

Цикличность многолетних изменений плотности популяции стрекозы *Libellula quadrimaculata* L., 1758 (Odonata, Libellulidae)

Cyclicality of perennial changes in the density of the dragonfly population *Libellula quadrimaculata* L., 1758 (Odonata, Libellulidae)

А.Н. Ердаков
L.N. Erdakov

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

Ключевые слова: четырёхпятнистая стрекоза, популяционные колебания, спектр ритмов, цикличность численности, внешний синхронизатор.

Key words: four-spotted dragonfly, population fluctuations, range of rhythms, recurrence of number, external synchronizer.

Резюме. Проведён расчёт спектров колебаний плотности популяции четырёхпятнистой стрекозы по опубликованным сведениям с 1969 до 2009 гг. [Ророва, Kharitonov, 2010]. Он имеет семь гармонических составляющих, среди которых доминирует по мощности 6,7-летняя периодичность. В средних частотах наблюдается 11,8-летний ритм. Остальные гармонические составляющие характерны для высокочастотной области спектра. В порядке убывания мощности это: 3,4-, 4,3-, 2,3- и 2,7-летние ритмы. У популяции имеется хорошее согласование с важными для неё изменениями как погодных, так и гидрологических условий. Динамика её плотности согласована с многолетними колебаниями осадков, а также с изменением площади поверхности зеркала озера Чаны. Даже у внешних воздействий, ход которых не синхронен изменениям плотности, могут быть гармонические составляющие пригодные для подстройки к ним соответствующих по периоду ритмов стрекозы.

Abstract. Based on the data published in 1969–2009 [Pорова, Kharitonov, 2010], a spectrum of the density population fluctuation of Four-spotted Chaser (*Libellula quadrimaculata*) has been calculated. The resulted spectrum shows seven harmonic components, of which the 6.7-year periodicity predominates by its strength. In the middle frequencies, there is an 11.8-year rhythm. The remaining harmonic components are typical of the high-frequency region of the spectrum. In the order of decreasing their strength, these are 4.3, 3.4-, 2.7- and 2.3-summer rhythms. The dragonfly population is well-coordinated with changes of both the weather and hydrological conditions that are important for it. The dynamics of its density is in agreement with perennial precipitation fluctuations, as well as with changes in the surface area size of Lake Chany. Even external influences, of which the course is not synchronous with density fluctuations, may have harmonic components that could be adjustable for corresponding rhythms of the dragonfly.

Введение

Популяции четырёхпятнистой стрекозы проявляют сильные колебания своей плотности, кроме того,

для вида известны массовые перелёты, которые давно привлекают внимание исследователей. Так, замечают О.Н. Попова и А.Ю. Харитонов [Pорова, Kharitonov, 2010], на Европейской территории, за 200-ти лет наблюдалось более 20 перелётов этих стрекоз [Bemmelen, 1854; Hagen, 1861; Fraenkel, 1932; Corbet, 1999]. В среднем это примерно один перелёт в десятилетие, хотя о цикличности такого явления не упоминается.

Предлагаемые причины возникновения перелётов, опираясь на свои наблюдения и литературные данные, описывал Б.Ф. Бельшев [Belyshev, 1963]. Для объяснения этих миграций, он предлагал [Pорова, Kharitonov, 2010, p. 232], что, поскольку рост численности популяции вызывается несколькими предшествующими годами благоприятных условий личиночного развития; то при достижении высокого уровня численности должен произойти одновременный массовый выплод имаго. Синхронизацию метаморфоза может обеспечить также затяжная холодная весна, приводящая к накоплению в водоёмах большого числа готовых к окрылению личинок, после этого резкое потепление может спровоцировать одновременное появление множества имаго.

В статье О.Н. Поповой и А.Ю. Харитонов [Pорова, Kharitonov, 2010] показаны многолетние изменения плотности популяции этой стрекозы в районе озера Чаны, но основное внимание авторов уделено не закономерностям изменений численности в популяции, а разбору самого феномена перелётов и их возможных причин. Правда, предлагается обратить внимание на связь изменений водного баланса озера с динамикой плотности стрекоз как возможной её причины. Остались не рассмотренными циклические процессы динамики плотности, хотя их легко обнаружить при вторичной переработке представленных материалов. Тогда возможна оценка проявления автогенных ритмов плотности, обыч-

ных при плотностно-зависимых процессах. Практически их обнаруживают в популяции любого зоологического вида [Zhigal'skii, Kshnyasev, 2000; Ardashev, Molotkov, 2004; Nikitin et al., 2005; Zhdanova, Frisman, 2005]. Выявив такие циклы, можно более точно установить синхронизацию некоторых из них с важными для вида природно-климатическими факторами. Число исследований, посвящённых изучению механизмов, ведущих к появлению автоколебаний в динамике численности, неуклонно растёт [Duvanov et al., 2009; Zhigal'skii, 2013; Frisman et al., 2014; Kiselev, 2014; Popova et al., 2016]. Предлагаемая работа продолжает это направление поиска. Многолетняя динамика плотности популяции здесь представлена как полигармонический процесс многих взаимодействующих ритмов.

