок личинки навозных мух (*Scathophagidae*). По литературным данным склонны к проявлению пищевых предпочтений личинки *C. aenea* – степень избирательности их по отношению к личинкам хирономид составляет 0,13 (46% состава рациона), к олигохетам – 0,11 или 11,8% (Белышев и др., 1989). На то, что личинкам стрекоз свойственна избирательность в питании указывает и О.Э. Белевич (2005), при этом такая избирательность зависит от их возраста, а также времени года. Например, в зимний и весенний период личинки *Aeshna cyanea* предпочитают личинок ручейников и стрекоз. Личинки начальных возрастов питаются мелкими ракообразными, а с каждой линькой увеличиваются и размеры жертвы от личинок водных беспозвоночных до мальков рыб и головастиков. Отмечено, что в процессе поедания, личинки стрекоз не съедают хитинизированные части тела жертв, например, у личинок *Sciomyzidae*,

Tipulidae не съедается конец брюшка со стигмальными лопастями, а у личинок ручейников – голова.

Имаго стрекоз, в отличие от практически всеядных личинок, преимущественно являются инсектофагами и питаются самыми разными насекомыми, преимущественно крылатыми – поденками, бабочками, ручейниками, двукрылыми и т.д. В мировой одонатофауне известен единственный узкопрофильный хищник, специализирующийся на других членистоногих – стрекоза-аранеофаг *Megaloprepus caeruleatus* (Coenagrionidae: Pseudostigmatinae) из Южной Америки, питающийся исключительно пауками-кругопрядами (Ingley et al., 2012).

Установлено, что двукрылые семейства Chironomidae входят в состав пищи *Lestes sponsa*, *L. dryas*, *Coenagrion lunulatum* (приведен как *C. vernale*) и *C. pulchellum*, а кровососущие комары (Culicidae) обнаружены в желудке *Sympetrum scoticum* (Белышев и др., 1989). Муравьями *Myrmica scabrinodis* Nyl. в период их роения и клопами-водомерками Gerridae могут питаться стрекозы рода *Aeshna* (Белевич, 2005).

В зависимости от обилия летающих насекомых, преимущественно двукрылых – основных источников питания стрекоз, некоторыми видами Anisoptera может избираться «коллективная» охота, когда роящихся насекомых со всех сторон одновременно атакуют несколько стрекоз, образующих подобие стаи. По нашим учетным данным, в стаю коромысел собираются от 3 до 12 особей, по литературным сведениям, в охотничью группу их сбивается до 20 (Татаринов, Кулакова, 2009). «Стайный» способ охоты неоднократно наблюдался нами у представителей *Aeshna* между 21–22 ч на вершине холма, куда они, очевидно, поднимаются вслед за роем кровососущих двукрылых (Culicidae), заносимых наверх потоками теплого восходящего воздуха. Кроме Aeshnidae, при массовом скоплении Culicidae и Simuliidae, особенно в вечерние часы (19–21 ч), на «стайную» охоту переходят также и Libellulidae. Например, к месту роения кровососов, могут слетаться свыше 30–40 особей *Sympetrum flaveolum*. Однако в подобных случаях, у стрекоз, вероятно, наблюдается просто

скопление особей без всякого согласованного взаимодействия, которое характерно, например, хищным рыбам при охоте на стаи мелких рыб (Радаков, 1965, 1967).

Среди стрекоз не редки проявления одонатофагии. Каннибализм характерен преимущественно разнокрылым стрекозам, тогда как среди равнокрылых стрекоз случаи поедания себе подобных не известны. Крупные стрекозы способны охотиться и на других не менее крупных стрекоз – особенно это характерно для представителей Gomphidae, некоторых видов дозорщиков (*Anax*) и стрекоз прямобрюхих (*Orthetrum*) (Онишко, Костерин, 2019). Нами неоднократно регистрировались факты межвидовой одонатофагии между представителями одного рода. Как показывают наши наблюдения, одни из самых крупных видов региональной одонатофауны *Aeshna crenata* и *A. serrata* могут выступать в роли «суперхищников», когда их жертвой становятся другие виды стрекоз, включая менее крупных *A. juncea* или *A. caerulea*. При этом они действуют примерно следующим образом: нападают сверху и сразу после поимки откусывают голову, лишая жертву возможности сопротивляться, а затем на лету поедают, начиная с груди. Обычно каннибализм у Anisoptera проявляется между самцами при защите индивидуальных охотничьих и репродуктивных участков. Между тем, возможны и случаи, когда самцами в качестве жертвы избирается самка других видов *Aeshna*. Так, 6 июля 2012 г. на берегу оз. «Кыталык», нами отмечен факт нападения самца *Aeshna crenata* на самку *A. juncea* (рис. 27).

Известны и другие примеры каннибализма стрекоз. Например, при анализе пищевого спектра *Aeshna serrata* и *Libellula quadrimaculata* серологическим методом было выявлено преобладание в их рационе *Coenagrion* и *Sympetrum* (Бельшев и др., 1989). Также, при изучении трофических связей имаго стрекоз Центрального Кавказа, отмечено как *Enallagma cyathigerum* становились добычей *Anax imperator* и *A. parthenope*. Авторы предполагают, что подобное хищничество «...является одной из форм сдерживания конкуренции за пищевые ресурсы в местах массового скопления

стрекоз, с преобладанием более крупных представителей отряда, а также при обострении борьбы за освоение мест охоты и укрытий от хищников при резком увеличении численности видов...» (Кетенчиев, Тихонова, 2011, с. 90).



Рис. 27. Пример межвидовой одонатофагии: самец *Aeshna crenata* поедает самку *A. juncea*

По нашим наблюдениям, на личиночной стадии развития стрекозы поедаются другими хищными насекомыми, обитающими в том же водоеме – водными клопами (Notonectidae) и жуками-плавунцами (Dytiscidae). Это отмечает и Б.Ф. Белышев (1973), наблюдавший, как в условиях аквариума личинки плавунцов справляются с личинками *Aeshna juncea*, а гладыши – с личинками равнокрылых стрекоз.

Известно, что рыбы изымают из водоемов в большом количестве яйца и личинок стрекоз. Кроме того, личинки стрекоз являются компонентом рациона водоплавающих и околоводных птиц, таких как кулики, крачки, цапли и т.д. (Попова, 1953).

Немало врагов и у взрослых стрекоз. Одними из самых опасных врагов имаго стрекоз являются ктыри (Asilidae, Diptera). Известно, что эти двукрылые питаются Coenagrionidae, но нападают и на более крупных *Calopteryx splendens*

(Бельшев, 1973). Также значительное участие стрекоз в питании ктырей *Clephydrolleura brevipennis* выявлено при изучении ктырей Индии (Joseph, 1998).

Питаются стрекозами и различные пауки – Thomisidae, Tetragnathidae, Araneidae. Так, в паутинах пауков-кругопрядов (Araneidae) чаще всего погибают равнокрылые стрекозы (Lestidae, Coenagrionidae) и разнокрылые, преимущественно мелкие Libellulidae *Sympetrum* и *Leucorrhinia*. Нами неоднократно отмечались случаи нападений на люток и стрелок пауков-бокоходов *Misumena vatia* (Thomisidae), подстерегавших своих жертв на цветках.

Врагами стрекоз могут также оказаться муравьи, строящие свои гнезда по берегам водоемов и оказавшиеся вблизи мест выхода имаго из личинки. Например, на берегу оз. Усун-Эбе (окр. с. Тулагино), наблюдалось нападение муравьев на только что вышедшую из личиночной шкурки особь *A. juncea*, которая после умерщвления была утащена к муравейнику.

Одними из активных потребителей насекомых, в том числе и стрекоз, являются водоплавающие и околоводные птицы, которые уничтожают в массе личинок и имаго стрекоз. В частности, в питании озерной чайки имаго стрекоз могут занимать 21% пищевого рациона, малой чайки – 23,7%, черной крачки – 42,4%, светлокрылой крачки – 56,3% (Бородулина, 1951).

Питаются имаго стрекоз и трясогузковые (Motacillidae). Так, по нашим данным, в пищевых комках птенцов степного конька *Anthus richardi* (Vieillot, 1818), выделенных при помощи шейных лигатур, встречаемость стрекоз, *Sympetrum flaveolum*, составила 35,7%. При этом, у трех птенцов пищевые комки состояли исключительно из стрекоз, у одного птенца стрекозы занимали 88,05% массы комка, у другого – 55,30%.

В питание птенцов степного конька отмечены и крупные Aeshnidae. Например, нами наблюдалось, как двухнедельный птенец весом 17 гр, заглатывает живьем самку *Aeshna* (рис. 28).

Известно, что среди других видов стрекоз, Aeshnidae занимают основное место в рационе питания другого представителя семейства Motacillidae – белой трясогузки (*Motacilla alba* L.) (Белышев, 1973).

Стрекозы обнаружены также в пищевых комках птенцов лугового чекана (*Saxicola rubetra* L.) – встречаемость их составила 63,6%, а по весу стрекозы занимали 24,9–98% массы пищевого комка, состоящего, главным образом, из насекомых.



Рис. 28. Птенец степного конька (*Anthus richardi*) во время кормежки.

Якутск, радиополе. Фото О.Н. Протопоповой

По литературным данным, в долине Средней Лены дубровник *Emberiza aureola*, овсянки седоголовая *E. spodocephala* и желтобровая *E. chrysophrus*, гнездящиеся в пойменных разнотравных лугах и ивняках, вскармливают своих птенцов преимущественно насекомыми (89,9 до 98,9%% общего состава корма), из них на имаго стрекоз, большей частью Libellulidae, приходится от 0,8 до 4,8% (Ларионов, Гермогенов, 2019).

## ВЫВОДЫ

1. В фауне стрекоз Якутии насчитывается 37 видов, относящихся к 2 подотрядам, 7 семействам и 15 родам. Впервые приводятся 6 видов, из них в качестве локального подвида описан *Calopteryx splendens njuja*. Расширены границы распространения на север и северо-восток Азии для 7 видов.

