

УДК 595.733

ЭКОЛОГО-БИОЛОГИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ ГЕОГРАФИЧЕСКОГО РАСПРОСТРАНЕНИЯ СТРЕКОЗ СРЕДИЗЕМНОМОРСКОЙ ФАУНИСТИЧЕСКОЙ ПОДОБЛАСТИ

© 2018 Х.А. Кетенчиев, З.Х. Гемиева, М.Ш. Срукова, Т.В. Тапова

Кабардино-Балкарский государственный университет им. Х.М. Бербекова, г. Нальчик

Статья поступила в редакцию 10.12.2018

В статье приводятся результаты изучения эколого-биологических факторов географического распространения стрекоз Средиземноморской фаунистической подобласти. На основе исследования климатических, топических и биологических особенностей установлены закономерности распространения стрекоз. Распространение стрекоз, зависит, прежде всего, от температурного режима, который, наряду с влажностью, является основным климатическим фактором. Зависимость распространения стрекоз от температуры наглядно проявляется в их широтно-зональном и вертикально-поясном распределении. Сезонные условия северной части ареала вида очень сходны с таковыми в горах. При таких условиях вертикальная изменчивость продолжительности лета во многом аналогична широтной и зависит от среднегодовых температур воздуха. По своей продолжительности водные преимагинальные фазы занимают основную долю времени в жизненных циклах стрекоз. Поэтому особенности водной среды, наряду с климатом, представляют собой один из решающих экологических факторов, определяющих распространение стрекоз. Дефицит подходящих водоемов является важнейшим лимитирующим фактором в распространении стрекоз. Выбирая в разных частях ареала различные по степени прогреваемости стоячие или текущие воды, разные популяции одного и того же вида получают возможность набрать необходимую для онтогенеза сумму эффективных температур, позволяющие им существовать в широких пределах градиента термического и других факторов. Это дает многим из их видов возможность сформировать и удерживать обширные трехмерные ареалы. Из множества биотических связей наиболее важные являются межвидовые взаимодействия. Симпатричную совокупность популяций разных видов стрекоз стало принято называть "одонатокомплексом". Другим важнейшим биотическим фактором, во многом определяющим распространение, является пища. Правда, стрекозы относятся к хищникам с очень широким пищевым спектром и существует точка зрения, что пища для них не является существенным биотическим фактором, способным влиять на их распределение. По сравнению с природными, антропогенные факторы действуют очень быстро и мощно. При всем многообразии и неоднозначности этих факторов по влиянию на стрекоз они делятся на две противоположно действующие группы: отрицательные факторы, прежде всего уничтожение мест обитания и положительные - создание искусственных водоёмов.

Ключевые слова: стрекозы, Средиземноморье, географическое распространение, экологические факторы, ареал, пространственное распределение, антропогенные факторы, адаптация, личинки, Палеосубтропическая область, оптимум, Кавказ.

ВВЕДЕНИЕ

Ареал любого вида организмов представляет собой результирующую воздействия множества различных факторов и стечения обстоятельств. В пространственном распределении любого вида существует две стратегические задачи - удержаться в границах своего и расширить его границы. Многие виды стрекоз имеют

общую особенность поведения: после вылета молодые особи разлетаются от водоема, к началу же сезона размножения большинство из них возвращается к своим родным водоемам. Это большинство выполняет основную стратегическую задачу вида - поддержание достаточного уровня численности.

В пространственном распределении любого вида существует две стратегические задачи - удержаться в границах своего и расширить его границы. Многие виды стрекоз имеют общую особенность поведения: после вылета молодые особи разлетаются от водоема, к началу же сезона размножения большинство из них возвращается к своим родным водоемам. Это большинство выполняет основную стратегическую задачу вида - поддержание достаточного уровня численности.

Большинство видов стремится к расширению занимаемого ими пространства, но при

Кетенчиев Хасан Алиевич, доктор биологических наук, профессор кафедры общей биологии, биоразнообразия и геоэкологии. E-mail: h_a_k@mail.ru.

Гемиева Зухра Хусейновна, аспирант кафедры общей биологии, биоразнообразия и геоэкологии, E-mail: meniki0510@mail.ru.

Срукова Мадина Шачировна, магистрант кафедры общей биологии, биоразнообразия и геоэкологии

Тапова Тереза Вячеславовна, магистрант кафедры общей биологии, биоразнообразия и геоэкологии

этом они наталкиваются на сопротивление окружающей среды, что отчасти объясняется правилом ограничивающих факторов. К лимитирующим факторам могут относиться любые условия существования вида - как абиотические, так и биотические. Реакция вида на эти условия, в свою очередь, формируется в зависимости от его наследственных особенностей, определяющих оптимум экологических потребностей вида и его норму реакции на изменение средовых факторов.

Для любого вида организмов окружающая его физико-географическая среда через набор свойственных ей условий задает основные параметры распространения. Распространение стрекоз, зависит, прежде всего, от температурного режима, который, наряду с влажностью, является основным климатическим фактором.