Дальнейшая обработка опубликованных материалов [Popova, Haritonov, 2010] заключается в перенесении приводимых данных о динамике плотности популяции четырёхпятнистой стрекозы с временной шкалы на частотную. Тогда становится возможным как выявление автогенных ритмов в популяции этой стрекозы, так и поиск природных многолетних ритмов синхронных найденным, популяционным.

Любые природные (например, климатические) ритмы также представляют собой полипериодические процессы. Для сравнения с цикличностью динамики численности стрекозы в них также придётся выявлять периодические составляющие. Сложный полипериодический процесс на шкале времени выражен неправильной формы кривой — хронограммой.

Итак, целью исследования было описание совокупности колебаний, присущих многолетней динамике плотности популяции четырёхпятнистой стрекозы. Для реализации этой цели решались следующие задачи:

— оценка корреляционных связей динамики многолетней плотности популяции с некоторыми природно-климатическими колебаниями;

— определение частотного спектра циклов плотности популяции, исходя из данных хронограммы описанной О.Н. Поповой и А.Ю. Харитоновым [Popova, Haritonov, 2010];

— расчёт параметров ритмов многолетней динамики численности четырёхпятнистой стрекозы в районе озера Чаны;

— расчёт спектральных параметров многолетних колебаний нескольких климатических и гидрологических факторов для выяснения возможных внешних синхронизаторов ритмов популяции.

Кроме того, ещё одной важной задачей работы было показать, как с помощью дополнительной обработки опубликованных материалов получить новую интересную информацию. Это имеет значение ещё и потому, что во множестве публикаций приводятся данные, которые авторы использовали лишь частично, а бывает, что и вся публикация состоит из собранных в поле измерений, часто многолетних.

Материал и методы

Материал собран О.Н. Поповой и А.Ю. Харитоновым в период с 1969 по 2009 гг. на базе Чановского стационара Института систематики и экологии животных СО РАН, расположенного на Барабинском участке Западно-Сибирской лесостепи в районе озера Чаны. Динамика сборов опубликована [Popova, Haritonov, 2010].

Авторы применяли стандартные методы исследований плотности популяции, подробно описанные в работе [Popova, Haritonov, 2010].

Основой для вторичной обработки материала явились данные, о динамике плотности популяции стрекозы и многолетнем изменении водного баланса озера. Они приведены на рисунке 1 [Popova, Haritonov, 2010].

Кроме того, сведения о многолетних колебаниях уровня оз. Чаны взяты из работы Догановского [Doganovskii, 2007]. Из этого исследования взят длинный ряд изменений уровня озера Чаны с 1900 по 1972 гг. Другие гидрологические характеристики заимствованы из работы В.М. Савкина с соавторами [Savkin et al., 2005]: сведения по водному балансу с 1976 по 2007 гг.; данные по площади зеркала с 1972 по 2000 гг.; динамика прироста уровня с 1983 по 1999 гг. Из данных местной гидрометеостанции выбраны показатели динамики температуры за период с 1974 по 2005 гг.

Для оцифровки графиков использован сайт: <http://arohatgi.info/WebPlotDigitizer/app/>.

Полученные из приведённых литературных источников материалы исследовались на содержание скрытых гармонических составляющих.

Проведение счётных операций сделано с помощью программ спектрального анализа, они находятся в собственности ИСиЭЖ СО РАН. Оценка спектральной плотности мощности проводилась методом Уэлча (Welch) [Marple, Jr., 1990]. Все расчёты выполнены с использованием свободной системы для математических вычислений GNU Octave [GNU Octave. <http://www.gnu.org/software/octave/>, GNU Octave. http://ru.wikipedia.org/wiki/GNU_Octave], которая использует язык высокого уровня и представляет интерактивный командный интерфейс для решения различных линейных и нелинейных математических задач. В частности для оценивания СПМ методом Уэлча (Welch) использовалась функция `pwelch` из пакета расширений Octave-Forge [<http://octave.sourceforge.net/signal/function/pwelch.html>].

