

*На правах рукописи*

**БОРИСОВ**  
**Алексей Сергеевич**

**СЕЗОННЫЕ ТРАНСШИРОТНЫЕ МИГРАЦИИ СТРЕКОЗ  
(ODONATA) В АФРО-ЕВРАЗИАТСКОМ РЕГИОНЕ**

**1.5.14. Энтомология**

**АВТОРЕФЕРАТ**  
диссертации на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

Новосибирск – 2026

Работа выполнена в Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Институт систематики и экологии животных Сибирского отделения Российской академии наук, лаборатория экологии беспозвоночных животных.

**Научный руководитель:**

**Новгородова Татьяна Александровна**, доктор биологических наук, Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт систематики и экологии животных Сибирского отделения Российской академии наук, главный научный сотрудник лаборатории экологии беспозвоночных животных.

**Официальные оппоненты:**

**Костерин Олег Энгельсович**, доктор биологических наук, Федеральное государственное бюджетное научное учреждение «Федеральный исследовательский центр Институт цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук», ведущий научный сотрудник лаборатории генетики и эволюции бобовых растений.

**Мутин Валерий Александрович**, доктор биологических наук, профессор, Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования «Амурский гуманитарно-педагогический государственный университет», профессор кафедры безопасности жизнедеятельности и естественных наук.

**Ведущая организация:**

Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования «Адыгейский государственный университет», г. Майкоп.

Защита состоится «\_\_»\_\_\_\_\_ 2026 г. в 12:00 часов на заседании диссертационного совета 24.1.119.01 (Д 003.033.01) на базе Института систематики и экологии животных СО РАН по адресу: 630091, г. Новосибирск, ул. Фрунзе, д. 11

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке и на сайте Федерального государственного бюджетного учреждения науки Института систематики и экологии животных СО РАН: <http://eco.nsc.ru/soiskateli.html>

Автореферат разослан «\_\_»\_\_\_\_\_ 2026 г.

Ученый секретарь  
диссертационного совета,  
кандидат биологических наук



Петрожицкая  
Людмила Владимировна

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

**Актуальность исследования.** Проблема миграций животных издавна вызывала пристальный интерес у исследователей всего мира (Williams, 1929; Kennedy, 1961; Southwood, 1962, 1977; Johnson, 1969; Taylor, 1986). Применение в исследованиях миграций животных радаров и изотопного метода позволило установить, что по масштабам переноса биомассы в ходе миграций насекомые значительно опережают млекопитающих и птиц (Holland et al., 2006; Chapman et al., 2015; May, 2019; Satterfield et al., 2020). Гигантское количество насекомых по всему миру совершают миграции между разными природными поясами планеты. При помощи радара было установлено, что только над южной частью Великобритании сезонные перемещения ежегодно совершают до пяти триллионов особей разных таксономических групп насекомых (Hu et al., 2016). Предполагается, что тысячи видов насекомых ежегодно совершают сезонные миграции, а количество мигрантов в глобальном масштабе может достигать  $10^{15}$ – $10^{16}$  особей. Значение таких миграций насекомых как части глобального явления массовых перемещений животных остается в значительной степени недооцененным. Причины, механизмы и адаптивная значимость массовых перемещений у насекомых по-прежнему остаются крайне слабо изученными (Satterfield et al., 2020).

Среди насекомых-мигрантов особое место занимают стрекозы. Легкоузнаваемый внешний облик и достаточно крупные размеры позволяют отслеживать их перелеты как визуально, так и при помощи специальных методов, таких как отлов орнитологическими сетями и ловушками (Борисов С.Н., 2015; Shapoval, Shapoval, 2017), а также радиопеленгация (Wikelski et al., 2006; Knight et al., 2019), которые недоступны или малоэффективны при изучении миграций мелких насекомых (мухи-сирфиды, мелкие чешуекрылые и др.). Кроме того, стрекозы играют важную роль в экосистемах. Во время вылета из водоемов, где проходит преимагинальное развитие этих амфибионтных насекомых, они переносят в наземные экосистемы большое количество различных веществ (Porova et al., 2017; Sentis et al., 2022). В ходе миграций, стрекозы также переносят тонны вещества на гигантские расстояния между разными природными поясами. Стрекозы-мигранты являются хорошим индикатором климатических изменений: повышение среднегодовых температур приводит к существенному расширению их ареалов в северном направлении (Heino et al., 2009; Ott, 2010; Boudot et al., 2021 и др.). В целом, стрекозы — одна из наиболее перспективных групп насекомых для изучения механизмов адаптивной значимости массовых перемещений, а также особенностей миграционных стратегий.

**Степень разработанности темы исследования.** Для стрекоз характерны разные типы миграций: аperiodические (факультативные) и регулярные (облигатные). В первом случае, стрекозы совершают миграции

лишь в отдельные годы, во втором — миграции являются неотъемлемой частью жизненного цикла и совершаются ежегодно. Наиболее интригующими и наименее изученными являются сезонные трансширотные миграции стрекоз (миграции разных поколений между разными природными поясами), характерные для отдельных видов (Борисов С.Н., 2012в, 2015). Несмотря на растущий интерес к данной теме, сведения о широтных миграциях стрекоз по-прежнему носят фрагментарный характер. Отчасти это объясняется низкой эффективностью традиционных методов (мечение с повторным отловом) для решения подобных задач (van Hardenbroek et al., 2012; Hobson et al., 2012a, 2018; Hobson, 2019). В последние годы для изучения миграций животных, в том числе и насекомых все чаще применяется изотопный метод (Hobson, 2012; Hobson, Wassenaar; 2018; Hobson et al., 2021; Stefanescu et al., 2016). Использование естественных маркеров, таких как содержание дейтерия ( $\delta^2\text{H}$ ) в метаболически инертных тканях насекомых, позволяет установить вероятную область географического происхождения мигрантов. Метод успешно апробирован при изучении миграций насекомых, в том числе стрекоз. Анализ стабильных изотопов водорода ( $\delta^2\text{H}$ ) был использован в Северной Америке при изучении миграций стрекоз *Anax junius* (Hobson et al., 2012a; Hallworth et al., 2018) и *Aeshna canadensis* (Schilling et al., 2021), а также *Pantala flavescens* на Индостане (Hobson et al., 2012b) и в Северо-Восточном Китае (Cao et al., 2018). В Палеарктике трансширотные миграции между разными природными (географическими) поясами предполагаются у четырех видов стрекоз: *Anax ephippiger*, *Anax parthenope*, *Pantala flavescens* и *Sympetrum fonscolombii* (Corbet, 1999; Борисов С.Н., 2015; и др.). Эти виды имеют обширные ареалы, охватывающие несколько континентов и разные климатические пояса по обе стороны экватора. Однако до настоящего времени оставалось неизвестным, откуда они прилетают в умеренные широты и куда в дальнейшем летят их потомки — особи летнего поколения и каковы их миграционные маршруты.

**Цель и задачи исследования.** Цель исследования — установить в афро-евразийском регионе сезонные трансширотные миграции четырех видов стрекоз (*Pantala flavescens*, *Sympetrum fonscolombii*, *Anax parthenope*, *A. ephippiger*) с помощью анализа стабильных изотопов водорода ( $\delta^2\text{H}$ ) и выявить особенности миграционных стратегий исследованных видов.

Для достижения цели были поставлены следующие задачи:

1. Установить изотопные показатели ( $\delta^2\text{H}$ ) стрекоз: 1) иммигрантов модельных видов, которые прилетают в Европейскую Россию и Среднюю Азию из южных частей ареалов; 2) особей летнего поколения — потомков иммигрантов, развившихся в умеренной зоне; 3) аборигенных видов стрекоз в предполагаемых натальных областях иммигрантов. Создать базу данных полученных изотопных значений ( $\delta^2\text{H}$ ).