Используя как наш оригинальный материал по стрекозам Кавказа, так и литературные сведения, мы поставили перед собой цель - изучить роль некоторых основных экологических факторов в формировании разных составляющих ареалов - горизонтальной и вертикальной, которые вместе взятые могут дать представление о механизмах распространения стрекоз.

Особенности климата на территории Средиземноморья и Палеосубтропической области в целом определяются расположением ее в теплом умеренном и субтропическом поясах. Различия климатических условий на этой территории обусловлены не столько географической широтой, сколько удаленностью от морского побережья и орографией.

Некоторые из видов стрекоз исключительно эвритермны и имеют ареалы, охватывающие несколько природных зон. Так, типичные для Средиземноморья виды *Anax imperator* и *S. fonscolombei* распространены почти от Полярного круга до южной оконечности Африки, то есть становятся аazonальными. Однако столь широкий температурный диапазон составляет исключение из общего правила и ареалогический анализ средиземноморской одонатофауны показывает, что большинство видов (примерно 72%) следует признать термофилами, не выходящими в своем распространении за пределы Палеосубтропической области.

Северная граница ареалов большинства видов примерно совпадает с границей распространения безморозных территорий или областей, длительность периода с устойчивой температурой воздуха ниже 0° на которых не превышает 90 дней в году. Июльские изотермы в пределах ареалов этих видов составляют не менее 24°. Ареалы таких видов в основном приурочены к горным или аридным местностям. Южная же граница распространения почти всех из них не опускается в тропики. Возможно, эта зако-

номерность соответствует правилу "лимитирующего" значения крайних летних или зимних температур.

Стрекозы не просто пассивно приспосабливаются к разным температурным условиям в различных частях ареала, они "подстраивают" под них длительность и периодизацию своих жизненных циклов. Как с продвижением в Северном полушарии с юга на север происходит постепенное общее похолодание климата, так соответственно происходит и укорочение времени существования имагинальной фазы у многих видов стрекоз.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Нами были собраны детальные материалы по периодам лёта всех видов стрекоз в зоогеографической провинции Кавказ Средиземноморской фаунистической подобласти и сопоставлены с литературными данными. Это позволило отследить, как изменяются периоды лета имаго (и, соответственно, периодизация жизненных циклов) у одних и тех же видов в разных частях ареалов, в частности при движении с севера на юг. В ходе работы использованы общепринятые в энтомологии методы исследования [1].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

По всем таксонам стрекоз прослеживается чёткая тенденция к удлинению периодов лёта при движении с севера на юг. Так, например, у стрекоз рода *Sympetrum* в центральной части умеренного пояса лёт продолжается четыре месяца с середины июня до середины октября. На юге умеренного пояса на границе Европейско-Сибирской и Средиземноморской подобласти кавказской провинции, лёт стрекоз рода *Sympetrum* длится шесть месяцев, с середины мая до начала ноября, а в субтропическом климатическом поясе растягивается до восьми месяцев и при благоприятных погодных условиях может продолжаться круглогодично за счёт перманентного выплода имаго и развития бивольтинных генераций. В частности, такие данные имеются для *Sympetrum fonscolombei* и *S. striolatum*.

Это общее увеличение продолжительности лёта обусловлено, прежде всего, удлинением времени активности имаго у одних и тех же видов по мере продвижения от северных окраин ареала к южным. Например, у *Sympetrum danae*, *S. flaveolum* и *S. vulgatum* периоды лета возрастают с 5 декад до 15-16 декад, то есть в три раза. У *S. sanguineum* длительность лета увеличивается с 10 до 18 декад, то есть почти в два раза.

Вторая причина удлинения лёта рода заключается в появлении на юге видов с очень дли-

тельным периодом существования имаго, но это происходит не столько за счёт изменения периодизации жизненных циклов в пользу имагинальной фазы, сколько благодаря нарушению синхронизации циклов и сильно растянутому выводу стрекоз. На севере циклы развития особей значительно более синхронизированы за счёт жёстко упорядоченной сезонной смены температур и связанного с этим всего комплекса фенологических явлений.

Зависимость распространения стрекоз от температуры наглядно проявляется не только в их широтно-зональном распределении, но и в вертикально-поясном. Сезонные условия северной части ареала вида очень сходны с таковыми в горах, и, соответственно, в южной части ареала и в долинах гор. При таких условиях вертикальная изменчивость продолжительности лёта во многом аналогична широтной и зависит от среднегодовых температур воздуха.

Мы проанализировали материалы по периодам лёта стрекоз рода *Sympetrum* для двух горных регионов: Памиро-Алая и Кавказа. Первый из них расположен в западной части Центрально-азиатской подобласти Палеосубтропической области, а второй относится к кавказской провинции Средиземноморской подобласти той же области. По Памиро-Алаю использовались материалы С.Н. Борисова [2, 3], а по Кавказу наши собственные данные.