Для удобства работы пользователей разработан интерфейс, позволяющий проводить обмен данными и всю обработку, включая выбор размера и количества окон, графическое представление данных и т.п. в диалоговом режиме.

Для трендов проверяли гипотезу об отличии коэффициентов от нуля и рассчитывали коэффициент детерминации R^2 . Полученные значения отражаются в тексте только в том случае, когда нулевая гипотеза

теза о равенстве обоих коэффициентов регрессии нулю отбрасывается. В противном случае линейная регрессия исключается из модели процесса.

Для статистической обработки использован пакет программ Past.

При оценке синхронности в динамике численности и гидроклиматических процессов использовался коэффициент ранговой корреляции, так как сравниваемые ряды в абсолютном большинстве имели распределение, отличающееся от нормального.

Результаты

Оцифровкой хода изменений плотности стрекозы четырёхпятнистой и водного баланса за те же сроки (рис. 1) получены временные ряды этих процессов, которые и применялись для дальнейших расчётов.

Статистические характеристики. Среднегодовая популяционная плотность четырёхпятнистой стрекозы имела небольшой размах варьирования, если сравнивать её с другими видами, также формирующими массовые размножения. Так, коэффициент вариации средней плотности у соснового шелкопряда (*Dendrolimus pini*) в лесах Российской Федерации составил 66,52 %, у шелкопряда-монашенки (*Lymantria monacha*) он был ещё больше — 88,99 %, и несколько меньше у рыжего соснового пилильщика (*Neodiprion sertifer*) — 54,49 % [Koltunov, Erdakov, 2015]. На протяжении срока наблюдений плотность стрекозы практически сохраняла стационарность (рис. 1, табл. 1).

Для получения представлений о сходстве динамики изменения плотности с изменениями параметров климатических и гидрологических факторов на этой же территории в те же сроки проведены расчёты коэффициентов ранговой корреляции (табл. 2). Ранговая корреляция (коэффициент Спирмена) использована по причине отличия распределения от нормального по трём критериям (Shapiro-Wilk, Jarque-Bera, Monte Carlo).

Для корректного расчёта корреляционных отношений все имеющиеся данные были взяты на одном временном отрезке, его определял самый короткий из имеющихся рядов наблюдений. Это мониторинг прироста уровня, который проводился с 1983 по 1999 годы. Такая процедура обусловила значительное уменьшение длины всех прочих членов рассчитываемой корреляционной матрицы.

Динамика плотности популяции оказалась высоко коррелированной только с многолетним изменением осадков (табл. 2) с другими приведёнными в таблице природно-климатическими изменениями синхронности у неё не обнаружено. Однако если выйти за установленный временной отрезок и провести сравнение с другими изменениями, а это возможно для всех, кроме прибавления уровня озера, то можно получить ещё некоторые значимые корреляции. При сравнении динамики плотности популяции стрекоз с изменением площади поверхности зеркала за 36-летний срок получен высокий коэффициент корреляции ($r = 0,433$; $P_{0,05} \geq 0,38$). Динамика осадков при увеличении длины рядов повысила дос-