2. Определить вероятные географические области происхождения стрекоз-иммигрантов путем сравнительного анализа с изотопными подписями ( $\delta^2\text{H}$ ) резидентных видов стрекоз в предполагаемых областях происхождения иммигрантов, а также используя глобальные изотопные карты осадков и изотопные карты вероятности происхождения иммигрантов.

3. Установить вероятные области миграций и оценить протяженность миграционных маршрутов модельных видов, выявить особенности структуры их ареалов.

4. Выявить особенности миграционных стратегий исследованных видов стрекоз.

**Научная новизна.** Впервые на основе анализа стабильных изотопов водорода ( $\delta^2\text{H}$ ) в афро-евразийском регионе установлены сезонные трансширотные миграции четырех видов стрекоз (*P. flavescens*, *S. fonscolombii*, *A. parthenope*, *A. ephippiger*). В весенне-летний период эти стрекозы прилетают из тропических/субтропических частей ареала в умеренные широты, где развиваются их летние поколения, которые осенью мигрируют в обратном направлении.

Для *P. flavescens* установлена обширная область миграций между Восточной Африкой и Аравией, Средней Азией и югом Индостана. При этом протяженность миграций двух поколений этого вида может превышать 14000 км, а одного поколения — 8000 км.

Предполагаемая область происхождения иммигрантов *S. fonscolombii* в умеренных широтах Евразии — Юго-Западная Азия. Область миграций простирается от Московской и Кировской областей, Южного Урала и юга Западной Сибири на севере ( $56^\circ$ – $58^\circ$  с.ш.) до Аравийского полуострова и побережья Аравийского моря на юге ( $26^\circ$ – $28^\circ$  с.ш.); протяженность миграционных маршрутов — 2000–4000 км.

У *A. parthenope* в Европейской России установлены сезонные миграции разных поколений, а также способность к зимнему развитию в северных частях ареала (область миграций: от Ленинградской и Новгородской областей России на севере ( $57^\circ$ – $59^\circ$  с.ш.) до регионов Северо-Восточной Африки и Юго-Западной Азии на юге ( $26^\circ$ – $28^\circ$  с.ш.); протяженность маршрутов достигает 2000–4000 км.

Вероятная область происхождения иммигрантов *A. ephippiger*, прилетающих на юг России — природный регион Сахель, расположенный южнее Сахары, и Юго-Западная Азия; протяженность маршрутов — до 4000 км.

Миграционные стратегии исследованных видов стрекоз имеют ряд особенностей, что обусловлено спецификой их распространения и температурными предпочтениями на преимагинальных фазах. Для «тропических мигрантов» (*P. flavescens* и *A. ephippiger*) характерны сезонные трансширотные миграции между тропическим и умеренным

поясами и закономерные миграции внутри тропического пояса; ареалы включают «область летнего вторжения» в умеренных широтах, где их обитание ограничено теплым периодом года. Для «субтропических мигрантов» (*S. fonscolombii* и *A. parthenope*) свойственны только сезонные трансширотные миграции между субтропическим и умеренным поясами. Обширная «область летнего вторжения» в северной части ареала характерна только для *S. fonscolombii*, у *A. parthenope* — не выражена или отсутствует, так как развитие личинок этого вида возможно и у северных пределов ареала. Сезонные трансширотные миграции стрекоз представляют собой механизм максимально полного использования ресурсов среды в пространстве и во времени, в том числе обитание у северных пределов ареала, где из-за температурных предпочтений на преимагинальной фазе, зимовка трех (из четырех исследованных) видов-мигрантов невозможна. Эти миграции являются также страховкой в случае деградации или исчезновения местообитаний личинок. Впервые создана база данных изотопных значений ( $\delta^{2}\text{H}$ ) иммигрантов и резидентных стрекоз в афро-евразийском регионе.

**Теоретическая и практическая значимость.** Полученные результаты существенно расширили имевшиеся знания о сезонных трансширотных миграциях насекомых между природными (климатическими) поясами и позволили выявить специфику адаптивных стратегий разных видов. В зависимости от условий среды стрекозы-мигранты способны оперативно осваивать новые территории, расширяя границы своих ареалов, что позволяет использовать их в качестве индикаторов климатических изменений. Материалы о миграциях стрекоз можно использовать в курсах лекций и при проведении практических занятий по зоологии беспозвоночных для студентов различных ВУЗов. База данных изотопных значений ( $\delta^{2}\text{H}$ ) стрекоз является важной основой для дальнейших исследований миграций стрекоз и других насекомых.

**Методология и методы исследования.** Одна из центральных проблем в изучении миграций насекомых — определение географической области происхождения мигрантов. Небольшие размеры насекомых по сравнению с птицами и млекопитающими ограничивают применение для них искусственных маркеров — различных меток, прикрепляемых к животным. Кроме того, вероятность того, что помеченная особь будет отловлена повторно, ничтожно мала. В этом случае очевидно преимущество использования естественных маркеров, таких как изотопный состав. В метаболически инертных тканях после их формирования (например, хитин крыльев стрекоз) отражается состав изотопов (или «isotopic signatures») тех местообитаний, где происходило развитие организма. Наличие четкой связи между содержанием изотопов водорода ( $\delta^{2}\text{H}$ ) у животных с величинами  $\delta^{2}\text{H}$  осадков тех регионов, где прошло их развитие, позволяет использовать глобальные изотопные карты осадков (isoscapes) для определения

вероятного географического происхождения мигрантов. Для определения вероятной географической области происхождения стрекоз-мигрантов модельных видов были установлены их изотопные подписи. В качестве естественного маркера использовали содержание дейтерия ( $\delta^2\text{H}$ ) в метаболически инертных тканях крыла. Изотопные подписи были также установлены и для аборигенных стрекоз, в том числе, в предполагаемых районах происхождения мигрантов.

#### **Положения, выносимые на защиту**

1. В афро-евразийском регионе для четырех видов стрекоз-мигрантов установлены сезонные трансширотные миграции между тропическим и умеренным поясами («тропические» мигранты: *Pantala flavescens* и *Anax ephippiger*), а также между преимущественно субтропическим и умеренным поясами («субтропические» мигранты: *Sympetrum fonscolombii* и *A. parthenope*).

2. Миграционные стратегии исследованных видов стрекоз имеют ряд особенностей: основные отличия «тропических мигрантов» от «субтропических мигрантов» — наличие закономерных миграций внутри тропического пояса для «избегания засухи», а также более сложная структура ареалов с ярко выраженной «областью летнего вторжения» в умеренных широтах.

3. Сезонные трансширотные миграции стрекоз являются адаптивным механизмом, который обеспечивает максимально полное использование природных ресурсов в пространстве и во времени.

#### **Степень достоверности и апробация результатов.**

Достоверность определения видовой принадлежности материала, использованного для анализа подтверждена ведущими специалистами одонатологами: д.б.н. С.Н. Борисовым (ИСиЭЖ СО РАН, г. Новосибирск), д.б.н. О.Э. Костериным (ИЦиГ СО РАН, г. Новосибирск), проф. А. Дюмоном (Гентский университет, Бельгия).

Для решения поставленных задач использован обширный материал (459 образцов иммигрантов и резидентных стрекоз), собранный в 11 странах в афро-евразийском регионе. Используются также литературные данные по изотопным показателям других групп насекомых (чешуекрылые) (Stefanescu et al., 2016).

Изотопный анализ проводился с использованием стандартных (общепринятых) методов на высокоточном комплексе оборудования, состоящем из элементных анализаторов TC/EA, Flash 1112 и изотопного масс-спектрометра Thermo Delta V Plus в Центре коллективного пользования при ИПЭЭ РАН (г. Москва). Для обработки данных использованы адекватные методы математической статистики.

Основные результаты работы были доложены на XV съезде Русского энтомологического общества (Новосибирск, 31 июля – 7 августа 2017 г.) и XVI съезде Русского энтомологического общества (Москва, 22–26 августа

2022 г.). По теме диссертации опубликовано 8 работ в ведущих рецензируемых научных журналах и изданиях, рекомендованных ВАК.