2. Относительно долготной составляющей в фауне Якутии доминируют восточнопалеарктические виды, а по характеру широтно-высотного распределения преобладают температурные виды. Наименьшим числом представлены виды с ареалами, в разной степени охватывающими западную и центральную части Палеарктики. Ядро фауны составляют широкораспространенные температурные виды с восточнопалеарктическим и трансевразийским ареалами.

3. Неравномерность распределения видов в Якутии обусловлена различием природно-климатических факторов условий обитания. Наибольшим разнообразием отличается фауна среднетаежной подзоны. Обеднение фауны равнинных северо-таежных и горных северо-, и среднетаежных областей происходит вследствие сокращения количества температурных видов и видов, экологически приуроченных к проточным водоемам. Оригинальность фауны Юго-Западной Якутии определяется присутствием западно-центральнопалеарктического *Calopteryx splendens* и евро-байкальских *Aeshna grandis* и *Leucorrhinia albifrons*.

4. Основная биогеографическая граница, отделяющая северную горно-таежную фауну Якутии от равнинных северо- и среднетаежных фаун, проходит по западным отрогам Верхоянского хребта. На юге, значимым рубежом между фауной Якутии с одной стороны, и Забайкалья и Амурской области с другой, выступает Становой хребет.

5. В Якутии в водоемах с учетом их проточности выделяются три основные экологические группы видов: лимнофилы, эврибионты и реофилы, из них более половины изученных видов (53%) экологически приурочены к стоячим водоемам.

6. В Центральной Якутии выявлено 6 фенологических групп стрекоз: зимующая, поздневесенне-летняя, поздневесенне-позднелетняя, летняя, летне-позднелетняя и летне-осенняя. Общая продолжительность лёта имаго не превышает 5 месяцев, и существенно не отличается от таковой в других частях континента, расположенных на той же широте вне зоны многолетней мерзлоты.

7. Наиболее оптимальными условиями для лётной активности являются температура воздуха ( $t$ ) 20–29°C и относительная влажность ( $\phi$ ) 35–65%. Снижение активности отмечается при  $t \geq 30^\circ\text{C}$  и  $\phi \leq 30\%$ . Скорость ветра 0–2 м/с является комфортной для всех видов стрекоз, при ветре 2,5–3 м/с сильно угнетается лётная активность *Zygoptera*, а для большинства *Anisoptera* критическим является усиление ветра выше 5–7 м/с.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абрекова, Л. К. Таксономический состав и зоогеографическая характеристика стрекоз семейства Libellulidae Кавказских минеральных вод (КМВ) / Л. К. Абрекова, Х. А. Кетенчиев // Ветеринарная медицина, 2008. – № 1 (24). – С. 20–22.

Аладин, Н. В. Биология солоноватых и гипергалинных вод / под ред. Н. В. Аладин, В. В. Хлебович. – Сб. научных статей. – Л. : ЗИН АН СССР, 1989. – 147 с.

Алексеев, М. Н. Антропоген Восточной Азии: монография / М. Н. Алексеев. – М. : Наука, 1978. – 208 с.

Аммосов, Ю. Н. О суточной активности имаго чешуекрылых в Центральной Якутии / Ю. Н. Аммосов ; отв. ред. Ю. В. Ревин // Насекомые лугово-таежных биоценозов Якутии : сб. научных трудов. – Якутск : ЯФ СО АН СССР, 1988. – С. 43–57.

Анисимова, Н. П. Изменение химического состава озерного льда во времени / Н. П. Анисимова, Л. Г. Роговская // Озера криолитозоны Сибири. – Новосибирск : Наука, 1974. – С. 128–137.

Арефина, Т. И. Фауна водных беспозвоночных бассейна р. Тауй (Магаданская область) / Т. И. Арефина, П. Ю. Иванов, С. Л. Кочарина [и др.] // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леонидова. – Владивосток : Дальнаука, 2003. – Вып. 2. – С. 45–60.

Арэ, Ф. Э. Тепловой режим мелких озер таежной зоны Восточной Сибири (на примере Центральной Якутии) / Ф. Э. Арэ. – Новосибирск : Наука, 1974. – С. 98–116.

Атлас сельского хозяйства Якутской АССР. – М. : ГУГК, 1989. – 115 с.

Багачанова, А. К. Суточная активность имаго мух-журчалок (Diptera, Syrphidae) Якутии / А. К. Багачанова // Насекомые лугово-таежных биоценозов Якутии : сборник научных трудов. – Якутск : ЯФ СО АН СССР, 1988. – С. 93–100.

Багачанова, А. К. Фауна и экология мух-журчалок (Diptera, Syrphidae) Якутии : монография / А. К. Багачанова. – Якутск: ЯНЦ СО АН СССР, 1990. – 164 с.

Барашкова, А. И. Экология кровососущих комаров (Diptera, Culicidae) центральной таёжной зоны Якутии / А. И. Барашкова, А.Д. Решетникова // Известия Самарского научного центра РАН, 2012. – Т. 14, № 5. – С. 143–144.

Бартнев, А. Н. Libellilidae / А. Н. Бартнев // Фауна России и сопредельных стран. Насекомые ложносетчатокрылые (Insecta Pseudoneuroptera). – Петроград, 1915. – Том. I., вып. 1. – С. 75, 281.

Бартнев, А. Н. К фауне стрекоз окрестностей г. Якутска / А. Н. Бартнев // Материалы по фауне стрекоз Сибири. – Русск. Энтомолог. Обозр. XVII. 1917. – С. 129-134.

Бартнев, А. Н. Материалы по стрекозам палеарктической Азии из коллекций Зоологического Музея Императорской Академии Наук, 1 / А. Н. Бартнев // Ежегод. Зоол. Музея АН, 1911. – Т. 16. – С. 409–448.

Бартнев, А. Н. Материалы по стрекозам палеарктической Азии из коллекций Зоологического Музея Императорской Академии Наук, 2 / А. Н. Бартнев // Ежегод. Зоол. Музея АН. – 1912. – Т. 17. – С. 292–293.

Безматерных, Д. М. Оценка экологического состояния водоемов разной степени минерализации по структурным характеристикам зообентоса (на примере озер юга Западной Сибири) // Фундаментальные проблемы изучения и использования воды и водных ресурсов: материалы научной конференции. – Иркутск : Изд-во Института географии СО РАН, 2005. – 456 с.

Белевич, О. Э. Суточная ритмика активности питания *Aeshna mixta* Latreille, 1805 (Odonata, Aeshnidae) на юге Западной Сибири / О. Э. Белевич, Ю. А. Юрченко // Евразийский энтомолог. журнал, 2007. – 6(1). – С. 25-28.

Белышев Б. Ф. География стрекоз (Odonata) бореального фаунистического царства : монография / Б. Ф. Белышев, А. Ю. Харитонов. – Новосибирск : Наука, 1981. – 280 с.

Белышев Б. Ф. Определитель стрекоз Сибири по имагинальным и личиночным фазам / Б. Ф. Белышев. – М.; Л. : Изд-во АН СССР, 1963. – 114 с.

Белышев, Б. Ф. Заполярная одонатофауна (Insecta, Odonata) Северного полушария и вероятные пути ее формирования / Б. Ф. Белышев, А. Ю. Харитонов // Известия Сиб. отд. АН СССР. – Серия биол. наук. – Вып. 3. – №15. – Новосибирск, 1980. – С. 35–38.

Белышев, Б. Ф. К познанию одонатологической фауны северо-востока Сибири / Б. Ф. Белышев // Биологический сборник, 1960. – С. 222–226.

Белышев, Б. Ф. Некоторые вопросы условий обитания личиночных фаз *Sympetrum flaveolum* L. (Odonata, Insecta) в пересохших временных водоемах / Б. Ф. Белышев // Уч. зап. Бурятского пед. ин-та. – Улан-Удэ, 1961. – Вып. XXIV. – С. 57–61.

Белышев, Б. Ф. Новые материалы к познанию одонатофауны (Insecta, Odonata) Заполярной Сибири / Б. Ф. Белышев, Ю. П. Коршунов / Фауна гельминтов и членистоногих Сибири. – Новосибирск : Наука, 1976. – С. 151–156.

Белышев, Б. Ф. Одонатофауна долины реки Норды в Заполярной Сибири / Б. Ф. Белышев // Тр. Ин-та / Биол. ин-т СО АН СССР. Фауна Сибири. – 1973 а. – Ч. 2, вып. 16. – С. 24–31.

Белышев, Б. Ф. Определитель стрекоз по крыльям (роды Бореального фаунистического царства и сопредельных земель, виды фауны СССР) / Б. Ф. Белышев, А. Ю. Харитонов. – Новосибирск : Наука, 1977. – 399 с.

Белышев, Б. Ф. Распределение стрекоз по различным типам водоемов Верхнего Приобья и некоторые вопросы профилактики простогонимоза птиц / Б. Ф. Белышев // Известия Сиб. отд. АН СССР. – Серия биол.-мед. наук. – №8. – Вып. 2. – Новосибирск, 1964. – С. 131–139.

Белышев, Б. Ф. Стрекоза на мысе Челюскина / Б. Ф. Белышев. – М., 1953. – Природа. – №4. – С. 40.

Белышев, Б. Ф. Стрекозы Сибири / Б. Ф. Белышев. – Т. 1. Ч. 1. // Новосибирск : Наука, Сиб. отд-ние, 1973 б. – 330 с.

Белышев, Б. Ф. Стрекозы Сибири / Б. Ф. Белышев. – Т. 1. Ч. 2. // Новосибирск : Наука, Сиб. отд-ние, 1973 в. – 621 с.

Белышев, Б. Ф. Стрекозы Сибири / Б. Ф. Белышев. – Т. 2. Ч. 3. // Новосибирск : Наука, Сиб. отд-ние, 1974. – 351 с.