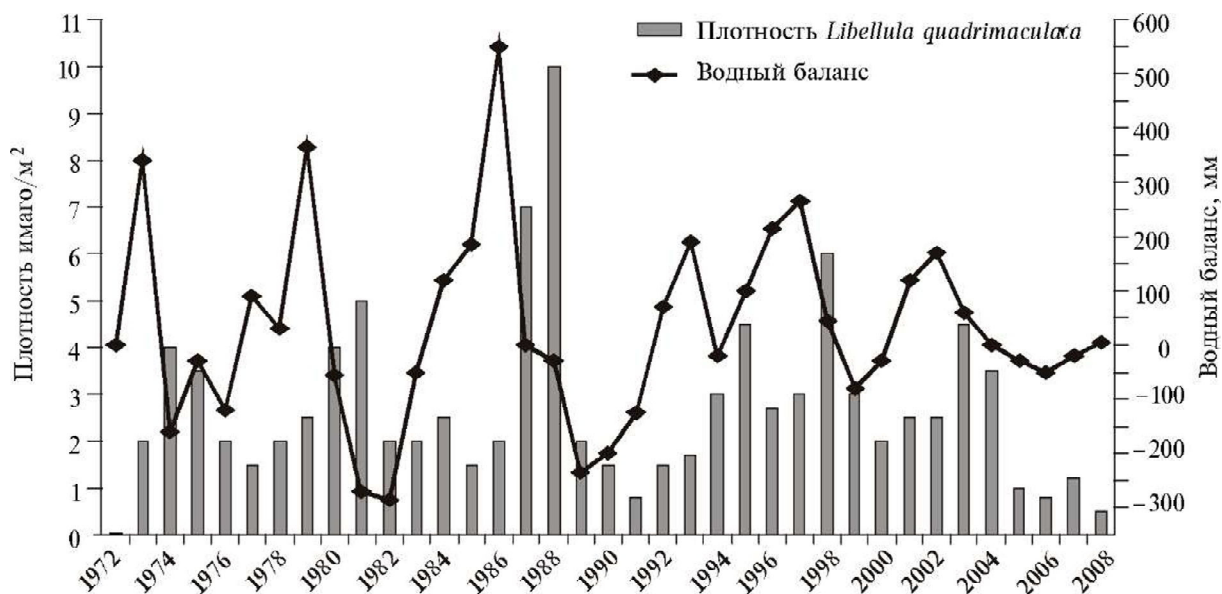


Рис. 1. Многолетняя динамика водного баланса оз. Чаны и плотность популяции *Libellula quadrimaculata* [Popova, Naritonov, 2010].

Fig. 1. Long-term dynamics of the water balance of Lake. Vats and population density of *Libellula quadrimaculata* [Popova, Naritonov, 2010].

Таблица 1. Статистические характеристики динамики численности популяции *L. quadrimaculata* на озере Чаны
Table 1. Statistical characteristics of population dynamics of *L. quadrimaculata* on lake Chany

Параметры	n	$M \pm m$	σ	Min	Max	CV	Тренд
Плотность	37	$2,73 \pm 0,307$	1,87	0,04	10	68,49	$3,223 - 0,032 * t; \alpha > 0,05$

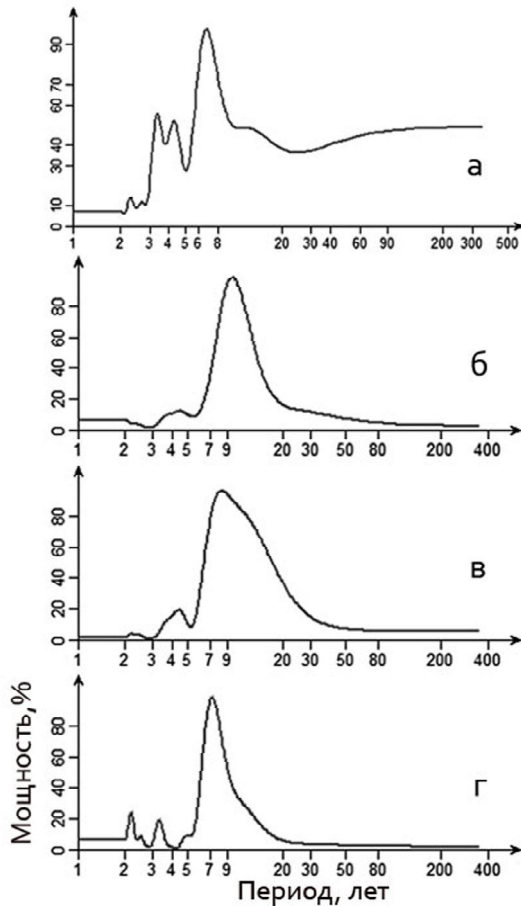


Рис. 2. Частотные спектры многолетней динамики плотности популяции *Libellula quadrimaculata* (а), осадков (б), зеркала (в) и водного баланса (г) оз. Чаны.

Fig. 2. Frequency spectra of long-term dynamics of population density of *Libellula quadrimaculata* (a), precipitation (б), mirror (в) and water balance (г) Lake Chany.

товерность до 1 % уровня ($c = 0,804; P_{0,01} \geq 0,49$). Остальные показатели не изменились.

Спектральные характеристики. Рассчитаны спектры колебаний плотности популяции стрекозы, а также колебаний некоторых природно-климатических и гидробиологических характеристик в её местобитании (табл. 3). Для визуального сравнения приведены графические изображения спектров динамики характеристик, имеющих высокую корреляцию с динамикой плотности популяции (зеркала озера Чаны и осадки в его окрестностях) и не имеющих (водный баланс) с плотностью значимой корреляционной связи (рис. 2).

На спектре колебаний плотности популяции можно увидеть 4 хорошо выраженных гармонических составляющих. Доминирует из них примерно 7–8-летний ритм изменений плотности, заметная мощность есть и у 3,5, 4,5-летних циклов. Возможно, имеется цикличность в 10-летней и более низкочастотной области, но установить визуально такие циклы на спектре не представляется возможным (рис. 2а).