**Личный вклад автора.** Автором проводились: сбор материала стрекоз в Казахстане и Таджикистане; работа с коллекциями по отбору материала для анализа; пробоподготовка образцов для проведения изотопного анализа; статистическая обработка данных; анализ и обобщение полученных результатов.

**Связь работы с научными программами.** Исследования проведены при частичной финансовой поддержке РФФИ (18-04-00725А) и Программы фундаментальных научных исследований (ФНИ) государственных академий наук на 2021-2025 гг. (№ FWGS-2021-0002).

**Структура и объем работы.** Диссертация состоит из введения, 7 глав, заключения, выводов, списка использованной литературы и приложения. Общий объем рукописи составил 153 страницы машинописного текста. Диссертация содержит 37 рисунков и 12 таблиц. Список литературы включает 236 наименований работ, в том числе 202 на иностранных языках.

**Благодарности.** Выражаю глубокую благодарность за помощь и руководство научному руководителю д.б.н. Т.А. Новгородовой, а также всему коллективу лаборатории экологии беспозвоночных животных ИСиЭЖ СО РАН, в особенности д.б.н. М.Г. Сергееву и к.б.н. О.Н. Поповой за обсуждение результатов и ценные замечания. За неоценимый вклад на всех этапах работы, включая научные консультации, помощь в сборе и определении стрекоз, а также обсуждении полученных результатов, искренне признателен д.б.н. С.Н. Борисову. Также выражаю глубокую благодарность д.б.н. А.В. Тиуну (ИПЭЭ РАН) и к.б.н. И.К. Яковлеву (ИСиЭЖ СО РАН) за полезные советы и замечания при подготовке научных публикаций. За представление коллекционного материала благодарю д.б.н. О.Э. Костерина (ИЦИГ СО РАН), проф. А. Дюмона (Гентский университет), В.В. Онишко (Московский зоопарк).

## ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

### ГЛАВА 1. МИГРАЦИИ СТРЕКОЗ: ЛИТЕРАТУРНЫЙ ОБЗОР

Представлена информация об истории изучения миграций стрекоз, типах миграций и методах их изучения. Отмечено, что из приблизительно 7000 видов к регулярным мигрантам относится около пятидесяти видов.

### ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В главе описана методология изучения сезонных трансширотных миграций четырех модельных видов стрекоз (*Pantala flavescens*, *Sympetrum fonscolombii*, *Anax parthenope*, *A. ephippiger*) в период 2015–2025 гг. Для установления натальных областей иммигрантов применен метод анализа стабильных изотопов водорода ( $\delta^2\text{H}$ ) в метаболически инертных тканях

(хитин крыльев). Всего проанализировано 459 образцов из 11 стран афро-евразийского региона (Рис. 1).

Изотопный анализ проведен в Центре коллективного пользования при ИПЭЭ РАН (г. Москва). Географическое происхождение стрекоз определялось путем сопоставления полученных изотопных подписей с глобальными картами распределения изотопов водорода в осадках за соответствующие периоды развития личинок. Статистическая обработка данных, включая проверку на нормальность и дисперсионный анализ (ANOVA), выполнена в программном пакете PAST.



Рис. 1. Места сбора стрекоз на изотопный анализ в афро-евразийском регионе.

Полученные показатели легли в основу реляционной базы данных показателей  $\delta^2\text{H}$  стрекоз в афро-евразийском регионе. Данные организованы в виде структурированного массива (плоская база данных в формате .csv). Такая база данных была создана впервые и является важной основой для дальнейших исследований как миграций стрекоз, так и других насекомых.

### ГЛАВА 3. МИГРАЦИИ *PANTALA FLAVESCENS* В СРЕДНЕЙ АЗИИ И ВЕРОЯТНЫЙ МИГРАЦИОННЫЙ КРУГ В АФРО-ЕВРАЗИАТСКОМ РЕГИОНЕ

*Pantala flavescens* относится к числу самых известных мигрантов в мире насекомых. Этот вид обладает самым обширным среди стрекоз космополитическим ареалом, который охватывает все континенты (за исключением Антарктиды) (Kalkman, Monnerat, 2015b; Ware et al., 2022). Миграции отмечены по всему ареалу, как над сушей, так и над океанами (Corbet, 1999; May, Matthews, 2023; и др.). В весенне-летний период эти стрекозы прилетают из тропических частей ареала в умеренные широты, где происходит быстрое развитие «температного» поколения. Осенью стрекозы этого поколения (потомки иммигрантов) предположительно мигрируют в исходную «теплую» часть ареала. Несмотря на то, что сам факт существования закономерных сезонных миграций *P. flavescens* в Средней

Азии не вызывает сомнений, многие вопросы по-прежнему оставались не изученными. У *P. flavescens* из Средней Азии значения  $\delta^2\text{H}$  зависели от времени отлова. У особей, собранных в мае во время яйцекладки, диапазон величин  $\delta^2\text{H}$  составил от -78,7 до -49,6‰ (в среднем:  $-64,4 \pm 9,7\%$ ,  $n=12$ ), а в июне-октябре — от -170,9 до -91,7‰ (в среднем:  $-123,5 \pm 17,2\%$ ,  $n=53$ ). Высокие значения  $\delta^2\text{H}$  у стрекоз, собранных во время яйцекладки в мае, и их существенное отличие от изотопных подписей резидентных особей (Рис. 2) свидетельствуют о том, что их развитие произошло значительно южнее. Это подтверждает наличие весенней иммиграции *P. flavescens* в Средней Азии. Для более точного определения вероятной области происхождения иммигрантов, прилетающих в Среднюю Азию весной с юга, использовали данные по фенологии этого вида в разных регионах. Так, вероятность прилета весной *P. flavescens* с полуострова Индостан исключили, так как на севере, западе и большей части центральных регионов Индии эти стрекозы зимой не обитают, а прилетают сюда для размножения с юго-западным муссоном не раньше июня (Kumar, 1972, 1984; Corbet, 1988; Sharma, 2017; и др.). В Средней Азии в это время уже происходит выплод аборигенных стрекоз (Борисов С.Н., 2012а, 2015). В то же время фенологические данные указывают на возможную весеннюю миграцию *P. flavescens* в Среднюю Азию из тропических районов Восточной Африки и Аравийского полуострова.

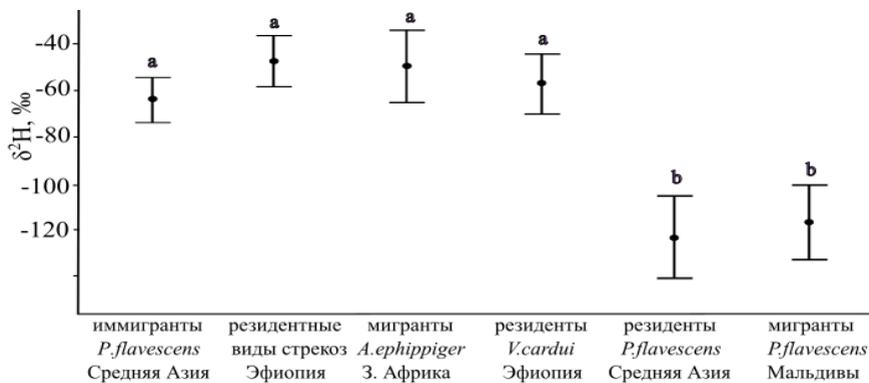


Рис. 2. Изотопные значения  $\delta^2\text{H}$  (mean  $\pm$ SD) иммигрантов ( $n=12$ ) и резидентов ( $n=53$ ) *P. flavescens* в Средней Азии; резидентных видов стрекоз в Эфиопии ( $n=18$ ); мигрантов *A. ephippiger* в Западной Африке ( $n=14$ ); резидентов *Vanessa cardui* в Эфиопии (Stefanescu et al., 2016); мигрантов *P. flavescens* на Мальдивских островах (Hobson et al., 2012b). Разными буквами показаны значимые различия, Tukey's HSD,  $p < 0,05$ .