Белышев, Б. Ф. Условия погоды и суточная активность стрекоз (Odonata) / Б. Ф. Белышев // Энтномол. обзор. – 1967. – Т. 46. – С. 778–783.

Белышев, Б. Ф. Условия существования реликтовой стрекозы *Orthetrum albistylum* Selys в горячем источнике Северо-Восточного Прибайкалья / Б. Ф. Белышев // Зоол. журн., 1960. – Т. 39. – Вып. 9. – С. 1432–1433.

Белышев, Б. Ф. Фенология лёта стрекоз (Odonata, Insecta) в заполярной Сибири и некоторые общие закономерности этого явления на севере Палеарктики / Б. Ф. Белышев // Зоол. журн., 1965. – Т. 44. – Вып. 7. – С. 1014–1017.

Берман, Д. И. Не холодно ли углозубу на вечной мерзлоте? / Д. И. Берман, А. В. Алфимов. – Природа, 2012. – №3. – С. 35–45.

Борисов, С. Н. Искусственные оросительные системы как станции личинок стрекоз (Insecta, Odonata) на юго-западе Таджикистана / С. Н. Борисов // Доклады АН Тадж. ССР, 1985. – 28(9). – С. 541–543.

Борисов, С. Н. Об экологии двух близких видов стрекоз в Таджикистане / С. Н. Борисов // Экология. – 1987. – №1. – С. 85–87.

Борисов, С. Н. Стрекозы (Insecta, Odonata) Средней Азии и их адаптивные стратегии: специальность 03.00.09 «Энтомология» : диссертация на соискание ученой степени доктора биологических наук / Борисов Сергей Николаевич ; институт систематики и экологии животных СО РАН. – Новосибирск, 2007. – 374 с.

Борисов, С. Н. Стрекозы (Odonata) Баргузинской впадины и полуострова Святой нос (Северо-Восточное Прибайкалье) / С. Н. Борисов // Евразийский энтномол. журнал, 2016. – 15(4). – С. 339–348.

Борисов, С. Н. Стрекозы (Odonata) термальных источников Средней Азии / С. Н. Борисов // Зоол. журнл., 2015. – Т. 94. – №12. – С. 1400–1407.

Борисов, С. Н. Экология *Selysiotthemis nigra* (Vander Linden, 1825) (Odonata, Libellulidae) в условиях пустынной зоны / С. Н. Борисов // Евразийский энтомологический журнал, 2005. – 4(2). – С. 95–100.

Бродский, А. К. Механика полёта насекомых и эволюция их крылового аппарата / А. К. Бродский ; ЛГУ им. А. А. Жданова. – Л. : Изд-во ЛГУ, 1988. – С. 206.

Бурнашева, А. П. Находка мигрирующих особей *Vanessa indica* Hbst. (Lepidoptera, Nymphalidae) в Юго-Западной Якутии / А. П. Бурнашева, Ю. Л. Васильев // Евразийский энтомологический журнал, 2011. – 10(2). – С. 186–187.

Бурнашева, А. П. Фауна и экология пядениц (Lepidoptera, Geometridae) Центральной и Юго-Западной Якутии : специальность 03.02.05 «Энтомология» : автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук. – Владивосток, 2011. – 23 с.

Васюкова, Т. Т. О сезонном и суточном ритме лёта слепней в Центральной Якутии / Т. Т. Васюкова // Науч. конф. биологов Карелии, посвящ. 50-летию СССР. – Петрозаводск, 1972. – С. 213–214.

Винокуров Н. Н. Красотка японская / Н. Н. Винокуров // Красная Книга Республики Саха (Якутия). Т. 2.: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных (насекомые, рыбы, земноводные, пресмыкающиеся, птицы, млекопитающие). – Якутск : Сахаполиграфиздат, 2003. – С. 12.

Винокуров, Н. Н. Насекомые полужесткокрылые (Heteroptera) Якутии : монография / Н. Н. Винокуров. – Л. : Наука, 1979. – 232 с.

Витвицкий, Г. Н. Климат / Г. Н. Витвицкий / Якутия ; отв. ред. С. С. Коржуев. – М. : Наука, 1965. – С. 115–143.

Волотовский, К. А. Типы поясности растительного покрова на Алданском нагорье / К. А. Волотовский // X Всесоюзное совещание по изучению флоры и растительности: тез. докл. / ЦСБС СО РАН. – Новосибирск, 1992. – С. 105.

Гаврилова М. К. Климаты холодных регионов Земли : учебное пособие / М. К. Гаврилова. – Якутск : Изд-во СО РАН, 1998 – 206 с.

Гаврилова М. К. Микроклимат озер Центральной Якутии / М. К. Гаврилова, П. П. Попов / Озера криолитозоны Сибири. – Новосибирск : Наука, 1974. – С. 67–82.

Гаврилова, М. К. Климат Центральной Якутии : монография / М. К. Гаврилова. – Якутск, 1973. – 118 с.

Геоморфология Восточной Якутии / Б. С. Русанов, З. Ф. Бороденкова, В. Ф. Гончаров [и др.] ; АН СССР. Якут. филиал Сиб. отд-ния. Ин-т геологии. – Якутск : Якуткнигоиздат, 1967. – 376 с.

Голуб, В. Б. Коллекции насекомых: сбор, обработка и хранение материала / В. Б. Голуб. М. Н. Цуриков, А. А. Прокин. – М. : Товарищество научных изданий КМК. – 339 с., 224 ил.

Городков, К. Б. Типы ареалов насекомых тундры и лесных зон европейской части СССР / К. Б. Городков // Ареалы насекомых европейской части СССР. – Л. : Наука, 1984. – Вып. 5 (Карты 179–221). – С. 3–21.

ГОСТ 27065-86. Качество вод. Термины и определения. – М. : Издательство стандартов, 1988. – 10 с.

Гришаев, А. А. Схлопывающий полёт стрекозы // Электронный ресурс: <http://newfiz.narod.ru/strekoza.html>.

Десяткин, Р. В. Почвы Якутии / Р. В. Десяткин, М. В. Оконешникова, А. Р. Десяткин. – Якутск : Бичик, 2009. – 64 с.

Добрецова, Л. А. Растительность Жиганского района / Л. А. Добрецова // Научные сообщения ЯФ СО РАН СССР. – Вып. 8 : Биология. – Якутск : Кн. Изд-во, 1962. — С. 3–25.

Добровольский, Б. В. Фенология насекомых : монография / Б. В. Добровольский. – М. : Высшая школа, 1969. – с.232.

Дронзикова, М. В. Стрекозы бассейна реки Томи (состав и распределение фауны, экологические и этологические особенности видов) : специальность 03.00.09 «Энтомология» : диссертация на соискание ученой степени кандидата биологических наук : / Дронзикова Мария Владимировна; Росс. Акад. наук, Сиб. отд.-ние, Ин-т систематики и экологии. – Новосибирск, 2000. – 249 с.

Егоров, О. В. Животный мир / О. В. Егоров, С. П. Наумов // Якутия. – М. : Наука, 1965. – С. 313–320.

Еловская, Л. Г. Почвы Северной Якутии / Л. Г. Еловская. – М. – Новосибирск : Наука, 1979. – 304 с.

Емельянов, А. Ф. Предложения по классификации и номенклатуре ареалов / А. Ф. Емельянов // Энтомологическое обозрение, 1974. – 53(3). – С. 497–522.

Ерёмина, Е. Е. К биотопическому распределению стрекоз (Insecta, Odonata) на Южном Урале и прилегающих территориях / Е. Е. Ерёмина // Экология от южных гор до северных морей : материалы конференции молодых ученых, 19–23 апреля 2010 г. / ИЭРЖ УрО РАН. – Екатеринбург : Гощицкий, 2010. – С. 59–63.

Ерёмина, Е. Е. Новые для фауны Южного Урала виды стрекоз (Insecta, Odonata) / Е. Е. Ерёмина // Евразийский энтомологический журнал, 2010. – 9(1). – С. 19–21.

Ермакова, Ю. В. Фауна и экология прямокрылых (Orthoptera) Якутии : специальность 03.02.08 «Экология» : автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук / Ермакова Юлия Владимировна. – Якутск, 2014. – 21 с.

Ефимова, А. П. К классификации лесных сообществ низкой поймы Якутского и Намского участков Средней Лены / А. П. Ефимова, И. Ф. Шурдук,

Т. А. Сивцева, И. А. Никитин // Проблемы ботанических и лесоводственных исследований в Республике Саха (Якутия) и Финляндии : материалы международной Саха-Финской конференции, посвященной 100-летию экспедиции А.К. Каяндера по реке Лене. – Якутск : ЯФ Изд-ва СО РАН, 2003. – С. 96–101.

Ефимова, А. П. Классификация ивняков низкой поймы Якутского и Намского участков Средней Лены / А. П. Ефимова, И. Ф. Шурдук // Роль сельскохозяйственной науки в стабилизации и развитии агропромышленного производства Крайнего Севера : материалы научно-практической конференции СО РАСХН. – Новосибирск, 2003. – С. 77–81.

Заика, В. В. Опыт изучения поведения насекомых в связи с ярусной структурой биогеоценоза (Odonata, Acridoidea, Formicidae) / В. В. Заика, И. В. Стебаев, Ж. И. Резникова // Этология насекомых и клещей. Пространственная ориентация. – Томск, 1977. – С. 7–39.

Заика, В. В. Экология и поведение (Odonata) острова Кунашир / В. В. Заика // Новосибирск : Новосиб. ун-т. – 1980. – С. 73–88.

Запекина-Дулькейт, Ю. И. Гидробиологическая и ихтиологическая характеристика водоемов государственного заповедника «С. Столбы» / Ю. И. Запекина-Дулькейт, Г. Д. Дулькейт // Труды государственного заповедника «С. Столбы». – Красноярск, 1961. – Т. 3. – С. 34 – 37.