Анализ показывает, что с подъемом в горы меняется видовой состав представителей рода и длительность сезонной активности имаго. Прежде всего следует отметить, что в южных горах одонатофауна эвригипсы богаче не только высокогорий, но и прилежащих равнин. Так, на Кавказе в высотных поясах эвригипсы (500-1000 м над ур. м.) и среднегорья (1500-2000 м) встречается 9 видов рода *Sympetrum*, тогда как на равнине Предкавказья только 7. Внизу не встречается 2 вида рода: *S. flaveolum* и *S. danae*. Это бореальные виды, ареалы которых лежат севернее, а на широтах Кавказа они могут обитать лишь в горах, где температурные условия ближе к их оптимуму. Горные местообитания этих видов оказываются оторванными от основных равнинных (и более северных) их ареалов, превращаясь, по терминологии К.Б.Городкова [4,5], в “висячие” участки ареалов, как бы поднятые в горы по вертикальной оси.

Другая тенденция, аналогичная отслеженным широтным изменениям, - сокращение сроков лёта имаго по мере подъема в горы. На Кавказе общий период лёта представителей рода меняется в следующем ряду: равнина Предкавказья (150-450 м над ур. м.) - 20 декад, эвригипсы (500-1000 м) - 17 декад, среднегорье (1500-2000 м) - 15 декад, высокогорье (2200-2700 м) - 12 декад, то есть общий период лёта уменьшается почти в два раза.

На Памиро-Алае эти изменения выглядят так: юг Вахшской долины (300-500 м) - 24 декады, эвригипсы (1300-1500 м) - 20 декад, среднегорье и высокогорье (от 2300 до 3500 м) - 8 декад, то есть длительность лёта представителей рода сокращается в три раза.

Уменьшается период лёта не только рода в целом, но и отдельных видов, хотя здесь просматривается интересная тенденция - у видов более северного происхождения это уменьшение выражено менее явно. Так, у *S. flaveolum* на Кавказе от эвригипсы до высокогорья лёт сокращается с 11 до 9 декад, причем в большом диапазоне высот от 1500 до 2700 м изменения вообще не происходит. Стабилен и период лета у другого северного вида - *S. danae*: 7 декад в диапазоне высот от 500 до 2000 м над ур. м. Зато у южного вида *S. fonscolombei* от равнины к высокогорью период лёта сокращается с 20 до 12 декад, то есть почти в два раза.

По-видимому, адаптивные возможности северных видов в южных горах на периферии их ареалов более ограничены, тогда как южные виды проявляют большую пластичность. Находясь в горах в глубине своих ареалов, они более тонко и адекватно реагируют на высотные изменения термического режима соответствующими изменениями периода лета имаго. В любом случае можно констатировать, что широтная изменчивость фенологии стрекоз аналогична высотной: с продвижением на север и с увеличением абсолютной высоты в горах происходит сокращение периода лета стрекоз от почти круглогодичного на равнинах Средней Азии и в долинах Кавказа до 2,5 месяцев у северных и высотных пределов ареалов.

Благодаря пластичности жизненных циклов стрекоз, позволяющей им выбирать оптимальные температурные и другие условия воздушной среды, большинство средиземноморских видов сформировало обширные ареалы, занимающие разные широтные зоны и вертикальные пояса. Такой путь адаптации к макроклимату не требует сложных морфологических и физиологических перестроек, позволяя видам осваивать пространство наиболее быстрым и эффективным путем.

По своей продолжительности водные преимагинальные фазы занимают основную долю времени в жизненных циклах стрекоз. Поэтому особенности водной среды, наряду с климатом, представляют собой один из решающих экологических факторов, определяющих распространение стрекоз.

Основные места развития преимагинальных фаз стрекоз - пресные или слабо минерализованные небольшие и, в большинстве случаев, эвтрофные водоемы. Дефицит подходящих водоемов является важнейшим лимитирующим фактором в распространении стрекоз.

Разные таксоны стрекоз предъявляют различные требования к заселяемым ими водоёмам, демонстрируя широкий спектр своих возможностей от эвритопности до крайней стеноитопности. Ключевым фактором пресноводной среды считается проточность, определяющая весь комплекс других особенностей водоемов и прежде всего температурный и кислородный режим. Для анализа местообитаний личинок мы используем типизацию водоемов на проточные, полупроточные и непроточные.

Наши наблюдения на Кавказе и сопредельных территориях, показали, что один и тот же вид может быть встречен в двух, а иногда и во всех трех типах водоемов, причем нередко проявляется следующая закономерность: в южной части ареала их личинки, как правило, обитают и в проточных, и в полупроточных и непроточных водоемах; с продвижением на север они постепенно начинают исчезать из проточных водоемов; а ближе к северной границе ареала обитают только в стоячих. При этом происходит широтно-зависимая смена местообитаний личинок стрекоз, переходящих по мере продвижения к северным пределам ареала к обитанию в лучше прогреваемых стоячих водоемах. При движении к южным границам ареала, наоборот, происходит переход к обитанию в лучше аэрируемых проточных водоемах.

Выбирая в разных частях ареала различные по степени прогреваемости стоячие или текущие воды, разные популяции одного и того же вида получают возможность набрать необходимую для онтогенеза сумму эффективных температур, что, как было показано А.Ю.Харитоновым [6], позволяет распространить действие классического “принципа смены местообитаний” [7] или “закона выравнивания среды” [8,9] не только на сухопутных, но и амфибионтных насекомых.