Изотопные значения  $\delta^2\text{H}$  крыльев весенних иммигрантов *P. flavescens* из Средней Азии и стрекоз, развившихся в Эфиопии и в природном регионе Сахель, оказались очень близки (Рис. 2). Аборигенные стрекозы из

Эфиопии имели значения  $\delta^2\text{H}$  от  $-60,7$  до  $-34,5\text{‰}$  (в среднем  $-47,9 \pm 10\text{‰}$ ,  $n=18$ ). Значения  $\delta^2\text{H}$  мигрирующих в Мавритании *A. ephippiger* составили от  $-76,8$  до  $-16,8\text{‰}$  (в среднем:  $-50,1 \pm 15,5\text{‰}$ ,  $n=12$ ). Близки также изотопные показатели  $\delta^2\text{H}$  бабочек *Vanessa cardui* развившихся в ноябре в Эфиопии. Они имели средние значения  $\delta^2\text{H}$  от  $-82,9$  до  $-35,5\text{‰}$  (в среднем:  $-57,9 \pm 13,0\text{‰}$ ,  $n=21$ ) (Stefanescu et al., 2016). Результаты сравнительного анализа этих данных (Рис. 2) позволяют предположить африканское происхождение *P. flavescens*. Сравнение конвертированных значений  $\delta^2\text{H}$  иммигрантов *P. flavescens* с изотопными картами осадков в зимний период на Аравийском полуострове показало, что вероятная натальная область этих стрекоз может находиться здесь вдоль юго-западного побережья и на юго-восточной оконечности этого полуострова. Это позволяет предположить также и аравийское происхождение стрекоз.

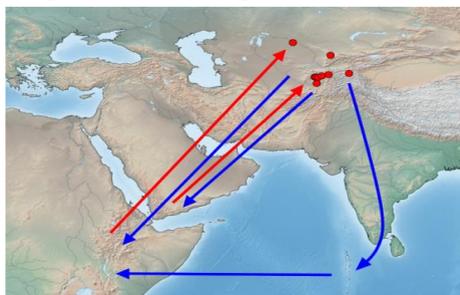


Рис. 3. Схема предполагаемых сезонных миграций *P. flavescens* между Средней Азией, Африкой и Аравией. Точки — места сбора стрекоз на изотопный анализ в Средней Азии. Стрелки: красные — весенние миграции, синие — осенние.

Полученные нами данные подтвердили предположение Хобсона с соавторами (Hobson et al., 2012b) о том, что *P. flavescens*, отловленные во время миграций в ноябре и декабре на Мальдивских островах, могут быть родом из северной части полуострова Индостан а, возможно, даже севернее и восточнее. Об этом свидетельствует схожесть изотопных подписей стрекоз, которые развились летом в Южном Казахстане и Таджикистане (от  $-170,9$  до  $-91,7\text{‰}$ ; в среднем:  $-123,5 \pm 17,2\text{‰}$ ,  $n=53$ ) и отловленных во время миграций на Мальдивах (от  $-151$  до  $-83\text{‰}$ ; в среднем:  $-117 \pm 16\text{‰}$ ,  $n=49$ ) (Рис. 2). Есть основания полагать, что часть стрекоз осенью совершает миграции из Средней Азии в Африку через Мальдивы. Пересекая Аравийское море, эти стрекозы делают изрядный крюк — более чем в 3500 км.

Вид *P. flavescens* оказалась рекордсменом среди насекомых по протяженности перелетов. Стрекозы из Африки и Аравийского полуострова, весной долетают до северных окраин Средней Азии, преодолевая при этом расстояние в 3000–5000 км. Их потомки, развившиеся у северных пределов ареала, осенью совершают обратные миграции в Африку. Не исключено,

что какая-то часть особей, совершает перелеты по большому кругу через Мальдивы. В этом случае общая протяженность миграционных маршрутов двух поколений *P. flavescens* в афро-азиатском регионе может составлять более 14000 км (Рис. 3). В этот своего рода «миграционный круг» входят миграции зимнего афро-аравийского и летнего среднеазиатского поколений. При этом протяженность миграций одного поколения (одной особи) из Средней Азии в Африку может превышать 8000 км, а продолжительность перелета — 4–5 месяцев. Это рекордные показатели для насекомых.

#### **ГЛАВА 4. МИГРАЦИИ *SYMPETRUM FONSCOLOMBII* В ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ И В СРЕДНЕЙ АЗИИ**

Ареал *S. fonscolombii* охватывает Африку, Европу и Азию, но распространение его крайне неравномерное (Dumont, 1988a, Kalkman, Bogdanovic, 2015). В Европейской России в прошлом веке *S. fonscolombii* не был известен севернее 45° с.ш. В последние годы прослеживается его продвижение далее на север. Этот вид отмечен в Московской и Владимирской областях и в Чувашии до 55°–56° с.ш. Прослеживается также расширение ареала *S. fonscolombii* в Азии. За относительно короткий срок северная граница распространения этого вида в Евразии значительно сместилась к более высоким широтам (Borisov S.N. et al., 2020c; Онишко, Костерин, 2021). До недавнего времени единственным свидетельством миграций *S. fonscolombii* служил тот факт, что весной и в начале лета в умеренных широтах «появляются» уже половозрелые особи. Откуда прилетают эти стрекозы, до сих пор оставалось неизвестным. Какие-либо сведения непосредственно о перелетах, как в Европе, так и в российской части ареала, отсутствовали (Borisov S.N. et al., 2020c). В Средней Азии наряду с весенним «появлением» иммигрантов отмечены закономерные осенние миграции летнего поколения этих стрекоз в южном направлении (Борисов С.Н., 2011б, 2015).

##### **Миграции *S. fonscolombii* в европейской части России**

Изотопные значения  $\delta^{2}\text{H}$  иммигрантов *S. fonscolombii* из Европейской России оказались заметно выше (от -17,4 до -115,0‰; в среднем: -71,9  $\pm$  23,4‰, n=39), чем у местных стрекоз (резиденты) (от -107,4 до -135,2‰; в среднем: -121,7  $\pm$  9,5‰, n=11) и очень близки к изотопным показателям резидентов из Ирана (от -34,1 до -96,1‰; в среднем: -72,3  $\pm$  18,4‰, n=16) (Рис. 4). Это подтверждает факт прилета иммигрантов из более южных частей ареала и позволило определить вероятную область происхождения мигрантов. Возможность миграций этих стрекоз из Средней Азии в Европейскую Россию исключается, так как показатели  $\delta^{2}\text{H}$  российских иммигрантов *S. fonscolombii* заметно отличаются от таковых у резидентов этого вида в Средней Азии (от -156,2 до -107,5‰; в среднем: -132,09  $\pm$  15,9‰, n=6). В то же время есть основания полагать, что какая-то часть иммигрантов имеет иранское происхождение, так как средние значения  $\delta^{2}\text{H}$

российских иммигрантов *S. fonscolombii* и резидентных видов стрекоз из северо-западной части Ирана оказались очень близки (-71,9‰ и -72,3‰ соответственно) (Рис. 4).

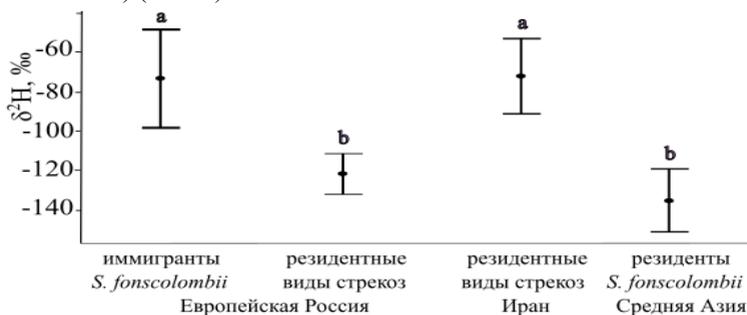


Рис. 4. Средние значения и стандартное отклонение  $\delta^2\text{H}$  крыльев иммигрантов *S. fonscolombii* в Европейской России (n=39), резидентных видов стрекоз в Европейской России (n=11) и Ирана (n=16), а также резидентов *S. fonscolombii* из Средней Азии (n=26). Разными буквами показаны значимые различия, Tukey's HSD,  $p < 0,05$ .