Засыпкина, И. А. Обзор амфибиотических насекомых Северо-Востока Азии / И. А. Засыпкина, А. С. Рябухин, Е. А. Макаренченко, М. А. Макаренченко. – Магадан : СВНЦ ДВО РАН, 1996. – 116 с.

Захарова, В. И. Разнообразие растительного мира Якутии / В. И. Захарова, Л. В. Кузнецова, Е. И. Иванова [и др.]; отв. редактор Н. С. Данилова; Российская академия наук, Сибирское отделение, Институт биологических проблем криолитозоны. – Новосибирск : изд-во СО РАН, 2005. – 328 с.

Захарова, В. И. Флора сосудистых растений национального природного парка «Усть-Виллюйский» (Западное Верхоянье) / В. И. Захарова // Проблемы сохранения разнообразия растительного покрова Внутренней Азии : материалы всероссийской научной конференции с международным участием. – Улан-Удэ, 2004 а – С. 137– 138.

Захарова, В.И. Сосудистые растения национального природного парка «Усть-Виллюйский» / В. И. Захарова // Проблемы изучения растительного покрова Якутии. – Якутск : Сахаполиграфиздат, 2004 б. – С. 105–110.

Зольников, В. Г. Почвы / В. Г. Зольников // Якутия ; отв. ред. С. С. Коржуев. – М. : Наука, 1965. – С. 217–246.

Иванов, М. С. Криогенное строение четвертичных отложений Лено-Алданской впадины / М. С. Иванов. – Новосибирск : Наука, 1984. – 126 с.

Иванов, П. Ю. Фауна, систематика и распространение стрекоз (Odonata) юга Российского Дальнего Востока : специальность 03.00.09 «Энтомология» : автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук / Иванов Павел Юрьевич ; Росс. Акад. наук, Дальневост. отд.-ние, Биолого-почв. ин-т ДВО РАН. – Владивосток, 2003. – 24 с.

Иванова, В. И. Краткий очерк растительности среднего течения реки Оленек / В. И. Иванова / Материалы по растительности Якутии. – Л., 1961. – С. 69–93.

Каймук, Е. Л. Насекомые Якутии. Бабочки / Е. Л. Каймук, Н. Н. Винокуров, А. П. Бурнашева. – Якутск : Бичик, 2005. – 88 с.

Караваяев, М. Н. Растительный покров / М. Н. Караваяев // Якутия ; отв. ред. С. С. Коржуев. – М. : Наука, 1965. – С. 247–292.

Качурин, С. П. Многолетняя и сезонная мерзлота / С. П. Качурин // Якутия; отв. ред. С. С. Коржуев. – М. : Наука, 1965. – С. 144–163.

Кетенчиев, Х. А. Личинки стрекоз степной зоны Кабардино-Балкарии / Х. А. Кетенчиев, С. Г. Козьминов, З. Х. Гемуева, А. А. Алакулова // Юг России: экология, развитие, 2017. – Т. 12. – №1. – С. 205–210.

Кетенчиев, Х. А. Трофические связи стрекоз (Odonata) в биоценозах Центрального Кавказа / Х. А. Кетенчиев, А. В. Тихонова // Юг России: экология, развитие, 2011. – №1. – С. 88–91.

Кетенчиев, Х.А., Харитонов А.Ю. Стрекозы Средиземноморья / Х. А. Кетенчиев, А. Ю. Харитонов. – Нальчик : Эль-Фа, 1999. – 116 с.

Кириллов, А. Ф. Гидробиология / А. Ф. Кириллов, Т. А. Салова / Прикладные экологические проблемы г. Якутска : сборник научных трудов. – Новосибирск : Наука, 2017. – С. 130–145.

Клюкин, Н. К. Климатический очерк Северо-Востока СССР / Н. К. Клюкин. – М. : Гидрометеиздат, 1960. – 119 с.

Количественный анализ биологических данных: учебное пособие / П. Ю. Малков. – Горно-Алтайск : РИО ГАГУ, 2005. – 71 с.

Копырина, Л. И. Эпифитные водоросли озер долины Туймаада Центральной Якутии : монография / Л. И. Копырина ; отв. ред. П. А. Ремигайло – Новосибирск : Наука, 2014. – 100 с.

Коржуев, С. С. Геоморфология долины средней Лены и прилегающих районов / С. С. Коржуев. – М. : Изд-во АН СССР, 1959. – 150 с.

Коржуев, С. С. Рельеф и геологическое строение / С. С. Коржуев / Якутия ; отв. ред. С. С. Коржуев. – М. : Наука, 1965. – С. 29–105.

Коржуев, С. С. Схема природного районирования / С. С. Коржуев // Якутия ; отв. ред. – М. : Наука, 1965. – С. 331–328.

Костерин, О. Э. Интересные находки стрекоз на оз. Ишколь в северо-восточных предгорьях Кузнецкого Алатау / О. Э. Костерин, Н. В. Скалон, Т. Н. Скалон // Амурский зоологический журнал, 2011. – 3(2). – С. 124–127.

Костерин, О. Э. Новые находки *Somatochlora sahlbergi* Trybom, 1889 (Odonata, Corduliidae) / О. Э. Костерин // Acta Hydroentomologica Latvica 2 (1992) : 22–26.

Костерин, О. Э. Стрекозы (Odonata) Даурского государственного природного заповедника и его окрестностей / О. Э. Костерин // Насекомые Даурии и сопредельных территорий : сборник научных трудов. – Новосибирск, 1999. – Выпуск 2. – С 5-40.

Костерин, О. Э. Фауна стрекоз (Odonata) Тувы / О. Э. Костерин, В. В. Заика // Амурский зоологический журнал, 2011. – Т. 3. – С. 210 – 245.

Красная книга Республики Саха (Якутия). – Т. 1: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и грибов. – Якутск : Сахаполиграфиздат, 2000. – 256 с.

Кузнецова, Л. В. Флористические находки на Олекмо-Сарском нагорье и северо-восточной части хребта Удокан / Л. В. Кузнецова // Ботанические исследования в азиатской России: материалы XI съезда Русского ботанического общества, 18–22 августа 2003 г., Новосибирск–Барнаул. – Барнаул : АзБука, 2003. – Т. 1. – С. 360–362.

Леса среднетаежной подзоны Якутии / П. А. Тимофеев, А. П. Исаев, И. П. Щербаков [и др.]. – Якутск : Изд-во ЯНЦ СО РАН, 1994. – 140 с.

Луга Якутии / В. Н. Андреев, Т. Ф. Галактионова, В. М. Михалева [и др.] ; отв. ред. В. Н. Андреев ; АН СССР, Сиб. отд-ние. Якут. Филиал, Ин-т биологии. – М. : Наука, 1975. – 176 с.

Лукичева, А. Н. Растительность верховьев Муны (северо-западная Якутия) и влияние на нее новейшей тектоники / А. Н. Лукичева // Ботанический журнал, 1963б, – Т. 48. – №3. – С. 328–340.

Лукичева, А. Н. Растительность северо-запада Якутии и ее связь с геологическим строением местности / А. Н. Лукичева. – М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1963а. – 168 с.

Маликова, Е. И. Сезонная динамика лета имаго стрекоз (Odonata, Insecta) на Дальнем Востоке России / Е. И. Маликова // Ученые записки БГПУ (Благовещенский государственный педагогический университет). Естественные науки, 1999. – Т. 18. – Вып. 1. – С. 30–38.

Маликова, Е. И. Стрекозы (Insecta, Odonata) Хинганского государственного природного заповедника и его окрестностей / Е. И. Маликова // Животный мир Дальнего Востока. – Благовещенск : БГПУ, 2002. – Вып. 3. – С. 61–78.

Маликова, Е. И. Стрекозы (Odonata, Insecta) Дальнего Востока России : специальность 03.00.09 «Энтомология» : автореферат на соискание ученой степени кандидата биологических наук / Елена Ивановна Маликова ; РАН СО институт систематики и экологии животных. – Новосибирск, 1995. – 25 с.

Маликова, Е. И., Стрельцов А.Н. Искусственные водоемы как плацдарм для расселения стрекоз (на примере Кивдинского водохранилища, Амурская область) / Е. И. Маликова, А. Н. Стрельцов // Чтения памяти Алексея Ивановича Куренцова, 2015. – Вып. 26. – С. 76–87.

Мярикянов, Н. Р. Водные объекты и их режим в районе г. Якутска / Николай Романович Мярикянов / Климат Якутска. – Л. : Гидрометеиздат, 1982. – С. 11–14.

Научные основы экобиотехнологии : учебное пособие для студентов / А. Е. Кузнецов, Н. Б. Градова. – М. : Мир, 2006. – 504 с.: ил.

Олигер, А. И. Фенология и суточная активность стрекоз (Odonata) в юго-восточной части Украины / А. И. Олигер // Зоологический журнал – 1980. – Т. 59. – Вып. 9. – С. 1425–1427.

Онишко, В. В. Стрекозы России: Иллюстрированный атлас-определитель / В. В. Онишко, О. Э. Костерин. – М. : Фитон XXI, 2021. – 480 с.: ил.

Основные особенности растительного покрова Якутской АССР / В. Н. Андреев, Т. Ф. Галактионова, В. И. Перфильева, И. П. Щербаков ; отв. ред. Б. Н. Норин. – Якутск : Изд-во ЯФ СО АН СССР, 1987. – 154 с.

Павлюк, Р. С. Номенклатура стрекоз (Insecta, Odonata) СССР / Р. С. Павлюк, А. Ю. Харитонов / Полезные и вредные насекомые Сибири. – Новосибирск : Наука, 1982. С. 12–42

Пармузин, Ю. П. Северо-Восток и Камчатка / Юрий Павлович Пармузин. – М. : Изд-во «Мысль», 1967. – 368 с.

Перфильева, В. И. Арктическая тундра в устье Чукочьей / В. И. Перфильева, Ю. В. Рыкова // Ботанические исследования в Якутии. – Якутск: Изд-во ЯФ СО АН СССР, 1975. – С. 52–60.