Спектр многолетней цикличности осадков в районе исследований имеет доминирующий примерно 9-летний, тогда как на спектре колебаний плотности мощные периодические составляющие в этой полосе не отмечены. Однако на спектре осадков имеются небольшие пики в области 4,5-летних колебаний, соответствующие, в тех же полосах частот колебаниям плотности стрекоз (рис. 1б). На спектре колебаний площади зеркала озера доминирует примерно 8-летний ритм (рис. 1в), его пик с очень широким основанием, поэтому уточнить визуально значение цикла затруднительно. Здесь же имеется и примерно 4,5-летняя цикличность малой мощности, соответствующая такой же на спектре плотности. Доминирующая гармоника на спектре периодов водного баланса соответствует доминирующей и примерно 7-летней гармонике на спектре плотности (рис. 1г). Имеет этот

Таблица 2. Матрица коэффициентов ранговой корреляции динамики плотности популяции *L. quadrimaculata*, климатических и гидрологических факторов окрестностей озера Чаны (1983–99 гг.)

Table 2. Matrix of rank correlation coefficients of the dynamics of population density of *L. quadrimaculata*, climatic and hydrological factors of the area Chany lake (1983–99).

	Плотность	Баланс	Зеркало	Уровень	Осадки
Плотность	0				
Баланс	0,0942	0			
Зеркало	0,326	-0,492 *	0		
Уровень	-0,279	0,676 *	-0,777 *	0	
Осадки	0,703 *	0,392	0,152	-0,241	0
Температура	0,120	-0,536 *	0,295	-0,124	-0,286

* $P_{0,05} \geq 0,54$

спектр и другие периодические составляющие в 2- и 3-летних полосах частот, подобные заметны и на спектре плотности стрекозы.

Для уточнения колебаний плотности стрекоз, а также хода изменений осадков и температуры, характерных для района наблюдений рассчитаны параметры (период и мощность). Установлены они и для некоторых гидрологических характеристик водоёма (табл. 3). Это даёт возможность более детально сравнивать спектры, то есть оценивать возможности синхронизации цикличности плотности популяции и колебаний влияющих на неё местных факторов среды.

Обсуждение

Размах варьирования плотности популяции стрекозы мало отличим от такового у насекомых, дающих вспышки массового размножения, но за срок наблюдений динамика плотности оставалась стационарной, достоверного тренда не обнаружено. Большая синхронность изменений численности установлена даже на коротком отрезке времени (1983–99 гг.) с динамикой осадков. При увеличении объёма материала (длины рядов) оказалась высокая корреляция и с динамикой изменений площади водного зеркала. Показатели синхронности с другими внешними воздействиями были недостоверными, но это не означает, что колебания водного баланса или, например изменения температуры не воздействуют на динамику популяции.

Хронограмма изменений плотности популяции это интегрированное отражение нескольких циклических процессов, поэтому она имеет сложную кривую на шкале времени. То же самое можно сказать и о хронограммах любого из природных факторов. Они также содержат некоторое количество циклов, су-

перпозиция которых и даёт сложную кривую их изменений на шкале времени. Согласование сложного полифакторного процесса, каковым являются многолетние изменения плотности популяции, с другим, столь же не простым, представляется чисто случайным. Возможно, поэтому сам факт высокого коэффициента корреляции не говорит о наличии функциональной связи между процессами. Иное дело синхронизация отдельных колебаний плотности популяции с близкими к ним по периоду циклами среды. Это соображение и заставило с недоверием отнестись к результатам корреляционного анализа и сосредоточить внимание на рассмотрении частотного спектра колебаний плотности.

При расчётах частотного спектра получены параметры колебаний плотности (табл. 3). Для популяции четырёхпятнистой стрекозы в окрестностях озера Чаны характерен своеобразный спектр многолетних ритмов плотности популяции. Его наиболее мощные гармоники располагаются в области средних частот, кроме того, заметная мощность имеется у 3-летней гармонической составляющей. Все эти колебания изменений плотности популяции устойчивы, и такую устойчивость им могут придавать внешние циклы, сходные по периоду. Для выяснения возможных ритмоводителей для изменений плотности были рассчитаны спектры некоторых природных процессов на территории обитания популяции.