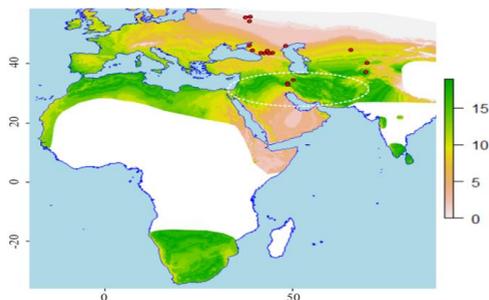


Рис. 5. Карта вероятности происхождения иммигрантов *S. fonscolombii*, отловленных в апреле – июле 2019–2021 гг. в 12 локальностях в Европейской России. Шкала — количество особей, присвоенных пикселям, в соответствии с выбранным критерием шансов 2:1 (см. Главу 2). Эллипс — наиболее вероятная натальная область с учетом распространения вида в разных частях ареала. Точки — места сбора стрекоз в Европейской России, в Иране и в Средней Азии.

На карте вероятности географического происхождения иммигрантов *S. fonscolombii*, смоделированной на основе геостатистической модели глобальных значений  $\delta^2\text{H}$  осадков, предполагаемая натальная область охватывает территории Северной Африки, Юго-Западной и Средней Азии, а также Индостана (Рис. 5, зеленый цвет). С учетом особенностей распространения и фенологии *S. fonscolombii* в разных частях ареала (Борисов С.Н., 2011б, 2015; Kalkman, Bogdanovic, 2015; Borisov S.N. et al., 2020с) наиболее вероятная область происхождения иммигрантов охватывает регионы Юго-Западной Азии от средиземноморского

побережья на западе до Пакистана на востоке. Северная граница натальной области лежит южнее Каспийского моря, в Юго-Восточной Турции и на севере Ирана. Южная граница в западной части доходит до Аравийского полуострова, в восточной части — до побережья Аравийского моря.

### Миграции *Sympetrum fonscolombii* в Средней Азии

В Средней Азии так же, как и в европейской части ареала, какие-либо сведения непосредственно о весенних перелетах *S. fonscolombii* отсутствуют. Весной здесь «появляются» уже половозрелые особи, которые, предположительно, прилетели с юга. В то же время, в Средней Азии у *S. fonscolombii* установлены закономерные осенние перелеты на юг. Эти стрекозы, наряду с другими мигрантами (*A. ephippiger*, *A. parthenope*), во время осенних миграций в большом количестве попадают в орнитологические ловушки на перевале Чокпак (южный Казахстан).

Изотопные значения  $\delta^2\text{H}$  иммигрантов *S. fonscolombii* в Средней Азии оказались заметно выше (от -41,65 до -103,76‰; в среднем:  $-87,62 \pm 15,56\%$ ,  $n=33$ ), чем у резидентов (от -156,2 до -107,5‰; в среднем:  $-132,09 \pm 15,9\%$ ,  $n=26$ ) и транзитных особей на перевале Чокпак (от -169,4 до -99,8‰; в среднем  $-123,46 \pm 14\%$ ,  $n=34$ ). Изотопные подписи среднеазиатских иммигрантов были близки к значениям резидентов из Ирана (от -34,1 до -96,1‰; в среднем:  $-72,3 \pm 18,4\%$ ,  $n=16$ ) (Рис. 6).

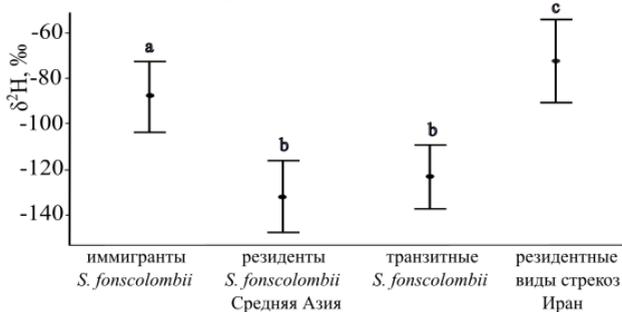


Рис. 6. Средние значения и стандартное отклонение  $\delta^2\text{H}$  крыльев иммигрантов ( $n=33$ ), резидентов ( $n=26$ ) и транзитных особей ( $n=34$ ) *Sympetrum fonscolombii* в Средней Азии и резидентных видов стрекоз из Ирана ( $n=16$ ). Разными буквами показаны значимые различия, Tukey's HSD,  $p < 0,05$ .

Средние значения  $\delta^2\text{H}$  у среднеазиатских иммигрантов *S. fonscolombii* составляет  $-87,62\%$ , а конвертируемое значение в величины  $\delta^2\text{H}_\text{р}$  осадков —  $49,54\%$ . Изотопные карты осадков в феврале в регионах, расположенных южнее Средней Азии, весьма мозаичны (Terzer et al.), поэтому вероятную область происхождения здесь *S. fonscolombii* можно интерпретировать довольно широко. Среди других, сюда входят и регионы Юго-Западной Азии с искомыми значениями  $\delta^2\text{H}_\text{р}$  осадков ( $-49,54\%$ ). Изотопные значения  $\delta^2\text{H}$  крыльев иммигрантов *S. fonscolombii* из Средней Азии и резидентных

стрекоз из Ирана оказались близки (-87,62‰ и -72,3‰ соответственно) (Рис. б), что также позволяет предположить, что натальная область иммигрантов расположена в Юго-Западной Азии. Прилет стрекоз с Индостана маловероятен, так как здесь этот вид редок и распространен спорадически (Kulkarni, Subramanian, 2013; Borisov S.N. et al., 2020c; и др.). С учетом фенологии *S. fonscolombii* в южной части ареала наиболее вероятную область географического происхождения среднеазиатских иммигрантов можно ограничить регионами Юго-Западной Азии, включающими территории Ирана, Афганистана и западной части Пакистана. Северная граница натальной области лежит южнее 36° с.ш., южная граница доходит до побережья Аравийского моря.

Средний показатель  $\delta^{2}\text{H}$  у *S. fonscolombii*, попавших в орнитологическую ловушку на перевале Чокпак, составляет -124‰, а конвертируемое значение в величины  $\delta^{2}\text{H}_{\text{p}}$  осадков — -89‰. Преимагинальное развитие температурного поколения, к которому относятся транзитные особи, происходит летом. Сопоставление с изотопными картами осадков в летний период (август) показало, что область происхождения транзитных стрекоз располагается значительно севернее того места, где они были отловлены. Это регионы Южного Урала, Северного Казахстана и юга Западной Сибири, находящиеся у северных предделов ареала вида (Borisov S.N. et al., 2020c).

Ареал *S. fonscolombii* условно можно разделить на две части — южную, где развитие этих стрекоз возможно в течение всего года и северную «область летнего вторжения», где они обитают только в теплый период года. Предполагаемая область происхождения иммигрантов *S. fonscolombii*, которые в весенне-летний период прилетают в умеренные широты Европейской России и Средней Азии — Юго-Западная Азия. При этом область миграций по широте охватывает территорию от Московской, Владимирской и Кировской областей, Южного Урала и юга Западной Сибири на севере до побережья Аравийского моря и средней части Аравийского полуострова на юге (приблизительно от 26–28° с.ш. до 56°–58° с.ш.). Протяженность миграций может составлять 2000–4000 км.