Попов, А. А. Фауна и экология тамно - и дендробионтных пилильщиков (Hymenoptera, Symphyta) Центральной Якутии : специальность 03.02.05 «Энтомология» : автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук / Попов Анатолий Анатольевич. – Владивосток, 2014. – 19 с.

Попова, А. Н. Личинки стрекоз фауны СССР (Odonata) : монография / А. Н. Попова / [Определители по фауне. 50]. – М.–Л., 1953. – 234 с.

Попова, А. Н. Стрекозы (Odonata) Таджикистана / А. Н. Попова // Труды Зоол. ин-та АН СССР, 1951. – Т. 9. – С. 861–894.

Попова, Л. В. Красотка-девушка из мира стрекоз / Л. В. Попова, Н. Н. Винокуров, А. И. Аверенский // Северное сияние. – 2003. – №14. – С. 12.

Попова, О. Н. Изменение ареалов некоторых видов стрекоз (Odonata) фауны России / О. Н. Попова, А. Ю. Харитонов // Труды Русск. энтомол. общ. – С.-Петербург, 2012. – Т. 83(1). – С. 73–82.

Попова, О. Н. Материалы по биологии, экологии и систематике личинок некоторых видов стрекоз (Odonata) из водоемов Бурятии / О. Н. Попова, Д. В. Матафонов // Известия Ирк. гос. универ. – Серия «Биология. Экология». – Т. 13. – 2015. – С. 27–50.

Попова, О. Н. Межгодовые изменения структуры фауны стрекоз (Insecta, Odonata) Южного Урала / О. Н. Попова, А. Ю. Харитонов // Экология, 2008. – № 6. – С. 427–435.

Попова, О. Н. Население личинок стрекоз (Odonata) временного водоема / О. Н. Попова // Евразийский энтомолог. журнал, 2010. – 9(2). – С. 239–248.

Потапова, Н. К. Кровососущие комары (Diptera, Culicidae) Среднетаежной подзоны Якутии : специальность 03.00.09 «Энтомология» : автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук / Потапова Надежда Константиновна. – Новосибирск, 1992. – 24 с.

Потапова, Н. К. Сезонная и суточная активность кровососущих комаров (Diptera, Culicidae) Лено-Вилюйского междуречья / Н. К. Потапова // Тез. докл. XI Всесоюзн. симп. «Биол. пробл. Севера». – Якутск, 1986. – Вып. 4. – С. 148.

Радаков Д. В. О значении стаи для хищных рыб при поимке добычи / Д. В. Радаков / Питание хищных рыб и их взаимоотношения с кормовыми организмами. – М. : изд-во Наука, 1965. – С. 173-178.

Радаков Д. В. Об основах экологической теории стайного поведения рыб / Д. В. Радаков // Поведение и рецепции рыб. – М. : Наука, 1967. – С. 17-19.

Реки и озера Якутии : крат. справ. / С. К. Аржакова, И. И. Жирков, К. И. Кусатов, И. М. Андросов ; отв. ред. В. И. Агеев; Министерство образования и науки РФ, Якут. гос. ун-т им. М.К. Аммосова. – Якутск : Бичик, 2007. – 136 с.

Руфова, А. А. Гидрохимический состав городских озер / А. А. Руфова / Прикладные экологические проблемы г. Якутска: сборник научных трудов. – Новосибирск : Наука, 2017. – С. 64–70.

Сивцева, А. И. География Якутской АССР: учебное пособие / А. И. Сивцева, С. Е. Мостахов, З. М. Дмитриева. – 3-е изд., испр. и доп. – Якутск : Кн. изд-во, 1990. – 168 с., ил.

Сивцева, Л. В. Зеленотелка альпийская / Л. В. Сивцева / Красная книга Республики Саха (Якутия). – Т. 2 : Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных ; отв ред. Н. Н. Винокуров. – М. : Наука, 2019 г. – С. 20.

Сивцева, Л. В. Зеленотелка Сальберга / Л. В. Сивцева / Красная книга Республики Саха (Якутия). – Т. 2: Редкие и находящиеся под угрозой

исчезновения виды животных ; отв ред. Н. Н. Винокуров. – М. : Наука, 2019 д. – С. 21.

Сивцева, Л. В. К фауне стрекоз заполярных территорий Якутии / Л. В. Сивцева / материалы I Всероссийской научно-практической конференции «Природопользование в Арктике: современное состояние и перспективы развития», Якутск, 22–25 сентября 2015 г. – Якутск : изд-во СВФУ, 2015. – С. 514–523.

Сивцева, Л. В. Коромысло большое / Л. В. Сивцева / Красная книга Республики Саха (Якутия). – Т. 2 : Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных ; отв ред. Н. Н. Винокуров. – М. : Наука, 2019 б. – С. 18.

Сивцева, Л. В. Красотка блестящая / Л. В. Сивцева / Красная книга Республики Саха (Якутия). – Т. 2 : Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных ; отв ред. Н. Н. Винокуров. – М. : Наука, 2019 а. – С. 16–17.

Сивцева, Л. В. Малоизученные, редкие и охраняемые виды стрекоз (Odonata) Якутии / Л. В. Сивцева // Современные проблемы биоразнообразия : материалы Международной научной конференции. – Воронеж: издательско-полиграфический центр Воронежского госуниверситета, 2009 – С. 357–359.

Сивцева, Л. В. Новые данные к фауне стрекоз (Odonata) Центральной Якутии / Л. В. Сивцева // Евразийский энтомологический журнал. – Новосибирск – Москва, 2010. – Т. 9. – Вып. 2. – С. 295–298.

Сивцева, Л. В. О лётной активности стрекоз (Odonata) в Центральной Якутии / Л. В. Сивцева / материалы IX международного симпозиума «Баланс углерода, воды и энергии климат бореальных и арктических регионов с особым акцентом на Восточную Евразию», 1–4 ноября 2016 г., г. Якутск. – Nagoya : Nagoya University Publishing House, 2016. – P. 313–315.

Сивцева, Л. В. О находке красотки японской *Calopteryx japonica* Selys, 1869 (Insecta, Odonata) в Центральной Якутии / Л. В. Сивцева, Н. Г. Давыдова // Вестник СВНЦ ДВО РАН, 2018. – № 2. – С. 97–100.

Сивцева, Л. В. О сезонной активности стрекоз (Odonata) в Центральной Якутии / Л. В. Сивцева // Наука и образование, 2015. – 4 (80). – С. 137–142.

Сивцева, Л. В. О фауне стрекоз (Odonata) северо-востока Якутии //Труды Ставропольского отделения РЭО (материалы Международной научно-практической конференции). Выпуск 4. – Ставрополь, 2008 – С. 146-148.

Сивцева, Л. В. Первая находка *Somatochlora alpestris* (Selys, 1840) (Odonata, Corduliidae) в Якутии / Л. В. Сивцева, Н. Г. Давыдова // Евразийский энтомологический журнал. – Новосибирск – Москва, 2019. – Т. 18. – Вып. 3. – С. 175–176.

Сивцева, Л. В. Распределение личинок стрекоз (Odonata) по водоемам г. Якутск и его окрестностей / Л. В. Сивцева / Биологические проблемы криолитозоны, посвященной 60-летию со дня образования Института биологических проблем криолитозоны СО РАН, Якутск, 30 июля–5 августа 2012 г. : материалы Всероссийской конференции. – Якутск : Сфера, 2012. – С. 177–178.

Сивцева, Л. В. Фауна стрекоз (Odonata) р. Виллой (Западная Якутия) / Л. В. Сивцева // Вестник СВФУ, 2012. – Т. 9. – Вып. 4. – С. 40–42.

Сивцева, Л. В. Японодедка поточный / Л. В. Сивцева / Красная книга Республики Саха (Якутия). – Т. 2 : Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных ; отв ред. Н. Н. Винокуров. – М. : Наука, 2019 в. – С. 19.

Сивцева, Л. В., Зыков Е. Н. Первая находка стрекозы *Leucorrhinia albifrons* (Burmeister, 1839) (Odonata: Libellulidae) в Якутии / Л. В. Сивцева, Е. Н. Зыков // Амурский зоологический журнал, 2022, т. XIV, №3. – С. 389–392.

Сивцева, Л.В. Фауна стрекоз (Odonata) особо охраняемых природных территорий Юго-западной Якутии / Л. В. Сивцева / Человек и Север: Антропология, археология, экология: материалы всероссийской конференции. – Тюмень : Изд-во ИПОС СО РАН, 2009. – Вып. 1. – С. 283-285.

Скачков, Ю.Б. Климат Якутска / Ю. Б. Скачков. Д. Д. Саввинов / Прикладные экологические проблемы г. Якутска: сборник научных трудов. – Новосибирск : Наука, 2017. – С. 71–84.

Скворцов, В. Э. Стрекозы Восточной Европы и Кавказа : атлас-определитель / В. Э . Скворцов. – М. : Товарищество научных изданий КМК, 2010. – 623 с.

Скрябин, С. З. Зеленый покров Якутии / С. З. Скрябин, М. Н. Караваев. – Якутск : Книжное изд-во, 1991. – 168 с.

Словарь географических названий Якутской АССР. – М., 1987. – 316 с.

Служко, А. А. Фауна и экология стрекоз западного ильменно-бугровского ландшафтного района : специальность 03.00.16. «Экология» / Служко Алексей Андреевич : диссертация на соискание учной степени кандидата биологических наук. – Астрахань, 2004. – 143 с.

Собакина, И. Г. Особенности формирования и функционирования зоопланктона озер г. Якутска / И. Г. Собакина. В. А. Соколова // тез. докл. международной конференции «Экологическое состояние континентальных водоемов Арктической зоны в связи с промышленным освоением северных территорий». – Архангельск, 2005. – С. 102.

Сосина, Н. К. К изучению растительности бассейна Муны (нижнее течение р. Лены) / Н. К. Сосина, В. И. Захарова // Экологическая безопасность при разработке россыпных месторождений алмазов. – Якутск : Сахаполиграфиздат, 2004. – С. 228–237.