Немного о понятиях «ритмоводителя» и его связи с популяционным ритмом. Популяция представляет собой колебательную полигармоническую систему. Все её колебания эндогенны, их источник — в самой популяции. Если популяционные ритмы оказываются близкими по периоду к колебаниям внешних факторов, то происходит синхронизация этих колебаний (внешнего и популяционного), что придаёт последнему устойчивость. Устойчивость попу-

Таблица 3. Соотношение величины и мощности периодических составляющих многолетней динамики численности четырёхпятнистой стрекозы и динамики хода некоторых местных климатических и гидрологических факторов

Table 3. The ratio of the magnitude and power of the periodic components of the long-term dynamics of the four-spotted dragonfly number and the dynamics of the course of some local climatic and hydrological factors

Характеристика		Период год					
		10–15	7–9	4,4–6	3,5–4,3	2,5–3	2–2,4
Плотность популяции Тренд $P \leq 0,05$		11,8 0,49	6,7 0,70	4,3 0,51	3,4 0,53	2,7 0,24	2,3 0,27
Осадки Тренд $17,910 - 0,257 * t$; $R^2 = 0,224$; $P \geq 0,05$		—	9,6 2,16	4,4 0,76	—	—	—
Температура июня Тренд $P \leq 0,05$		14,2 1,71	9,1 0,27	4,4 1,85	3,4 1,31	2,9 1,15	2,2 1,04
ЧАНЫ	Уровень Тренд $P \leq 0,05$	10,1 97	—	5,3 78	3,6 53	2,8 26	2,3 44
	Баланс Тренд $P \leq 0,05$	—	7,1 85	4,9 26	3,2 37	2,5 25	2,2 42
	Зеркало Тренд $1428,648 + 7,020 * t$; $R^2 = 0,234$; $P \geq 0,05$	—	8,1 49	4,4 22	—	2,4 8	2,2 10

Примечание: верхняя цифра — период (лет), нижняя — мощность (амплитуда).

ляционного цикла, соответствующему природному процессу важному для популяции, позволяет своевременно изменяться характеристикам ее ритма. В этом смысле популяционное колебание, как и любой биоритм, выполняет важную функцию отсчёта времени (часов).

Так, в силу цикличности многие природные изменения оказываются «предсказуемыми» для популяции. Иллюстрацией этого может быть наблюдение О.Н. Поповой и А.Ю. Харитоновой [Popova, Haritonov, 2010] по поводу приспособления популяции четырёхпятнистой стрекозы к колебаниям водного баланса озера и пояснение механизма адаптации к нему. «Один цикл колебания уровня озера, связанный с его водным балансом, занимает в среднем около 8 лет. Численность стрекоз бывает максимальной через год-два после достижения максимального уровня воды. Это может быть объяснено тем, что в период подъёма уровня воды увеличивается количество водоёмов, и улучшаются условия обитания в них, то есть уменьшается летний и зимний дефицит кислорода, снижаются масштабы их пересыхания и промерзания. Это приводит к росту числа местообитаний и выживаемости личинок, в результате возрастает численность популяции стрекоз. В период падения уровня обводнённости снижается и численность стрекоз. В годы с наибольшей плотностью популяции стрекоз отмечена и их максимальная миграционная активность» [Popova, Haritonov, 2010, с. 234].

Так был рассмотрен всего один из природных циклов, к которому популяции имеет смысл приспособлять свои колебания численности. А между тем, корреляция баланса озера и плотности популяции практически отсутствует (табл. 2). Таких популяционных циклов обычно несколько, да и природных циклов значимых для жизни популяции множество. Некоторые из них рассчитаны и могут быть сравнены по периоду с популяционными циклами плотности четырёхпятнистой стрекозы (табл. 3). У колебаний водного баланса озера хорошо выражена 7,1-летняя цикличность. Это значительный по мощности ритм и у четырёхпятнистой стрекозы может синхронизироваться с ним близкая к 7-летней и самая мощная цикличность (табл. 3). Так этот популяционный ритм становится незатухающим. То же происходит и с высокочастотными колебаниями плотности популяции, они могут захватываться близкими по периоду ритмами и также позволяют синхронизировать популяционную цикличность с колебаниями водного баланса.

Итак, исходя из объяснений миграций, предложенных Б.Ф. Бельшевым (см. выше), благоприятные условия личиночного развития у личинок-наяд могут зависеть от совпадения колебаний их численности с ритмами гидроклиматических условий водоёма. Можно предположить, что в этом смысле адаптивными будут совпадение с колебаниями уровня водоёма, его зеркала и его водного баланса.

Колебания уровня озера могут поддерживать динамику плотности, синхронизируясь с ней в области

высоких частот, 3,6-, 2,9- и 2,3-летние колебания могут служить основой такой синхронизации (табл. 3). Важным фактором для водных личинок стрекозы может быть и ещё один гидроклиматический показатель — изменение площади зеркала озера. С некоторыми его колебаниями может быть достигнута синхронность высокочастотных ритмов плотности популяции, это 4,4- и 2,2-летние ритмы (табл. 3). Анализ корреляционных отношений такую информацию не даёт (табл. 2), все эти изменения не имеют значимых коэффициентов корреляции с динамикой плотности популяции.