## ГЛАВА 5. МИГРАЦИИ *ANAX PARTHENOPE* НА ЮГЕ РОССИИ

Ареал *A. parthenope* охватывает большую часть Европы, Северную Африку и западную часть Азии, включая Индостан (Kalkman, Proess, 2015). В Западной и Центральной Европе с начала 1980-х годов наблюдается значительное увеличение численности и продвижение вида на север: в настоящее время северная граница ареала достигает северной части Великобритании и юга Швеции (Bertram, Naacks, 1999; Parr et al., 2004; Busch, Masius, 2011; Kalkman, Proess, 2015; Lohr, Bruens, 2021). В Европейской России в начале XXI века этот вид также значительно продвинулся на север. Например, он стал обычным в Московской и

Владимировской областях, где в прошлом веке не встречался (Онишко, Костерин, 2021). Изотопные значения  $\delta^2\text{H}$  иммигрантов *A. parthenope* на юге России оказались заметно выше (от -43,6 до -81,6 ‰, в среднем  $-61,1 \pm 12,2\%$ ,  $n=12$ ), чем у местных стрекоз (резиденты) (от -107,4 до -135,2 ‰; в среднем:  $-121,7 \pm 9,5\%$ ,  $n=11$ ) и очень близки с показателями резидентных видов стрекоз из Ирана (от -34,1 до -96,1 ‰; в среднем:  $-72,3 \pm 18,4\%$ ,  $n=16$ ), развитие которых происходило в 1500 км южнее. Это подтверждает факт иммиграции стрекоз из более южных частей ареала. Показатели  $\delta^2\text{H}$  иммигрантов *A. parthenope* на юге России и резидентов этого вида в Таджикистане (от -81,2 до -125,8 ‰; в среднем:  $-104,5 \pm 12,5\%$ ,  $n=14$ ) значительно отличаются, что исключает возможность миграций этих стрекоз из Средней Азии на юг России (Рис. 7).

Изотопная карта осадков в зимний период (февраль) показывает, что в пределах ареала вида этим значениям соответствует обширная территория Северной Африки, Юго-Западной и Южной Азии. Таким образом, вероятную область происхождения *A. parthenope* в этом случае можно интерпретировать довольно широко. В то же время, изотопные значения  $\delta^2\text{H}$  крыльев иммигрантов *A. parthenope* на юге России и резидентных стрекоз из Ирана оказались довольно близки ( $-61,1\%$  и  $-72,3\%$  соответственно) (Рис. 7). Это позволяет предположить, что натальная область иммигрантов расположена в Юго-Западной Азии и может быть ограничена территориями на северо-востоке Африки (северные части Ливии и Египта) и Юго-Западной Азии — на восток до Индостана и на юг до побережья Аравийского моря.

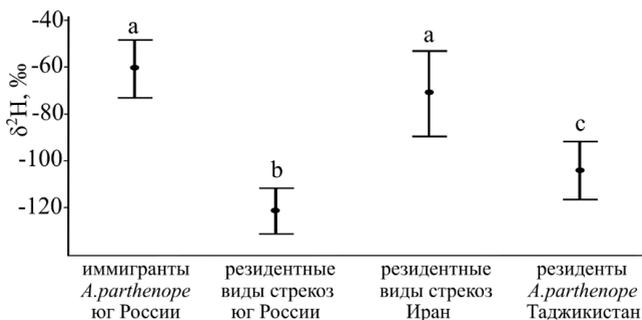


Рис. 7. Средние значения и стандартное отклонение  $\delta^2\text{H}$  крыльев иммигрантов *A. parthenope* ( $n=12$ ), резидентных видов стрекоз на юге России ( $n=11$ ) и территории Ирана ( $n=16$ ), а также резидентов *A. parthenope* из Таджикистана ( $n=14$ ). Разными буквами показаны значимые различия, Tukey's HSD,  $p < 0,05$ .

Специфика миграционной стратегии *A. parthenope* остается еще во многом неясной. Однако она очень схожа с таковой у хорошо изученного североамериканского вида-мигранта из этого же тропического рода — *A. junius* (Drury, 1778) (May, Matthews, 2023). Считается, что *A. junius*

приспособился к обитанию в умеренной зоне, благодаря факультативной диапаузе на фазе личинки, что позволяет ему зимовать в холодных регионах (May et al., 2017). Вероятно, аналогичная адаптация произошла и у *A. parthenope*. Известно, что в теплый период года в популяциях *A. parthenope* одновременно существуют и «иммигранты», прилетевшие из других регионов, и «резиденты», преимагинальное развитие которых произошло здесь же. Фенологическая картина на разных широтах отличается — с продвижением на север периоды прилета иммигрантов и выплода имаго местного поколения смещаются в сторону лета и осени.

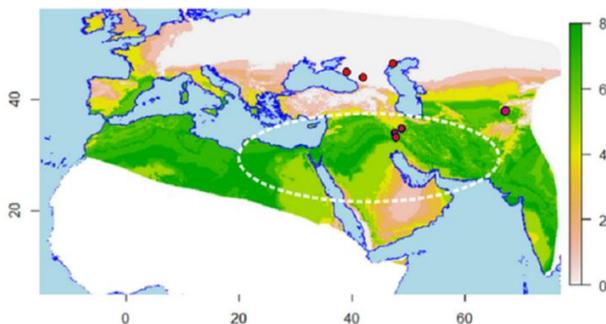


Рис. 8. Карта вероятности происхождения иммигрантов *A. parthenope* (n=12), пойманных на юге России. Шкала — количество особей, присвоенных пикселям, в соответствии с выбранным критерием шансов 2:1 (см. главу 2). Эллипс — наиболее вероятная натальная область с учетом фенологии вида. Точки — места сбора иммигрантов *A. parthenope* на юге России, резидентных видов стрекоз в Иране и резидентных *A. parthenope* в Таджикистане.

Таким образом, для *A. parthenope* свойственны сезонные трансширотные миграции между разными природно-климатическими поясами. Предполагаемая область миграций в этой части ареала охватывает регионы, расположенные между 26°–28° с.ш. на юге (Северо-Восточная Африка и Юго-Западная Азия) и 57°–59° с.ш. на севере (Ленинградская и Новгородская области России). Протяженность миграционных маршрутов может достигать 2000–4000 км.

## ГЛАВА 6. МИГРАЦИИ *ANAX EPHIPPIGER* НА ЮГЕ РОССИИ

Основная часть ареала *Anax ephippiger* охватывает аридные и семиаридные области Африки, Аравийского полуострова и Индостана (Lambret, Boudot, 2013; Kalkman, Monnerat, 2015b). Отсюда эти стрекозы совершают регулярные миграции в умеренные широты Европы (Dumont, Desmet, 1990; Corbet, 1999; Mediani et al., 2012; Lambret, Boudot, 2013) и западной части Азии, вплоть до Восточного Казахстана (Борисов С.Н., 2011б). На территории России *A. ephippiger* был отмечен только в юго-западной части. Этот вид обычен на Черноморском побережье Крыма и

Кавказа и значительно реже встречается в регионах, расположенных севернее Кавказа (Kosterin, Borisov S.N., 2018; Онишко, Костерин, 2021).

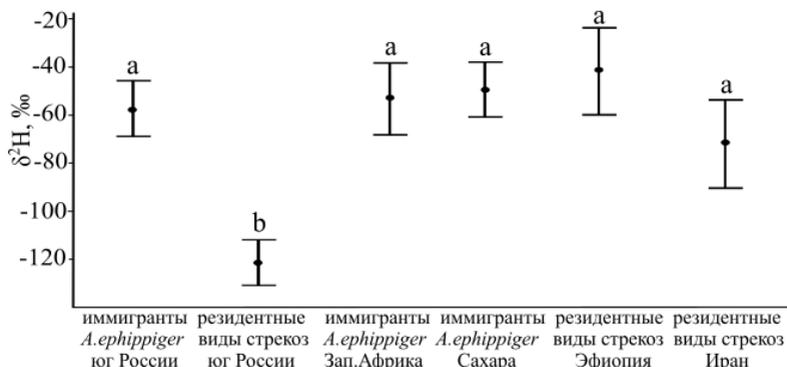


Рис. 9. Средние значения и стандартное отклонение  $\delta^2\text{H}$  крыльев иммигрантов *A. ephippiger* (n=6) и резидентных видов стрекоз (n=11) на юге России, мигрантов *A. ephippiger* в Западной Африке (n=14) и Сахаре (n=4), а также резидентных видов стрекоз из Эфиопии (n=18) и Ирана (n=16). Разными буквами показаны значимые различия, Tukey's HSD,  $p < 0,05$ .