Сухачева, Г. А. Количественная оценка питания стрекоз / Г. А. Сухачева, А. Ю. Харитонов, Т. Ю. Перевозчикова // Известия Сиб. отд. АН СССР. – Серия биол. наук. – Новосибирск, 1988. – Вып. 3. – № 20. – С. 3-7.

Сухачева, Г. А. Стрекозы западно-сибирской лесостепи и их трофические связи : специальность 03.00.09 «Энтомология» : автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук / Сухачева Галина Александровна. – Новосибирск, 1989. – 21 с.

Татаринов, А. Г. Стрекозы / А. Г. Татаринов, О. И. Кулакова. – СПб. : Наука, 2009. – 213 с. – (Фауна европейского Северо-Востока России. Стрекозы; Т. X).

Тимофеев, Д. А. Средняя и Нижняя Олекма / Д. А. Тимофеев. – М.; Л. : Наука, 1965. – 138 с.

Тимофеев, П. А. Березняки долины средней Лены / П. А. Тимофеев // Ботанические исследования. – Якутск : Изд-во ЯНЦ СО РАН, 1992. – С. 104–115.

Тихомиров, Б. А. К характеристике лесных форпостов в низовьях Лены / Б. А. Тихомиров, В. С. Штепа // Ботанический журнал. – 1956. – Т. 41. – №8. – 1107–1122.

Усанова, В. М. К вопросу классификации аласов Центрально-Якутской равнины / В. М. Усанова // Материалы по растительности Якутии. – Л., 1961. – С. 7–20.

Фауна и экология стрекоз : монография / Б. Ф. Бельшев, А. Ю. Харитонов, С. Н. Борисов [и др.]. – Новосибирск : Наука. Сиб. отд-ние, 1989. – С. 207 с.

Флора Якутии: Географический и экологический аспекты / Л. В. Кузнецова, В. И. Захарова, Н. К. Сосина [и др.]. – Новосибирск : Наука, 2010. – 192 с.

Харитонов, А. Ю. Евразийские виды стрекоз рода *Orhiogomphus* (Odonata, Gomphidae) / А. Ю. Харитонов, С. Н. Борисов // Редкие гельминты, клещи и насекомые: сборник научных трудов. – Новосибирск : Наука. Сиб. отд-ние, 1990. – 43–51. [Новые и малоизвестные виды фауны Сибири. – Вып. 21].

Харитонов, А. Ю. Одонатологические исследования в России / А. Ю. Харитонов, С. Н. Борисов, О. Н. Попова // Евразийский энтомологический журнал. – 2007. – Т. 6. – № 2. – С. 143–156.

Харитонов, А. Ю. Отряд Стрекозы (Odonata). / Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 3. / А. Ю. Харитонов. – СПб., 1997. – С. 221–246.

Харитонов, А. Ю. Расселение стрекоз: масштабы и последствия / А. Ю. Харитонов, О. Н. Попова : материалы VIII Межрегионального совещания энтомологов Сибири и Дальнего Востока с участием зарубежных учёных, Новосибирск, 4–7 октября 2010 г. : Энтомологические исследования в Северной Азии. – Новосибирск : Товарищество научных изданий КМК. – 2010. – С.207–208.

Харитонов, А. Ю. Стрекозы (Odonata) Южного Урала – опыт регионального фаунистического исследования / А. Ю. Харитонов, Е. Е. Еремина // Евразийский энтомологический журнал, 2010. – Т. 9. – Вып. 2. – С. 263-273.

Харитонов, А. Ю. Суточная активность стрекоз и влияние на нее погодных условий / А. Ю. Харитонов // Вопросы зоологии. – Челябинск, 1975. – Вып. 4. – С. 66-75.

Харитонова, И. Н. К фауне стрекоз (Insecta, Odonata) гор юга Сибири / И. Н. Харитонова // Членистоногие и гельминты. Фауна Сибири. – Новосибирск : Наука, Сибирское отд-ние, 1990. – С. 43–47.

Хлебович, В. В. Критическая соленость биологических процессов : монография / Владислав Вильгельмович Хлебович ; АН СССР, Зоол. ин-т. – Л. : Наука, Ленингр. отд-ние, 1974. – 235 с.: граф.; 21 см.

Цуриков, М. Н. Природосберегающие методы исследования беспозвоночных животных в заповедниках России / М. Н. Цуриков, С. Н. Цуриков / Труды Ассоциации особо охраняемых природных территорий Центрального Черноземья России. – Вып. 4. – Тула, 2001. – 130 с.

Чертопруд, М. В. Краткий определитель пресноводных беспозвоночных центра Европейской России / М. В. Чертопруд, Е. С. Чертопруд. – М. Товарищество научных изданий КМК, 2010. – 179 с.

Юрцев, Б. А. Флора Сунтар-Хаята / Б. А. Юрцев. – Л. : Наука, Ленингр. отд-ние, 1968. – 236 с.

Якубович, В. С. К фауне стрекоз Нижнего Амура / В. С. Якубович // Чтения памяти Алексея Ивановича Куренцова. – 2008. – Вып. XIX. – С. 96–101.

Bernard R., Daraz L. Relict occurrence of East Palearctic dragonflies in northern European Russia, with first records of *Coenagrion glaciale* in Europe (Odonata, Coenagrionidae) // International Journal of Odonatology, 2010. – 13(1). – P. 39–62.

Borisov S. N., Kosterin O. E., Haritonov A. Yu. On the fauna of Odonata of Chukotka and other northern regions of the Holarctic // Эвразиатский энтомологический журнал, 2014. – 13(4). – С. 315–320.

Fukui M. Record of the dragonflies taken in Siberia. Part 1 // Tombo – 1992 – Vol. 35 – P. 11–22.

Hagen H. Beitrag zur Odonaten-Fauna des Russischen Reiches. – 1858. – XIX. – Stettind. – P. 95–101.

Joseph A. N. T., Parui P. Fauna of India – Diptera (Asilidae). Part I. – Zoological Survey of India, Kalkutta, 1998. – 278 pp.

Kolkwitz R., Marsson M. Ökologie der pflanzlichen Saprobien // Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft, 1908. – Bd. 26. – S. 505–519.

Kolkwitz R., Marsson M. Ökologie der tierischen Saprobien. Beiträge zur Lehre von der biologischen Gewässerbeurteilung // Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie, 1909. – Bd. 2. – S. 126–152.

Kosterin O. E. 2004. Some Odonata Collected in Aldan Ulus of Sakha (Yakutia) Republic in Late June 2002/ Notulae Odonatologicae 6(3): 27–31.

Kosterin O. E., Dubatolov V. V. A dragonfly (Odonata) collection from the Bol'shekhkhtsirskii State Nature Reserve (Khabarovskii Krai, Russia) // Фауна Дальнего Востока России : сборник научных трудов. – Благовещенск : БГПУ, 2005. – С. 9–14.

Kosterin O. E., Sivtseva L. V. Odonata of Yakutia (Russia) with description of *Calopteryx splendens njuja* ssp. nov (Zygoptera: Calopterygidae). – Odonatologica, 2009. – 38 (2). – P. 113–132.

Malikova E. I., Kosterin O. E., Dubatolov V. V. A dragonfly (Odonata) collection from the bolshekhkhtsirskii State Nature Reserve (Khabarovskii krai,

Russia). II seasons 2006 and 2007 // Животный мир Дальнего Востока. – Вып. 6. – Благовещенск, 2007. – С. 5–9.

Malikova E. I., Kosterin O. E. Check-list of Odonata of the Russian Federation // Odonatologica, 2019. – 48 (1/2). – P. 49–78.

Pantle F., Buck H. Die biologische Überwachung der Gewässer und die Darstellung der Ergebnisse // Gas- und Wasserfach, 1955. – Bd. 96. – N. 18. – 604 s.

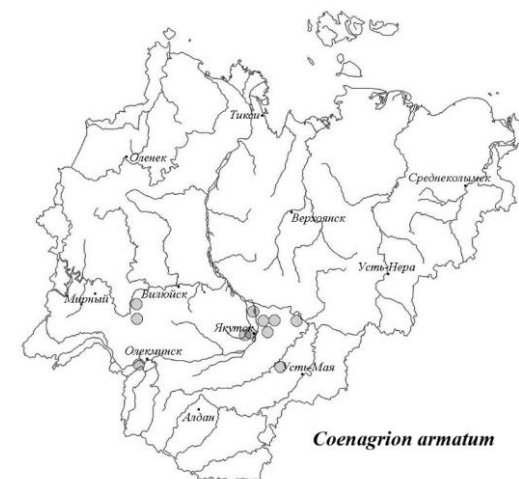
Tsuda S. A distributional list of world Odonata. – Osaka, 2000. – 430 p.