Такая же топическая адаптация к температурному градиенту у личинок стрекоз наблюдается и в высотном-поясном аспекте: по мере подъема в горы происходит переход от обитания в разнообразных, преимущественно проточных водоемах, к обитанию в стоячих.

На Кавказе на территории Кабардино-Балкарии нами было детально исследовано население личинок стрекоз в 19 водоемах [10, 11], расположенных на разных высотах. Установлено, что на видовой состав личинок, периодизацию жизненных циклов, численность и сроки лёта имаго прямое влияние оказывает высотное изменение факторов среды. Важное значение имеет сезонная динамика температуры воды в водоеме. Во всех высотных поясах выплод имаго из личинок начинается, когда температура воды достигает + 18 °. На равнине – это конец апреля, в поясе широколиственных лесов – вторая половина мая, в субальпике – начало июня.

В начале вегетационного периода в степной зоне в популяциях личинок обнаруживаются все возрастные группы, в эвригипсе – средние и старшие, а в горах – только последние возраста. Это связано с изменением условий в водоемах. В горах на 1-1,5 месяца сужается диапазон вегетационного периода, на 5-10° снижается температурный режим воды, ухудшается состав и качество кормовой базы личинок. Сокращение вышеуказанных факторов в горах действует как ограничитель временного диапазона развития личинок и прохождения всего жизненного цикла стрекоз.

Пластичность периодизации личиночного развития позволяет некоторым видам стрекоз осваивать водоемы различных высотных поясов и заселять высокогорные районы, однако с подъемом в горы видовое разнообразие стрекоз быстро снижается и на Центральном Кавказе, отметки в 1950 м н.у.м. достигает только один вид – *Aeshna cyanea*.

Приведенные примеры показывают, что реакция стрекоз на абиотические факторы среды достаточно активна и адекватна, и существуют топические и фенологические адаптации, позволяющие им существовать в широких пределах градиента термического и других факторов. Это дает многим из их видов возможность сформировать и удерживать обширные трехмерные ареалы, охватывающие по несколько природных зон и широкий диапазон высот.

Стрекозы обитают в интразональных биотопах, имеют широкую норму реакции на основные абиотические факторы внешней среды, значительную расселительную способность и теоретически многие их виды могли бы занимать более обширные ареалы, чем фактически наблюдаемые. Этот факт заставляет обратить особое внимание на изучение биотических связей.

Действие биотических факторов крайне слабо изучено, а полный анализ всего сложнейшего и динамичного комплекса биоценологических связей любого вида, по-видимому, практически просто нереален. По этой причине мы можем привести лишь отдельные примеры воздействия видов друг на друга, некоторые данные по трофическим связям и высказать достаточно общие соображения о важности биотических связей в становлении пространственного распределения стрекоз.

Из множества биотических связей наиболее явными являются межвидовые взаимодействия между таксономически родственными видами. Стрекозы одного рода, семейства или даже подотряда по морфологическому строению, образу жизни и требованиям к среде представляют собой сравнительно однородную группу животных с функционально однотипной ролью в сообществах. Симпатричную совокупность по-

пуляций разных видов стрекоз стало принятым называть “одонатокомплексом” [6, 12].

Комплекс - не случайный набор видов. Одним из решающих факторов их становления служит способность конкретных видов сосуществовать в пределах одного водоема только в определенных сочетаниях [6]. Эта “способность” не что иное, как эффективное разделение ниш симпатричными видами, которое не может быть достигнуто в случайном их наборе и эволюционно складывается в результате конкуренции.

Результаты анализа литературы и наших собственных полевых наблюдений за поведением стрекоз указывают на то, что аренами конкурентных взаимоотношений становятся места кормления и особенно размножения. Причем последние являются решающими, так как места яйцекладок ограничены, что приводит к дефициту этого важнейшего для любой популяции стрекоз ресурса. Поэтому внутри- и межвидовые взаимодействия в одонатокомплексах в первую очередь зависят от плотности популяций составляющих их видов.

Высокие плотности популяций способствуют встрече половых партнеров, успеху охоты на скопления двукрылых и, возможно, имеет другие эффекты, повышающие выживаемость в группе. Но, с другой стороны, большая концентрация особей, как одного, так и разных видов в трофических и репродуктивных стациях усиливает конкуренцию между ними. Но все равно рано или поздно достигается равновесное состояние биоценоза, когда в нем сосуществует определенное сочетание видов, каждый из которых отвечает “правилу соответствия вида и ценоза” [13]. В этом плане при изучении стрекоз Кавказа нами выявлена четкая закономерность: в одном локальном одонатокомплексе, приуроченном к одному или группе сходных водоемов, встречается ограниченное число видов любого рода, не превышающее 4-5 или, в редких случаях, доходящее до 7. При этом в число доминантов входят не более 3 симпатричных видов одного рода.

Мы полагаем, что этот эффект не является региональным и свойственным только Кавказу.