Изотопные значения  $\delta^2\text{H}$  иммигрантов *A. ephippiger* на юге России оказались заметно выше (от -43,2 до -73,8‰; в среднем: -57,5±11,5‰, n=6), чем у местных стрекоз (резиденты) (от -107,4 до -135,2‰; в среднем: -121,7±9,5‰, n=11), что подтверждает факт миграций стрекоз из более южных частей ареала. По изотопным показателям  $\delta^2\text{H}$  крыльев иммигранты *A. ephippiger* на юге России близки к стрекозам, развившимся в регионе Сахель, и резидентным видам стрекоз из Эфиопии и Ирана, что свидетельствует о высокой вероятности происхождения иммигрантов именно в этих регионах (Рис. 9). На основании полученных данных вероятную область происхождения российских иммигрантов *A. ephippiger* пока можно трактовать довольно широко. Она включает регионы Северной Африки (южнее Сахары) и Юго-Западной Азии, включая Аравийский полуостров. При этом протяженность миграционных маршрутов вида может составлять до 4000 км.

## ГЛАВА 7. СПЕЦИФИКА СТРАТЕГИЙ СТРЕКОЗ-МИГРАНТОВ И АДАПТИВНАЯ ЗНАЧИМОСТЬ СЕЗОННЫХ ТРАНСШИРОТНЫХ МИГРАЦИЙ

Установлено, что миграционные стратегии исследованных видов стрекоз имеют ряд особенностей. По тому, как стрекозы реализуют свои адаптивные возможности, было выделено две группы — «тропические» и «субтропические» мигранты.

Для «тропических мигрантов» (*Pantala flavescens* и *Anax ephippiger*) характерны как сезонные трансширотные миграции между тропическим и

умеренным поясами, так и закономерные миграции внутри тропического пояса («избегание засухи» по Corbet (1999)), связанные со сменой сухого и влажного периодов в условиях муссонного климата. Также у «тропических мигрантов» в умеренных широтах ярко выражена «область летнего вторжения», где из-за температурных предпочтений на преимагинальных фазах они способны обитать лишь в теплый период года.

Для «субтропических мигрантов» (*Sympetrum fonscolombii* и *Anax parthenope*) свойственны только сезонные трансширотные миграции, преимущественно между субтропическим и умеренным поясами. Миграции, связанные со сменой сухих и влажных периодов («избегание засухи») для этих видов не отмечены. Другой отличительной особенностью *S. fonscolombii* и *A. parthenope* является наличие факультативной диапаузы на преимагинальных фазах, что обеспечивает возможность зимнего развития их личинок в умеренных широтах, при этом для каждого из видов характерна определенная специфика и температурные предпочтения. Так, *S. fonscolombii* может зимовать лишь в южных регионах умеренного пояса (например, на юге Франции (Jödicke, 1996; Weihrauch, Weihrauch, 2003), в Германии (Benken, Martens, 2021; Jödicke, Borkenstein, 2022)), в то же время в северной половине Евразии хорошо выражена обширная «область летнего вторжения» этого вида, где эти стрекозы способны обитать только в теплый период года. Представители *A. parthenope* способны к зимовке и у северных границ ареала (Weihrauch, Weihrauch, 2001; Kosterin, 2007; Kalkman, Proess, 2015; Онишко, Костерин, 2021), поэтому в популяциях этого вида в северной части ареала летом одновременно встречаются и прилетевшие с юга «иммигранты» и «резиденты», преимагинальное развитие которых произошло здесь же. «Область летнего вторжения» у *A. parthenope* не выражена или отсутствует.

Сезонные трансширотные миграции разных поколений стрекоз можно рассматривать как механизм наиболее полного использования ресурсов среды в пространстве и во времени. Одним из подтверждений высокой эффективности трансширотных миграций служит успешность размножения стрекоз-мигрантов в умеренном поясе. Численность особей летнего поколения мигрантов здесь многократно выше, чем у их прародителей, прилетевших весной (Борисов С.Н., 2015; Онишко, Костерин, 2021). Мы считаем, что успешность существования популяций стрекоз-мигрантов, а также их численность, во многом зависят от летнего размножения в высокоширотных регионах. Это согласуется с результатами исследований сезонных миграций насекомых в целом (Chapman et al., 2012, 2015; Hu et al., 2016; Florio et al., 2020; Satterfield et al., 2020). Есть все основания полагать, что наличие обширных, охватывающих разные климатические пояса, ареалов у видов-мигрантов во многом определяется их миграционной стратегией.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В афро-евразийском регионе на основе анализа данных стабильных изотопов водорода ( $\delta^2\text{H}$ ) впервые установлены сезонные трансширотные миграции четырех видов стрекоз (*Pantala flavescens*, *Sympetrum fonscolombii*, *Anax parthenope* и *A. ephippiger*). Полученные данные свидетельствуют о масштабных миграциях этих видов между тропическим/субтропическим и умеренным поясами. Области их миграций охватывают огромные территории. Для *P. flavescens* предполагается обширная область миграций между Восточной Африкой и Аравией, Средней Азией и югом Индостана. При этом общая протяженность миграционного маршрута двух поколений стрекоз этого вида может составлять более 14000 км, а протяженность миграций одного поколения может превышать 8000 км. Область миграций *S. fonscolombii* простирается от Европейской России, Южного Урала и юга Западной Сибири на севере ( $56^\circ$ – $58^\circ$  с.ш.) до Аравийского побережья и Аравийского моря на юге ( $26^\circ$ – $28^\circ$  с.ш.). Протяженность миграционных маршрутов составляет 2000–4000 км. Миграции *A. parthenope* охватывают территорию от Европейской России на севере ( $57^\circ$ – $59^\circ$  с.ш.) до регионов Северо-Восточной Африки и Юго-Западной Азии на юге ( $26^\circ$ – $28^\circ$  с.ш.) с протяженностью перелетов до 2000–4000 км. Иммигранты *A. ephippiger*, которые весной прилетают на юг России, предположительно прошли свое развитие в Северной Африке (природный регион Сахель в Сенегале, Мавритании, Чаде) и на Аравийском полуострове. Протяженность миграций при этом может превышать 4000 км.

Миграционные стратегии исследованных видов стрекоз имеют ряд особенностей, что обусловлено спецификой их распространения и температурными предпочтениями на преимагинальных фазах. Для «тропических мигрантов» (*P. flavescens* и *A. ephippiger*) известны как сезонные трансширотные миграции, так и закономерные миграции для «избегание засухи» внутри тропического пояса. В умеренных широтах эти виды не приспособлены к зимнему пребыванию, так как у них отсутствует диапауза на преимагинальных фазах. Ареалы этих видов-мигрантов можно условно разделить на две части — южную (тропический и частично, субтропический пояса), где они обитают круглый год, и «область летнего вторжения» в умеренных широтах, где их обитание ограничено теплым периодом года. У «субтропических мигрантов» (*S. fonscolombii* и *A. parthenope*) известны только сезонные трансширотные миграции. Наличие факультативной диапаузы на преимагинальных фазах обеспечивает возможность их зимнего развития в умеренных широтах. При этом у первого вида «область летнего вторжения» в северной части Евразии выражена довольно хорошо, а у второго — не выражена или отсутствует совсем, так как развитие этих стрекоз возможно и у северных пределов ареала. Сезонные трансширотные миграции стрекоз представляют собой механизм максимально полного использования ресурсов среды в