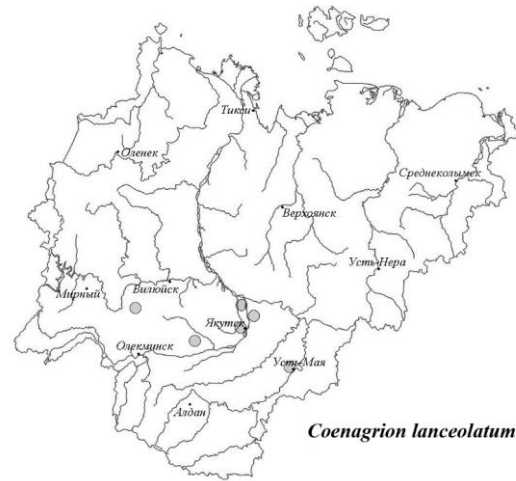
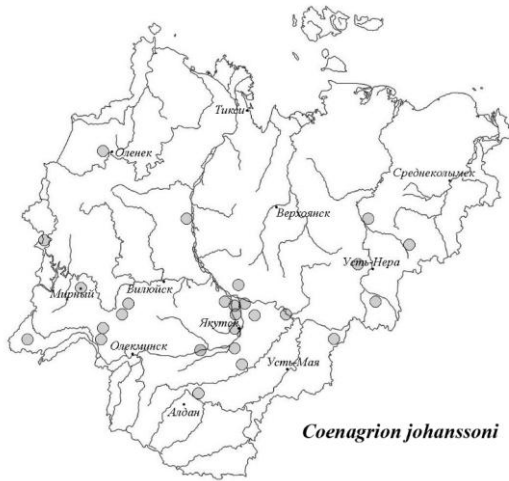
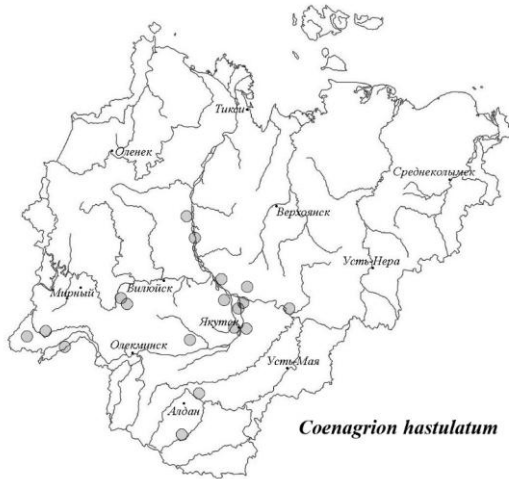
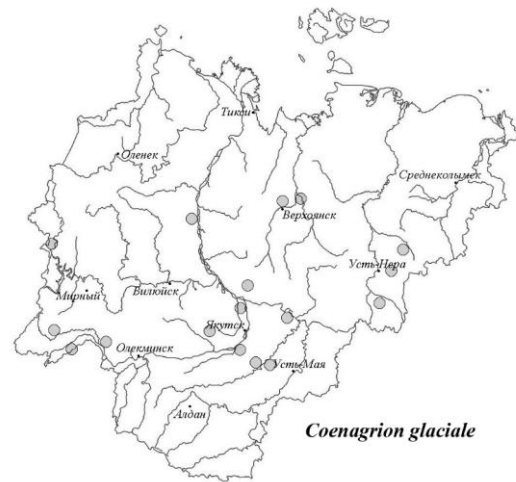
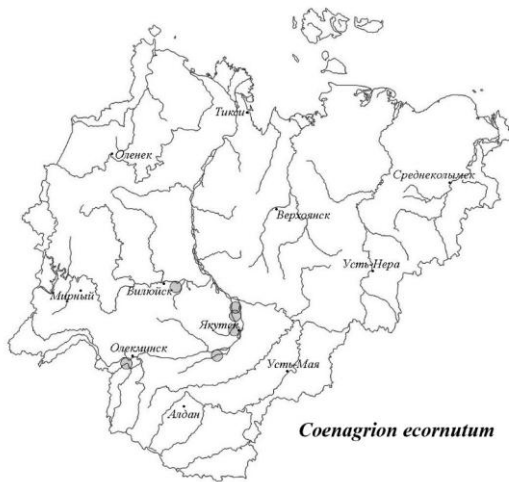
Vinokurov N. N. Annotated catalogue of the true bugs (Heteroptera) of Yakutia / Zoosystematica Rossica. – Supplementum 3. – St. Petersburg, 2020. – 3–203 p.

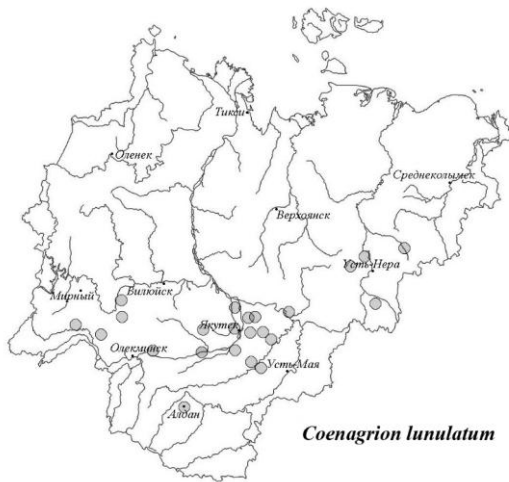
## ПРИЛОЖЕНИЯ

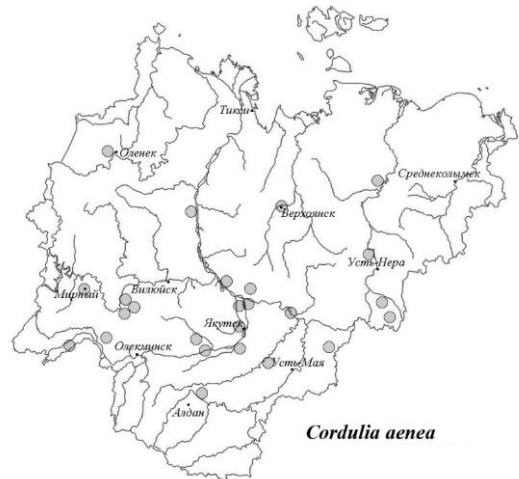
## Приложение I

## Карты-схемы местонахождений видов









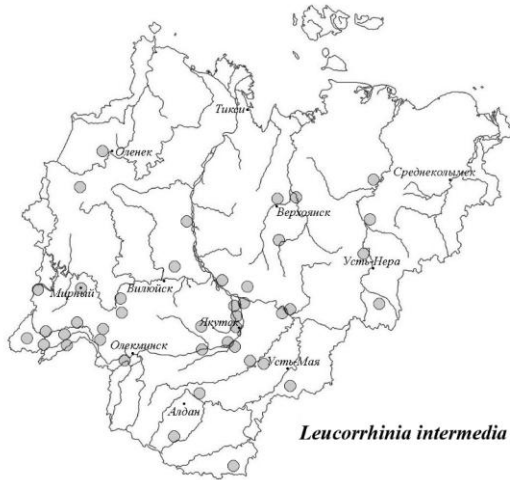




*Leucorrhinia albifrons*



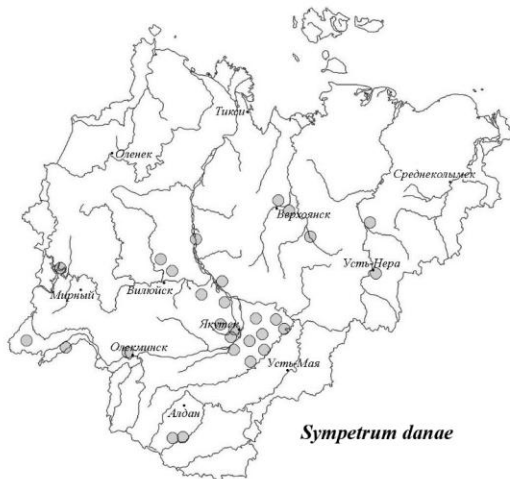
*Leucorrhinia orientalis*



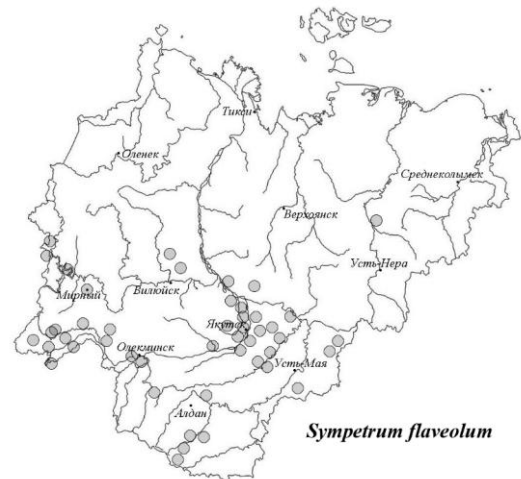
*Leucorrhinia intermedia*



*Libellula quadrimaculata*



*Sympetrum danae*



*Sympetrum flaveolum*



## Приложение II

## Исследованные водоемы (г. Якутск)



**Оз. Тэмийэ** (N62.05093, E129.48288). Крупное термокарстовое озеро расположено на коренном берегу р. Лена на 13-м километре автодороги «Виллой» в районе дачных участков. Длина озера по нашим измерениям составляет около 1,5 км, наименьшая ширина около 150 м, наибольшая – 600 м, глубина у берега 20–50 см. Берега заболоченные кочкарные, заросшие тростником и осоково-злаково-кустарниковой растительностью, дно илистое. Менее подвержено антропогенной нагрузке, поскольку находится в отдалении от г. Якутска и преимущественно используется только во время летнего проживания горожан.

В воде обитают Hirudinea (Hirudinidae, Glossiphoniidae), Gastropoda (Lymnaeidae, Physidae, Planorbidae), Aranei (*Argyroneta aquatica*), бокоплавцы (Gammaridae), стрекозы (Lestidae, Coenagrionidae, Aeshnidae, Corduliidae,

Libellulidae), ручейники (Limnephilidae), жуки (Dytiscidae, Hydrophilidae), клопы (Gerridae, Corixidae, Veliidae), двукрылые (Ceratophogonidae, Culicidae, Chironomidae и др.).

**Оз. Ытык-Кюель** (N62.02225, E129.61424). Расположено на II надпойменной террасе. Крупное старичное антропогенно-преобразованное озеро. На участке в районе Якутского ботанического сада проложена дамба, и разделенные части озера связываются по трубе, проходящей под дорожной отсыпкой. Имеет вытянутую форму, характерную для пойменных старичных озер. Котловина старичного водно-эрозионного происхождения. Морфометрическая характеристика озера приводимая по Л.И. Копыриной (2014) следующая: площадь зеркала 0,89 км<sup>2</sup>, длина – 5,0 км, максимальная ширина – 0,55 км, средняя – 0,17 км, максимальная глубина 2,6 м, средняя – 1,5 м.