В частности, для Северного Кавказа нами выявлено 9 видов *Sympetrum* [12]. Все они отмечены на сравнительно небольшой площади около 10 000 кв. км в эвригипсе КБР. Здесь мы столкнулись с различиями в составе и структуре доминирования в летне-осенних одонатокомплексах на сходных водоёмах, образовавшихся в затопленных карьерах. Например, на карьере в черте г. Майский был выявлен комплекс из 5 видов: *S. vulgatum*, *S. depressiusculum*, *S. sanguineum*, *S. pedemontanum*, *S. tibiale*. Доминируют первые 2 вида, причем их лидерство по численности меняется в разные годы.

Отмеченная тенденция к сокращению числа симпатричных видов, относящихся к одному роду и сходных по своим экологическим требованиям, соответствует известному экологическому правилу, называемому иногда “принципом видо-родового представительства Иллиеса [13].

Другим важнейшим биотическим фактором, во многом определяющим распространение любых групп животных, является пища. Правда, стрекозы относятся к хищникам с очень широким пищевым спектром и существует точка зрения, что пища для них не является существенным биотическим фактором, способным влиять на их распределение [14].

Считается, что в результате полифагии стрекоз и их способности переключаться на другие виды корма, они обычно должны быть в достатке обеспечены пищей. Вместе с тем пищевые ресурсы стрекоз бывают нестабильны и их запасы могут сильно варьировать в зависимости от ландшафта, сезона, циклов увлажнения, специфики динамики численности отдельных видов жертв, погодных и других условий.

Выше были приведены примеры того, как на Кавказе с ухудшением кормовой базы личинок стрекоз по мере подъема в горы резко снижается их видовое разнообразие. В водоемах высокогорья с их скудным населением гидробионтов может существовать только один вид стрекоз – *Aeshna cyanea*, хотя преадаптации к обитанию высоко в горах имеет целый ряд северных видов из родов *Leucorrhinia*, *Somatochlora*, *Cordulia*, *Coenagrion*, *Lestes*.

Однако недостаточная кормовая база в совокупности с конкуренцией с более крупным и сильным представителем рода *Aeshna* практически исключают возможность обитания здесь других видов стрекоз.

К важным биотическим факторам можно также отнести паразитарные связи стрекоз, но, к сожалению, для Средиземноморья эта проблема практически не изучена.

Стрекозы также участвуют в биотических связях другого рода, где они становятся жертвами не опосредованно, а непосредственно, когда их съедают другие животные. Здесь особую роль играет каннибализм, когда более мелкие виды или младшие личиночные возраста становятся добычей более крупных представителей своего же отряда. Это явление имеет выход на внутри- и межвидовые отношения через изменение плотности популяций стрекоз-жертв.

Очень часто стрекозы становятся жертвами птиц, особенно во время выплывания личинок из воды и последней линьки, когда они практически беззащитны. По нашим наблюдениям на Кавказе стрекозы всех видов становились жертвами щурок, чаек, крачек, трясогузок, ласточек-береговушек, воробьев, мелких соколов и многих других птиц.

Средиземноморье в целом и Кавказ в частности послужили важнейшим центром формирования человеческих цивилизаций. На протяжении многих тысячелетий люди заселяли и осваивали этот регион, до неузнаваемости изменяя его природные комплексы.

Кардинальное преобразование ландшафтов приводило к глубоким перестройкам растительного и животного мира, в том числе должно было сказываться на его одонатофауне. Потребность человека в воде для питья, бытовых нужд и орошения приводила к первоочередным воздействиям на пресноводные водоемы – места обитания стрекоз.

Естественно, история не сохранила прямых свидетельств изменения фаун стрекоз под влиянием человека, но косвенные тому доказательства все-таки имеются. Если проанализировать видовое разнообразие стрекоз в разных районах Средиземноморья, то легко убедиться в корреляции в видовом богатстве региональных фаун с давностью и интенсивностью заселения соответствующих регионов человеком.

Наименее бедна видами (44) дельта Нила – древнейшая цитадель хозяйственно активной цивилизации в Средиземноморье. Бедность и “фаунистическая безликость” этой территории явно не вяжутся с её тропическим климатом и изобилием водоемов в нильской дельте, что создает наилучшие природные условия для стрекоз в сравнении с любыми другими районами Средиземноморья.

Парадоксально, но в дельте Нила почти нет эндемиков, хотя длительная изоляция окружающими пустынями этой природной системы неизбежно должна была вести к формообразовательным процессам. Можно предположить, что изначальная аборигенная одонатофауна нильской дельты практически исчезла под влиянием полного антропогенного преобразования гидрографической сети и буквально каждого водоема на этой территории. Современная фауна стрекоз дельты Нила почти не сохранила автохтонных элементов и состоит в основном из широко распространенных эврибионтных видов, способных существовать в этих нестабильных и неоптимальных условиях.

Следом идут Апеннинский (63 вида) и Балканский (64 вида) полуострова – родина мощнейших античных цивилизаций. Общеизвестны масштабы преобразований природы человеком в этой части Средиземноморья, что также неизбежно привело к обеднению флоры и фауны, включая стрекоз.