пространстве и во времени, в том числе обитание у северных пределов ареала, где из-за температурных предпочтений на преимагинальных фазах, зимовка трех (из четырех исследованных) видов-мигрантов невозможна. Эти миграции являются также страховкой в случае деградации или исчезновении местообитаний личинок. Успешность существования популяций насекомых-мигрантов, а также их численность, во многом зависят от летнего размножения в высокоширотных регионах. Есть все основания полагать, что обширные ареалы видов-мигрантов, охватывающие разные климатические пояса, во многом определяется именно их миграционной стратегией. Способность к массовым перемещениям дает возможность стрекозам-мигрантам не только быстро и эффективно колонизировать новые водоемы и территории, но и при благоприятных условиях (в теплые годы) оперативно расширять ареалы в северном направлении, что на фоне устойчивого тренда глобального потепления климата хорошо прослеживается для всех исследованных видов стрекоз-мигрантов. В целом, в изучении миграций стрекоз существует еще много нерешенных проблем. Необходимо дальнейшее исследование уже известных видов-мигрантов и выявление видов, миграции у которых пока не установлены. В качестве естественных природных маркеров natalной области желательно использовать «изотопные подписи» сразу нескольких элементов (например, водород, кислород, азот, углерод, стронций). Сопоставление данных, полученных при анализе изотопного состава разных элементов, позволит более точно устанавливать географические области происхождения иммигрантов. Особенно это касается орографически неоднородных горных регионов. Известно, что в горах изотопный состав водорода ( $\delta^2\text{H}$ ) на разных абсолютных высотах может сильно изменяться. Дальнейшие исследования фенологии «иммигрантов» и «резидентов» с помощью изотопного метода, а также использование обширных данных интернет-платформ iNaturalist и Observations позволят выяснить сложные годичные циклы стрекоз-мигрантов и их особенности в разных регионах, а также глубже понять специфику миграционных стратегий у разных видов-мигрантов.

## ВЫВОДЫ

1. Впервые на основе анализа данных стабильных изотопов водорода в афро-евразийском регионе установлены сезонные транспиридные миграции четырех видов стрекоз (*P. flavescens*, *S. fonscolombii*, *A. parthenope* и *A. ephippiger*). В весенне-летний период эти стрекозы прилетают из тропических/субтропических частей своих ареалов в умеренный пояс, где развиваются их летние поколения, которые осенью мигрируют в обратном направлении — на юг.

2. Для *P. flavescens* предполагается обширная область миграций между Восточной Африкой и Аравией, Средней Азией и югом Индостана.

Общая протяженность миграционного маршрута двух поколений стрекоз может составлять более 14000 км. Протяженность миграций одного поколения может превышать 8000 км.

3. Предполагаемая область происхождения иммигрантов *S. fonscolombii* в умеренных широтах Евразии — Юго-Западная Азия. Область миграций охватывает территорию от Московской и Кировской областей, Южного Урала и юга Западной Сибири на севере (56°–58° с.ш.), до Аравийского полуострова и побережья Аравийского моря на юге (26–28° с.ш.). Протяженность миграционных маршрутов составляет 2000–4000 км.

4. У *A. parthenope* в Европейской России установлены сезонные миграции разных поколений и зимнее развитие в северных частях ареала. Область миграций охватывает территорию от Ленинградской и Новгородской областей России на севере (57°–59° с.ш.) до регионов Северо-Восточной Африки и Юго-Западной Азии на юге (26°–28° с.ш.). Протяженность миграционных маршрутов достигает 2000–4000 км.

5. Иммигранты *A. ephippiger*, которые весной прилетают на юг России, предположительно прошли свое развитие в Северной Африке (природный регион Сахель) и на Аравийском полуострове. Протяженность миграций при этом может превышать 4000 км.

6. Миграционные стратегии исследованных видов стрекоз имеют ряд особенностей. Выделены две группы стрекоз-мигрантов: «тропические мигранты» (*Pantala flavescens* и *Anax ephippiger*) мигрируют между тропическим и умеренным поясами, «субтропические мигранты» (*Sympetrum fonscolombii* и *Anax parthenope*) — преимущественно между субтропическим и умеренным поясами. Основные отличия «тропических» от «субтропических» мигрантов — наличие закономерных миграций внутри тропического пояса («избегание засухи»), а также более сложная структура ареала с ярко выраженной «областью летнего вторжения» в умеренном поясе. Среди «субтропических мигрантов» «область летнего вторжения» в северной части ареала отмечена только для *S. fonscolombii*, у *A. parthenope* такая зона не выражена или отсутствует.

7. Сезонные трансширотные миграции стрекоз обладают высокой адаптивной значимостью и позволяют видам-мигрантам максимально полно использовать природные ресурсы как в пространстве, так и во времени, в том числе обитать в теплый период у северных пределов ареала, где из-за температурных предпочтений на преимагинальных фазах зимовка невозможна.

## СПИСОК ПУБЛИКАЦИЙ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

### Статьи в рецензируемых журналах из списка ВАК

1. Борисов С.Н., Борисов А.С. 2016. Стрекозы (Odonata) в орнитологической ловушке в Байкальском заповеднике (Юго-Восточное Прибайкалье) // Евразийский энтомологический журнал. Том 15. No. 2. С. 127-131.
2. Borisov A.S., Borisov S.N. 2019. On the spring immigration of dragonflies (Odonata) in Tajikistan // Euroasian Entomological Journal. Vol.18. No.5. P. 305-311.
3. Borisov S. N., Iakovlev I. K., Borisov A. S., Ganin M. Y., Tiunov A. V. 2020. Seasonal migrations of *Pantala flavescens* (Odonata: Libellulidae) in Middle Asia and understanding of the migration model in the Afro-Asian region using stable isotopes of hydrogen // Insects. Vol. 11. No. 12, 890.
4. Borisov S.N., Iakovlev I.K., Borisov A.S., Zuev A.G., Tiunov A.V. 2020. Isotope evidence for latitudinal migrations of the dragonfly *Sympetrum fonscolombii* (Odonata: Libellulidae) in Middle Asia // Ecological Entomology. Vol. 45. P. 1445-1456. DOI: 10.1111/een.12930.
5. Borisov S.N., Onishko V.V., Borisova N.V., Popova O.N., Borisov A.S., Iakovlev I.K. 2020. Northern limits of distribution and migration strategy of the dragonfly *Sympetrum fonscolombii* (Selys, 1840) (Odonata, Libellulidae) in Russia // Euroasian Entomological Journal. Vol. 19. No. 6. P. 322-328.
6. Borisov S.N., Kazenas V.L., Borisov A.S. 2022. Dragonflies (Odonata) of the Syrdarya Karatau and the Arys River valley (southern Kazakhstan) with notes on seasonal latitudinal and altitudinal migrations // Euroasian Entomological Journal. Vol. 21 No. 2. P. 78-90.
7. Borisov A.S., Borisov S.N., Iakovlev I.K., Onishko V.V., Ganin M.Y., Tsurikov S.M., Tiunov A.V. 2024. Origin of the Red-veined Darter dragonflies migrating into the European part of Russia revealed by stable isotopes of hydrogen // Ecological Entomology. Vol.49. No. 6. P. 974-978.
8. Borisov S.N., Borisov A.S. 2024. Migrant dragonfly *Pantala flavescens* (Fabricius, 1798) (Odonata, Libellulidae) in western Russia and different migration cycles in the western Palearctic // Euroasian Entomological Journal. Vol. 23. No. 6. P. 360-368.

### Материалы и тезисы конференций

9. Борисов С.Н., Борисов А.С. 2017. Доказательство весенних миграций *Anax parthenope* (Selys, 1839) (Odonata, Aeshnidae) в Средней Азии. Тезисы докладов XV Съезда Русского энтомологического общества, Новосибирск, 2017. С. 85-86.
10. Борисов А.С. Исследование дальних сезонных миграций стрекоз (Odonata) в афро-евразийском регионе с использованием стабильных изотопов водорода // XVI съезд Русского энтомологического общества. Москва, 22-26 августа 2022 г. Тезисы докладов. С. 65. doi:10.5281/zenodo.6976546