ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ НАУКИ
ИНСТИТУТ СИСТЕМАТИКИ И ЭКОЛОГИИ ЖИВОТНЫХ СИБИРСКОГО ОТДЕЛЕНИЯ
РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК

УДК 595.733

На правах рукописи

БОРИСОВ АЛЕКСЕЙ СЕРГЕЕВИЧ

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

1.5.14 – энтомология

Диссертация на соискание учёной степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель:
доктор биологических наук
Новгородова Татьяна Александровна

Новосибирск – 2026

Оглавление

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность темы 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 (Popova 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: апериодические (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 (δ^2H) 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 (δ^2H) 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-евразиатском регионе сезонные трансширотные миграции четырех видов стрекоз (*Pantala flavescens*, *Sympetrum fonscolombii*, *Anax parthenope*, *A. ephippiger*) с помощью анализа стабильных изотопов водорода (δ^2H) и выявить особенности миграционных стратегий исследованных видов.

Для достижения цели были поставлены следующие задачи:

1. Установить изотопные показатели (δ^2H) 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 (δ^2H).

2. Определить вероятные географические области происхождения стрекоз-иммигрантов путем сравнительного анализа с изотопными подписями (δ^2H) 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 (δ^2H) в афро-евразиатском 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°–58° с.ш.) до Аравийского полуострова и побережья Аравийского моря на юге (26–28° 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°–59° с.ш.) до регионов Северо-Восточной Африки и Юго-Западной Азии на юге (26°–28° 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 преференциями 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 преференций на преимагинальной фазе, зимовка трех (из четырех исследованных) видов-мигрантов невозможна. Эти миграции являются также страховкой в случае деградации или исчезновении местообитаний личинок.

Впервые создана база данных изотопных значений (δ^2H) иммигрантов и резидентных стрекоз в афро-евразиатском 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 (δ^2H) 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 (δ^2H) у животных с величинами δ^2H 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 (δ^2H) 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-евразиатском 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.

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.

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-

евразиатском регионе. Использованы 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.

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

Благодарности. 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).

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. Тиунову (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).

ГЛАВА 1. Миграции стрекоз: литературный обзор

1.1. Краткая характеристика стрекоз

Стрекозы — одна из древнейших групп наземных членистоногих. Ископаемые остатки стрекозоподобных (Protodonata) известны в отложениях палеозойской эры (нижний карбон, приблизительно 325 миллионов лет назад) (Brauckmann, Zessin, 1989). Настоящие же стрекозы (Odonata) появились примерно 250 миллионов лет назад (Corbet, 1999), что по современной шкале геологического времени соответствует триасовому периоду мезозойской эры. С тех древнейших времен стрекозы внешне мало изменились (Родендорф, 1980). До недавнего времени число описанных рецентных видов стрекоз оценивалось примерно в 6000 видов (Tyagi, 2007; Zhang, 2013). На сегодняшний день эта цифра увеличилась до 7000 видов (Онишко, Костерин, 2021). Это теплолюбивые насекомые и большинство их видов обитает в тропической зоне. В России известно 156 видов стрекоз (Онишко, Костерин, 2021).

Стрекозы — насекомые с неполным превращением — у них отсутствует фаза куколки. Их яйца и личинки развиваются в воде, а взрослые насекомые (имаго) обитатели воздушно-наземной среды. Годичные циклы стрекоз весьма разнообразны (Corbet, 1999; Corbet et al., 2006). В умеренных широтах большинство их видов имеют унивольтинный или семивольтинный жизненные циклы и лишь у отдельных видов в течение года возможно развитие двух или, даже, трех поколений. Среди стрекоз-мигрантов унивольтинный жизненный цикл свойствен видам с сезонными высотными (межстациальными) миграциями (Samraoui et al., 1998; Борисов С.Н., 2006а, б, 2009; 2010а; Samraoui, Corbet, 2000; Samraoui, 2009; Kimura, 2021). У видов с сезонными трансширотными миграциями (миграции между разными природными поясами) годичный цикл, как правило, включает два поколения, которые развиваются на значительном расстоянии (порядка сотен и тысяч километров) друг от друга (Corbet, 1999;

Corbet et al., 2006; Борисов С.Н., 2012в, 2015). Определения разных типов миграций у стрекоз, используемых в работе, приведено в терминологическом словаре.