Далее следуют Атласские горы (66 видов) – второй, после дельты Нила, по масштабам заселения человеком район в Африканском Средиземноморье; и Армянское нагорье (70 видов) – территория древнего государства Урарту и

других наиболее развитых цивилизаций в Азиатском Средиземноморье.

Последним в этом хорошо скоррелированном ряду стоит Иранское нагорье (93 вида) – наименее заселенный на протяжении всей человеческой истории регион Средиземноморья. В данном случае парадокс ситуации заключается в том, что Иранское нагорье, обладающее наиболее богатой одонатофауной, имеет наихудшие условия для существования стрекоз в силу высокой аридности и континентальности климата этой территории.

Из этого сравнительного обзора возникает естественное предположение, что человеческая деятельность уже с древних времен была главным лимитирующим фактором в распространении стрекоз и сохранении исторически сложившихся одонатофаун. Однако современная техническая цивилизация и на много порядков возросшая численность человечества многократно усилила действие антропогенных факторов на природу.

По сравнению с природными, антропогенные факторы действуют очень быстро и мощно. При всем многообразии и неоднозначности этих факторов по влиянию на стрекоз они делятся на две противоположно действующие группы.

Первая из них – отрицательные факторы, прежде всего уничтожение мест обитания стрекоз человеком или их загрязнение, прежде всего химическое. Для отдельных видов это приводит к дроблению и сокращению ареалов, а иногда и полному исчезновению вида на больших территориях. Для населения стрекоз и локальных одонатофаун в целом последствием воздействия на них ухудшения мест обитания оказывается их обеднение, а иногда и полное разрушение, в результате чего на отдельных водоемах или на более крупных территориях стрекозы исчезают совсем или их видовое разнообразие снижается до нескольких или даже единственного вида, наиболее устойчивого к негативному воздействию человеческой деятельности.

Вторая группа антропогенных факторов благоприятна по своему влиянию на распространение стрекоз – это создание новых или улучшение прежних водоемов, что приводит к появлению новых мест обитания стрекоз. В условиях умеренного климата при достаточном уровне обводненности влияние этого фактора незначительно, но в аридных регионах он становится значимым и способен обеспечить расширение ареалов видов и обогащение локальных одонатофаун.

Положительная роль искусственных водоемов в расселении стрекоз относится к немногим, если не единственному, исключениям из правила негативности воздействия на природу антропогенных факторов. Причём к благопри-

ятым для стрекоз можно отнести создание только небольших по размеру искусственных водоёмов. Иная ситуация с малыми водоёмами, появление которых можно рассматривать как создание новых мест обитания для множества гидробионтных и амфибионтных видов и, следовательно, расценивать это как своеобразное биотехническое мероприятие. Примечательно, что часто эти водоёмы создаются не специально, а возникают стихийно в результате заполнения водой карьеров, придорожных канав и других выемок грунта.

Таким образом, человек в этих ситуациях лишь провоцирует природный процесс появления и становления водного биоценоза, чисто механически создавая ложе будущего водоёма. В других случаях водоёмы создаются специально: пруды, оросительные каналы, отстойники и другие гидротехнические сооружения.

Как уже отмечалось выше, наш опыт работы на Кавказе и анализ литературы по другим территориям позволил прийти к выводу, что создание мелких искусственных водоёмов может приводить не только к узко-локальному повышению биоразнообразия, но и существенно влиять на географическое распространение целых групп животных, в частности, отряда стрекоз.

Фауна стрекоз Северного Кавказа и Предкавказья в первых десятилетиях текущего столетия была подробно изучена рядом исследователей, прежде всего А.Н.Бартеневым, описавшим одонатофауну этого региона более, чем в двух десятках своих публикаций. Впоследствии Б.Ф.Бельшевым и А.Ю.Харитоновым [15], по литературным данным был проведен зоогеографический анализ этой фауны, имевшей, судя по публикациям, вполне бореальный облик. В результате очень принципиальная высококоранговая зоогеографическая граница между Голарктической и Субголарктической областями Бореального фаунистического царства была проведена по южным склонам Большого Кавказского хребта.

Однако наши работы по стрекозам, выполненные в самые последние годы [10, 11, 12; 16, 17] показали, что фаунистический облик этой территории к концу XX века претерпел большие изменения. Был выявлен целый комплекс южных: средиземноморских и центрально-азиатских видов стрекоз, не отмечавшихся в этом регионе предшествующими авторами. Среди них особенно интересны находки *Anaciaeschna isosceles*, *Hemianax ephippiger*, *Selysiotthemis nigra*, *Lindenia tetraphylla*, *Orthetrum anceps*, *Crocotthemis erythraea*, *Sympetrum tibiale*, *S. meridionale*, *Coenagrion scitulum* и некоторые другие. Эти крупные фаунистические изменения нельзя отнести только за счет возможной перемены климата, так как наряду с многочис-

ленными южными элементами, проникающими в регион, в нем остались и все северные виды, указывавшиеся для этих мест ранее.