Динамика изменений температуры воздуха, как и водного баланса, не согласована с ходом изменений многолетней плотности популяции. Коэффициент ранговой корреляции между ними далёк от значимого. Однако среди циклов плотности популяции имеется 6,7-, 4,3- и 3,4-летние, которые соответствуют близким по периоду и мощным колебаниям температуры (табл. 3). Так что популяция стрекозы имеет возможность подстраиваться, синхронизируя с ними многие из своих циклов. О такой адаптации к изменениям температуры у стрекозы расчёты корреляционных отношений не свидетельствуют. Значимой корреляционной связи между многолетней динамикой плотности и колебаниями изменений температурного режима не выявлено (табл. 2).

Кроме того, в объяснении миграций Б.Ф. Бельшев замечает, что колебание температуры также, видимо, может провоцировать одновременное появление множества имаго при резком потеплении. Синхронизация самых мощных колебаний плотности с температурными циклами (6,7-, 4,3- 3,4- и 2,3-летние), видимо, может служить этому подтверждением.

Возможны и более сложные взаимодействия в системе эндогенной цикличности — между существующими в ней колебаниями. Так, многолетняя динамика плотности популяции имеет в составе своих ритмов ещё и заметный по мощности 3,4-летний цикл, кратный основному — 6,8-летнему. Эта гармоника может быть использована для подстройки практически к любому природному циклу, ведь в спектре каждого из них имеется соответствующая по периоду гармоника (табл. 3). А кроме того, с её помощью возможна подстройка на обертонах к любому кратному ей природному циклу.

Так что популяционные спектральные характеристики многолетнего хода плотности четырёхпятнистой стрекозы свидетельствуют о больших возможностях для адаптации к цикличности внешних воздействий.

Выводы

Исходя из данных описанной О.Н. Поповой и А.Ю. Харитоновой [Popova, Haritonov, 2010] хронограммы, популяция четырёхпятнистой стрекозы в районе озера Чаны имеет шесть гармонических составляющих, среди которых доминирует по мощности

6,7-летняя периодичность. Кроме неё, в полосе средних частот наблюдается 11,8-летний ритм. Остальные гармонические составляющие характерны для высокочастотной области спектра. В порядке убывания мощности это: 3,4-, 4,3-, 2,3- и 2,7-летние ритмы.

Периодические составляющие многолетней динамики плотности популяции четырёхпятнистой стрекозы соответствуют значениям периодов многих важных для неё колебаний климатических и гидрологических факторов. Это даёт ей возможность адаптации к соответствующим внешним циклам, то есть факторы могут выступать датчиками времени для синхронизации и, тем самым, поддержания популяционной цикличности.

Динамика плотности популяции стрекоз согласована с многолетними колебаниями осадков, а также с изменением площади поверхности зеркала озера Чаны.

Циклы, близкие к популяционным, могут быть не только у факторов, ход которых коррелирует с многолетней динамикой плотности стрекозы. У внешних воздействий, ход которых не синхронен изменениям плотности, могут быть гармонические составляющие, пригодные для подстройки к ним соответствующих по периоду популяционных ритмов.

Статистически недостоверный коэффициент корреляции ещё не говорит об отсутствии синхронности в динамике двух полигармонических процессов.

Благодарности

Работа выполнена благодаря программному обеспечению А.В. Тарновского. Благожелательные консультации по биологии стрекоз получены от О.Н. Поповой, а направление исследования поддержано С.Н. Борисовым.