В воде обитают Hirudinea (Erpobdellidae, Glossiphoniidae), Gastropoda (Lymnaeidae, Planorbidae), Aranei (*Argyroneta aquatica*), бокоплавцы (Gammaridae), стрекозы (Lestidae, Coenagrionidae, Aeshnidae, Corduliidae, Libellulidae), ручейники (Limnephilidae), жуки (Dytiscidae, Hydrophilidae), клопы (Gerridae, Corixidae), двукрылые (Ceratophogonidae, Stratiomyidae, Culicidae, Chironomidae).

**Водоемы Ботсада ИБПК.** В данную группу объединены все травяно-моховые, мохово-осоковые, травяно-осоковые болота и прочие мелкие водоемы, расположенные на территории Ботсада. Для водоемов данной группы характерны небольшие размеры и малая глубина. Краткие морфометрические данные следующие: длина варьирует от 30 до 200 м, ширина 10–70 м, глубина у берега 6–10 см, в середине 1–1,7 м. Сильно зарастают макрофитами, представленными преимущественно ряской и пузырчаткой. Берега заболоченные, кочкарные. Дно илистое. Летом сильно мелеют или высыхают. Зимой промерзают до дна.

Их населяют брюхоногие моллюски (Planorbidae, Physidae и Lymnaeidae), ракообразные (*Daphnia*, *Cyclops*, *Conchostraca*, *Podocopida*), бокоплавцы

(Gammaridae), стрекозы (Lestidae, Coenagrionidae, Libellulidae), клопы (Corixidae, Veliidae, Gerridae), жуки (Hydrophilidae, Dytiscidae, Chrysomelidae, Haliplidae, Staphilinidae, Curculionidae), двукрылые (Chaoboridae, Dixidae, Culicidae, Chironomidae, Tipulidae, Stratiomyidae), клещи, ручейники (Limnephilidae), ногохвостки, олигохеты, Hirudinea (Glossiphoniidae).

**Водоем «Дачный»** (N62.02552, E129.63182). Расположен между улицами Шоссе Отдыха и 11-й км Сергеляхского шоссе. Антропогенно-преобразованный водоем старичного происхождения. Длина ок. 300 м, наибольшая ширина 25 м, наименьшая – 4 м, глубина у берега 8–10 см, в середине – 1,0–1,5 м. На берегу растут ивы и сосны. Из-за расположенных в непосредственной близости домов с круглогодичным проживанием, более других водоемов испытывает антропогенный пресс. Сильно загрязняется бытовыми отходами, вода подвержена цветению, гниению и заболачиванию.

Обитают олигохеты, брюхоногие моллюски (Lymnaeidae, Physidae, Planorbidae), ракообразные (Podocoripida), клещи, стрекозы (Lestidae, Libellulidae), ручейники (Limnephilidae), жуки (Hydrophilidae, Dytiscidae), клопы (Corixidae), двукрылые (Ceratopogonidae, Sciomyzidae, Stratiomyidae, Syrphidae, Culicidae, Tipulidae, Chironomidae).

**Оз. «Сосновый Бор»** (N62.02891, E129.63479). Старичное водно-эрозионное озеро. Длина озера по нашим измерениям составляет около 85 м, ширина – около 40 м, глубина у берега 0,4–1 м. Дно илистое. Юго-восточный берег возвышенный с крутым склоном. Из прибрежной растительности растут осока, злаки, тростник южный и ивы. На южном берегу растут сосны. Вокруг озера располагаются дома частного сектора, и с северо-восточной стороны в 200 м находится профилакторий «Сосновый Бор».

В воде обнаружены олигохеты, брюхоногие моллюски (Lymnaeidae, Physidae, Planorbidae), ракообразные (Podocoripida), ветвистоусые ракообразные (Daphniidae), клещи, стрекозы (Lestidae, Coenagrionidae, Aeshnidae, Libellulidae), ручейники, жуки (Hydrophilidae, Dytiscidae, Haliplidae, Noteridae, Gyridae,

Curculionidae), клопы (Corixidae, Veliidae), двукрылые (Chaoboridae, Stratiomyidae, Culicidae, Tipulidae, Chironomidae).

**Оз. «Кыталык»** (N61.94763, E129.56845). Расположено на II надпойменной террасе под коренным берегом. Образовано в результате антропогенно-техногенного воздействия на русло речки Хорогор, правого притока р. Шестаковка. Морфометрическая характеристика озера по нашим измерениям следующая: длина около 52 м, ширина около 35 м, наименьшая глубина 0,9 м, наибольшая – 4 м. Озеро через сеть мелких водоемов, связанных сезонно пересыхающими протоками, впадает в р. Шестаковка. С северо-востока к озеру примыкает обширное кочкарное осоково-злаковое болото. Окружено древесно-кустарниковой растительностью (березы, ивы, шиповник). Берега холмистые, большей частью крутые, местами пологие, заросшие злаками. Дно илистое.

В воде встречаются ракообразные (Daphnia), бокоплавыв (Gammaridae), стрекозы (Lestidae, Coenagrionidae, Corduliidae, Libellulidae), клопы (Corixidae, Gerridae), жуки (Hydrophilidae, Dytiscidae), двукрылые (Culicidae, Chironomidae), ручейники (Limnephilidae).

**Оз. Сергелях-1** (N62.00030, E129.66906). Расположено на I надпойменной террасе. Исследования проводились в восточной части озера Сергелях. Озеро представляет собой небольшой водоем округлой формы длиной 140 м, шириной 135 м, наименьшей глубиной 0,5–0,7 м, наибольшей – 2–3 м. Является частью крупного озера Сергелях, с которым соединяется узкой протокой. Берега большей частью невысокие, пологие, заросшие тростником южным, осокой болотной, злаками, кустами ивы. Чуть выше по склону произрастают березы и сосны. Вокруг озера располагаются дома частного сектора. С юго-восточной стороны через узкую сезонно пересыхающую протоку сообщается с небольшим озерком.

Из гидробионтов встречаются брюхоногие моллюски (Lymnaeidae), ракообразные (Daphnia), клещи, олигохеты, пиявки (Hirudinidae), конский волос (Gordioidea, Nematomorpha), бокоплавыв (Gammaridae), стрекозы (Lestidae,

Coenagrionidae, Aeshnidae, Libellulidae), клопы (Gerridae), жуки (Hydrophilidae, Dytiscidae), двукрылые (Culicidae, Chironomidae, Tipulidae, Stratiomyidae и др.).

**Сергелях-2.** Отнесены небольшие антропогенно-преобразованные водоемы, расположенные вдоль дороги на 3-м км Сергеляхского шоссе. Размеры их варьируют от 10 до 170 м, ширина от 3 до 60 м, глубина у берега 10–30 см, в середине – 1,5–2 м. Дно илистое. Рядом проходит автомобильная дорога с интенсивным движением. Сильно загрязняются бытовыми отходами и мусором, из-за чего нарушается естественная аэрация, что в конечном итоге приводит к заболачиванию, цветению и гниению воды. На берегах густо произрастают тростник южный, осоки. Водная флора обеднена и однообразна.

Из водных беспозвоночных встречаются брюхоногие моллюски (Lymnaeidae), ракообразные (Daphnia, Cyclops, Conchostraca, Podocopida), клещи, олигохеты, пиявки (Hirudinidae), стрекозы (Lestidae, Coenagrionidae, Libellulidae), клопы (Gerridae), жуки (Hydrophilidae, Dytiscidae), двукрылые (Chaoboridae, Culicidae, Chironomidae, Tipulidae, Stratiomyidae).

**Оз. Сайсары** (N62.00030, E129.66906). Является одной из наиболее крупных озер I надпойменной террасы. Котловина эрозионно-антропогенная. Площадь зеркала составляет 0,49 км<sup>2</sup>, длина – 1,4 км, максимальная ширина – 0,47 км, средняя – 0,35 км. Средняя глубина 2,65 м, максимальная – 6,0 м. Дно илистое, местами песчаное. По восточному рукаву через дорожную отсыпку по трубе связано с озерами «Теплое» и «Лог». С южной стороны через трубы и канал впадает сток с озера Сергелях. Берега пологие, заросшие камышом, тростником, осокой болотной (Аржакова и др., 2007).

Из водных беспозвоночных животных встречаются олигохеты, брюхоногие моллюски (Lymnaeidae, Planorbidae), двустворчатые моллюски, ракообразные, бокоплав (Gammaridae), клещи, пиявки (Hirudinidae), стрекозы (Lestidae, Coenagrionidae, Aeshnidae, Libellulidae), ручейники (Lymnaeidae), жуки (Hydrophilidae, Dytiscidae и др.), клопы (Gerridae, Corixidae), двукрылые (Culicidae, Chironomidae, Tipulidae).

**Оз. «Зеленый луг»** (N62.02028, E129.73248). Полупроточное старичное озеро в пойме р. Лена на «Зеленом лугу». В период половодья за счет поступления паводковых вод заметно расширяется, а в многоводные годы возможен сток в «Городскую протоку». В конце июня, июле в наиболее узких и мелководных местах пересыхает, и тогда представляет собой цепочку небольших водоемов, отделенных сухими участками. Длина составляет около 100 м, ширина – 20–30 м, глубина в прибрежной части 0,2–0,6 м, в середине – около 2 м.

Из водных беспозвоночных животных встерчаются олигохеты, брюхоногие моллюски (*Lymnaeidae*, *Physidae*, *Planorbidae*), двустворчатые моллюски, ракообразные (*Asellidae*, *Daphnia*), бокоплав (*Gammaridae*), клещи, пиявки (*Hirudinidae*), стрекозы (*Lestidae*, *Coenagrionidae*, *Aeshnidae*, *Libellulidae*), ручейники (*Lymnaeidae*), поденки, жуки (*Hydrophilidae*, *Dytiscidae*, *Halplidae*, *Noteridae*, *Gyrinidae*), клопы (*Gerridae*, *Corixidae*), двукрылые (*Culicidae*, *Chironomidae*).