Главной причиной произошедших изменений мы считаем появление на данной территории множества искусственных водоёмов, создавших места обитания стрекоз и позволивших многим видам, заселившим их, существенно изменить границы своих прежних ареалов. При этом поток мигрантов шёл в основном с юга, так как климатические условия Северного Кавказа и Предкавказья для них вполне благоприятны, но существовавший прежде острый дефицит мест обитания не позволял им освоить эту территорию.

С учётом новых фаунистических материалов зоогеографическая граница между Голарктической и Палеосубтропической (Субголарктической) областями, установленная на основании распространения стрекоз, должна быть смещена к северу примерно на 200-250 км. Насколько вновь созданные места обитания благоприятны для стрекоз, можно судить по результатам нашего обследования небольшого карьера в поселке Майском Кабардино-Балкарской республики. Этот водоём площадью около 2,5 га возник на наших глазах немногим более двадцати лет назад при заполнении водой понижения рельефа, возникшего от выемки гравия на строительные нужды. За два десятилетия на водоёме сложился богатый и разнообразный комплекс более, чем их из 20 видов стрекоз, причем один из них *Sympetrum tibiale* – оказался новым в одонатофауне Северного Кавказа.

Специальные наблюдения на этом водоёме на протяжении четырёх сезонов показали, что сложившийся на нем комплекс видов стрекоз относительно устойчив и сбалансирован, популяции многих видов стабильны и многочисленны. Менее детальное обследование других бывших карьеров дало аналогичные результаты, более того, искусственные водоёмы оказались намного богаче видами, чем естественные.

Подобное явление отмечено и в Средней Азии, где водоёмы искусственной оросительной системы (арыки, каналы) служат основными местами обитания личинок стрекоз и играют главенствующую роль в распространении этих насекомых [18]. Факты быстрой колонизации вновь созданных водоёмов подтверждают высокую вагильность стрекоз, их экологическую пластичность и способность быстро осваивать новые места обитания, меняя тем самым структуру, а иногда и границы ареалов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате обсуждения роли основных экологических факторов в распространении стрекоз можно сделать следующие заключения.

Распространение стрекоз в первую очередь зависит от наличия подходящих для развития их личинок водоёмов. Для большинства видов это прежде всего старицы рек, мелководные пресные озера, пруды и другие искусственные водоёмы, степень проточности воды в которых может быть различной. Выбор определенного типа водоёма связан с закономерностью распространения видов по широте и высоте и подчиняется правилу смены стадий, которое для стрекоз формулируется следующим образом: как у южных границ распространения, так и у подножия гор, виды предпочитают проточные и полупроточные водоёмы; как с продвижением на север ареала, так и в горы, виды переходят на полупроточные и стоячие водоёмы; как у северной границы ареала, так и высоко в горах виды селятся исключительно на непроточных, стоячих водоёмах.

Главный абиотический фактор, сдерживающий распространение стрекоз к северу - температурный режим. Он же, по-видимому, является для некоторых видов сдерживающим фактором и при продвижении их на юг, проявляясь, скорее всего, через возникающий при высоких температурах резкий дефицит кислорода в воде.

Важная роль принадлежит внутри- и особенно межвидовым взаимодействиям стрекоз друг с другом, которые, в частности, реально находят своё воплощение в образовании определенных для каждого конкретного водоёма сочетаний. Механизм этих взаимодействий еще предстоит выяснить, но скорее всего они занимают видное место в формировании структуры и границ ареала.