Литература

- Ardashev A.A., Molotkov V.E. 2004. Intrapopulation mechanisms of cyclical fluctuations in the number of herds salmon (physiological aspects). *Mathematical models // Vestnik DVO RAN*. No.5. P.14–18. [In Russian].
- Belyshev B.F. 1963. *Odonatologica fauna of Siberia*. Diss... doct. biol. nauk. Alma-Ata: Kazakhskii Gosudarstvennyi University. 972 p. [In Russian].
- Bemmelen A.A.van. 1854. Waarnemingen over het trekken van Insecten (Libelluliden, Lepidopteren en andere insecten) // *Hand. d. entomol.* Vol.3. P.81–103.
- Corbet P.S. 1962. *A biology of dragonflies*. London: Witherby. 247 p.
- Corbet P.S. 1999. *Dragonflies: Behaviour and Ecology of Odonata*. Colchester: Harley Books. 829 p.
- Doganovskii A.M. 2007. Level regime of lakes — an integral index of climatic and environmental change // *Society. Environment. Development (Terra Humana)*. No.1. P.103–110. [In Russian].
- Duvanova I.A., Khitsova L.N., Nedosekin Yu., Drozdova V.F. 2009. To population analysis of the mechanisms of population dynamics of field mouse (*Apodemus agrarius* Pall., 1777) in terms of Lipetsk region // *Volga. Ecol. Sib.* No.1. P.26–34. [In Russian].
- Erdakov L.N. 2011. *Biological rhythms: individual, population, community. The cyclic nature of living systems*. LAP LAMBERT Academic Publishing. GmbH & Co.KG. 152 p. [In Russian].
- Erdakov L.N., Telepnev V. 2015. *Dynamics of grouse birds (Tetraoninae Vigors, 1825) Western Siberia the Analysis of long-term cycles*, LAP LAMBERT Academic Publishing. GmbH & Co.KG. 188 p. [In Russian].
- Fraenkel G. 1932. *Die Wanderungen der Insekten // Ergebnisse der Biologie*. Bd.9. P.1–238.
- Frisman E.Ya., Neverova G.P., Kulakov M.P. Zhigal'skii O.A. 2014. Changing the dynamic modes in populations of species with a short life cycle: the results of the analytical and numerical study // *Mathematical biology and bioinformatics*. Vol.9. No.2. P.414–429. [In Russian].
- Hagen H.A. 1861. *Über Insektenzüge // Stettiner entomologische Zeitung*. Vol.21. P.73–83.
- <http://arohatgi.info/WebPlotDigitizer/app/>
- <http://octave.sourceforge.net/signal/function/pwelch.html>
- Kiselev S.V., Yamborko A.V. 2014. The dynamics of the population average (*Sorex caecutiens*) and revesby (*Sorex isodon*) in shrews in the basin of the Upper Kolyma // *Russian. Sib.* Vol.93. No.9. P.1106–1116. [In Russian].
- Koltunov E.V., Erdakov L.N. 2013. Cyclical long-term dynamics of population of nun moth (*Lymantria monacha* L.) in the Urals // *Evrziatskii Entomologicheskii Zhurnal (Euroasian Entomological Journal)*. Vol.12. No.6. P.587–593. [In Russian].
- Koltunov E., Erdakov L. 2015. Cyclicity of the population dynamics of forest phytophagous insects analysis of the cyclicity of outbreaks of mass reproduction. LAP LAMBERT Academic Publishing. GmbH & Co.KG. 208 pp. [In Russian].
- Marple S.L. 1990. *Digital spectral analysis and its applications*. M: Mir. 112 p.
- Nikitin A.Ya., Grechany G.V., Korzun V.M., Sosunova I.A. 2005. Two concepts of the mechanisms of population dynamics: a methodology for the selection // *Successes of modern science*. No.3. P.45–46. [In Russian].
- Popova O.H., Kharitonov A.Yu. 2010. Dynamics of population and migration of the dragonfly *Libellula quadrimaculata* L., 1758 (Odonata, Libellulidae) // *Evrziatskii Entomologicheskii Zhurnal (Euroasian Entomological Journal)*. Vol.9. No.2. P.231–238. [In Russian].
- Popova O.N., Haritonov A.Yu., Erdakov L.N. 2016. Cyclical long-term dynamics of the number of damselflies of the genus *Coenagrion* (Odonata, Zygoptera) in the basin of lake Chany // *Ecology*. No.1. P.62–70. [In Russian].
- Savkin V.M., Dvurechenskaya S.Ya., Saprykina Ya.V., Marusin K.V. 2005. Main hydrological-morphometric and hydrochemical characteristics of the Chany lake // *Siberian Ecological Journal*. No.2. P.183–192. [In Russian].
- Telepnev V.G., Erdakov L.N. 2014. Description of cyclicity of population dynamics in populations of capercaillie (*Tetrao urogallus* L., 1758) at long-term monitoring // *Siberian Ecological Journal*. No.5. P.703–710. [In Russian].
- Zhdanova O.L., Frisman E.Y. 2005. Dynamical regimes in the model Tolokonnikov of density-dependent selection // *Genetics*. Vol.41. No.11. P.1575–1584. [In Russian].
- Zhigal'skii O.A. 2013. Environmental regulation of populations of small mammals // *Successes of modern natural science*. No.2, P.61–64. [In Russian].
- Zhigal'skii O.A., Kshnyasev I.A. 2000. Population cycles of the European Bank vole in the range optimum // *Ecology*. No.5. P.376–383. [In Russian].