Антропогенные факторы по силе и скорости своего воздействия становятся основной силой, преобразующей ареалы видов и состав региональных одонатофаун, а в конечном итоге определяющей их судьбу.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Фасулати К.К.* Полевое изучение наземных беспозвоночных / М.: Высшая школа, 1971. - 424с.
2. *Борисов С.Н.* Фауна и экология стрекоз Таджикистана. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. -Новосибирск. 1987. -23 с.
3. *Борисов С.Н.* О высотном распространении стрекоз в Памиро-Алае // Проблема экологии горных регионов (Всесоюз. научно-практ. конф., 9-13 окт. 1989 г.). - Душанбе, 1989. - С. 30-38.
4. *Городков К.Б.* Трехмерная климатическая модель потенциального ареала и некоторые ее свойства. I // Энтомол. обозр. - 1985. - Т. 64. - Вып. 2.-С. 295-310.
5. *Городков К.Б.* Трехмерная климатическая модель потенциального ареала и некоторые ее свойства. II // Энтомол. обозр. - 1986. - Т. 65. - Вып. 1.-С. 81-95.
6. *Харитонов А.Ю.* Бореальная одонатофауна и экологические факторы географического распространения стрекоз: Дис. ... докт. биол. наук. - Новосибирск, 1990. -531 с.
7. *Бей-Биенко Г.Я.* Смена местообитаний наземными организмами как биологический принцип // Журн. Общ. биол. — 1966. — Т. 27. - № 1. - С. 5- 52.
8. *Чернов Ю.И.* Географическая зональность и животный мир суши // Зоол. журн. - 1968.- Т. 47. - № 7. - С. 973-989.
9. *Чернов Ю.И.* Природная зональность и животный мир суши. - М: Мысль, 1975.-222 с.
10. *Кетенчиев Х.А., Попова О.Н.* Стрекозы (Odonata) степной зоны КБР // Вестник КБГУ, сер. хим.-биол. науки, - Нальчик, 1996, - Вып. 1.-е. 117- 120.
11. *Кетенчиев Х.А., Козьминов С.Г.* Влияние экологических факторов среды на население личинок стрекоз в водоёмах Центрального Кавказа // Тез. докл. XIII межресп. науч.-практ. конф. - Краснодар, 2000. — с. 145-147.
12. *Попова О.Н.* Стрекозы рода *Sympetrum*. Дис. ... канд. биол. наук. Но-восибирск, 1999. - 261 с.
13. *Реймере Н.Ф.* Экология. - М., 1994. - с. 367.
14. *Бельшев Б.Ф.* Стрекозы Сибири. Т. 1. -Новосибирск: Наука, 1973. - 620с.
15. *Бельшев Б.Ф., Харитонов А.Ю.* О зоогеографических соотношениях в районе Кавказского хребта // Изв. Сиб. отд. АН СССР. Сер. биол. - Новосибирск, 1983. -Вып. 1. -С. 85-89.
16. *Кетенчиев Х.А., Козьминов С.Г.* К экологии и биологии личинок стрекоз предгорной зоны Кабардино-Балкарии // Актуальные вопросы экологии и охраны природы экосистем южных регионов России и сопредельных территорий / Тез. докл. XI межресп. науч.-практ. конф. - Краснодар, 1998.- С. 152-153.
17. *Popova O.N.* Dragonflies of the Caucasus // Abstr. papers XIV International Symposium of Odonatology (Maribor, Slovenia, July 12-23, 1997). - Maribor, 1997. - P. 31.
18. *Борисов С.Н.* Стрекозы (Insecta, Odonata) Средней Азии и их адаптивные стратегии: дис. ... докт. биол. наук: 03.00.09 / Сергей Николаевич Борисов. - Новосибирск, 2007. - 374 с.

**ECOLOGICAL AND BIOLOGICAL FACTORS OF THE GEOGRAPHICAL DISTRIBUTION
OF DRAGONFLIES OF THE MEDITERRANEAN FAUNAL SUBREGION**

© 2018 Kh.A. Ketenchiev, M.Sh. Srukova, T.V. Tapova, Z.Kh. Gemueva

Kabardino-Balkarian State University, Nalchik

The article presents the results of the study of ecological and biological factors of geographical distribution of Mediterranean dragonflies faunal subdomain. Based on the study of climatic, topographical and biological features of the regularities of the distribution of dragonflies Distribution depends primarily on the temperature, which, along with humidity, is the main climatic factor. The dependence of dragonfly distribution on temperature is evident in their latitudinal-zonal and vertical-belt distribution. Seasonal conditions of the Northern part of the species range are very similar to those in the mountains. Under such conditions, the vertical variability of the summer duration is largely similar to latitudinal and depends on the average annual air temperatures. By its duration, the water preimaginal phases occupy the main part of the time in the life cycles of dragonflies. Therefore, the characteristics of the aquatic environment, along with the climate, are one of the decisive environmental factors determining the spread of dragonflies. The shortage of suitable water bodies is the most important limiting factor in the spread of dragonflies. Choosing in different parts of the area different degrees of warming standing or flowing water, different populations of the same species are able to gain the necessary amount of ontogenesis effective temperatures, allowing them to exist within a wide gradient of thermal and other factors. This gives many of their species the ability to form and maintain vast three-dimensional habitats. Of the many biotic relationships, interspecies interactions are the most important. Simpatichnyu the totality of different species of dragonflies has become accepted to call "odontogenic". Another important biotic factor, which largely determines distribution, is food. However, dragonflies are predators with a very wide food spectrum and there is a point of view that food for them is not a significant biotic factor that can affect their distribution. Compared with natural, anthropogenic factors act very quickly and powerfully. With all the diversity and ambiguity of these factors on the impact on dragonflies, they are divided into two opposite groups: negative factors, primarily the destruction of habitats and positive - the creation of artificial reservoirs.

Keywords: dragonflies, the Mediterranean, geographic distribution, environmental factors, habitat, spatial distribution, anthropogenic factors, adaptation, larvae, Paleocastritsa region, the optimum and the Caucasus.

*Khasan Ketenchiev, Doctor of Biology, Professor, the
Head of General Biology, Biodiversity and Geoecology
Department. E-mail: h_a_k@mail.ru*

*Zukhra Gemueva, Graduate Student at the General
Biology, Biodiversity and Geoecology Department.
E-mail: meniki0510@mail.ru*

*Madina Srukova, Undergraduate of General Biology,
Biodiversity and geoecology Department.*

E-mail: meniki0510@mail.ru

*Tereza Tapova, undergraduate of General Biology,
Biodiversity and Geoecology Department.*

E-mail: meniki0510@mail.ru