Летательный аппарат (мышцы и крылья) у стрекоз весьма своеобразен. Благодаря этому стрекоз часто выделяют в особый отдел или инфракласс, противопоставляя всем остальным крылатым насекомым (Родендорф, 1980; Шванвич, 1949). Способность к маневренным и активным полетам — основное условие выживания стрекоз, так как именно в полете у них происходит большинство важнейших процессов: охота, расселение и миграции, а у многих видов — спаривание и яйцекладка (Белышев, 1973; Харитонов, 1991; Corbet, 1999; Онишко, Костерин, 2021). Большинство известных видов-мигрантов относятся к подотряду Разнокрылых (Anisoptera). Они обладают замечательными аэродинамическими характеристиками крыльев и мощными летательными мышцами, что позволяет им совершать продолжительные беспосадочные перелеты на большие расстояния (Srygley, 2003; Hefler et al., 2018; Hedlund et al., 2021; Liu et al., 2021; Johansson et al., 2022). Так, для летательного аппарата одного из самых известных видов-мигрантов Бродяжки рыжей (*Pantala flavescenc*) свойственны гигантские мышечные волокна, которые по диаметру в два раза превышают таковые у других видов стрекоз (Bhat, Krishna, 1968).

1.2. История изучения миграций стрекоз

В данном разделе приводится краткая история наблюдений за миграциями стрекоз, независимо от их типа. Подробная информация о типах миграций представлена в разделе 1.3.

Первые наблюдения за миграциями стрекоз приводятся в работе Мэй и Мэтьюз (May, Matthews, 2008). Массовые миграции этих необычных и запоминающихся насекомых издавна привлекали внимание исследователей. Самым ранним свидетельством миграций стрекоз принято считать краткое

упоминание миграций *Tramea lacerata* Hagen, 1861 в Северной Америке Хагеном (Hagen, 1861). Несколько позже появилось сообщение Корнелиуса (Корнелиус, 1866) о массовых перелетах *Libellula quadrimaculata* Linnaeus, 1758 в Европе. Однако, по данным Калверта (Calvert, 1893), история наблюдений миграций стрекоз началась еще в XV веке. Первые задокументированные сведения о ежегодных миграциях ряда видов стрекоз в Европе датированы 1494 годом.

В настоящее время проблеме миграций стрекоз посвящено множество публикаций, в том числе ряд обобщающих работ с анализом этого интереснейшего феномена (Dumont, Hinnekint, 1973; Russel et al., 1998; Corbet, 1999; May, Corbet, 2003; Holland et al., 2006; May, Matthews, 2008; Попова, Харитонов, 2010; Харитонов, Попова, 2011; Haritonov, Popova, 2011; May, 2013; Борисов С.Н., 2015; и др.). Установлено, что мигрирующие стрекозы могут совершать перелеты на гигантские расстояния, преодолевая при этом океаны (Corbet, 1999; Anderson, 2009; Hobson et al., 2012b), обширные пустыни (Dumont, Desmet, 1990) и высочайшие горные хребты (Wojtusiak, 1974; Corbet, 1999; Brockhaus, 2001; Борисов С.Н., Харитонов, 2004; Борисов С.Н., 2012a). Использование радаров позволило установить, что эти насекомые способны совершать перелеты ночью и на большой высоте (Feng et al., 2006). Ученым даже удалось прикрепить микропередатчики к стрекозам-мигрантам и таким образом проследить их путь и особенности перелетов, правда, на небольшом расстоянии (Wickelski et al., 2006). Численность мигрирующих стрекоз поражает воображение. Так, в Аргентине в декабре 1991 года размер гигантской стаи мигрирующих стрекоз (предположительно, *Aeshna bonariensis* (Rambur, 1842)) оценивался в 4–6 миллиардов особей, а общая биомасса — в 4000 тонн (Russel et al., 1998; Holland et al., 2006).

Из известных к настоящему времени на планете примерно 7000 видов стрекоз к мигрантам можно отнести относительно небольшое их число. Рассел с соавторами (Russel et al., 1998) для Северной Америки перечисляет 18 вероятных

видов-мигрантов, из которых девять мигрируют регулярно и ежегодно. Остальные, предположительно, совершают спорадические миграции или данные о них сомнительны. Корбет (Corbet, 1999) для всей планеты приводит 50 видов стрекоз-мигрантов, для которых свойственны миграции того или иного типа. В палеарктической части афро-евразиатского региона пока известны миграции лишь не более десятка видов (Dumont, Hinnekint, 1973; Corbet, 1999; Artiss, 2004; Parr, 2010a; Haritonov, Popova, 2011; Борисов С.Н., 2015; Jödicke, Borkenstein, 2022).

1.3. Типы миграций стрекоз

Для стрекоз, как и для других насекомых, свойственны разные типы пространственных перемещений, прежде всего отличающихся адаптивной направленностью. Существуют различные классификации миграций насекомых (в том числе стрекоз). При этом сам термин “миграция” имеет довольно различные толкования (Kennedy, 1961; Southwood, 1962, 1977; Johnson, 1969; Taylor, 1986; Drake et al., 1995; Corbet, 1999; Dingle, Drake, 2007; Haritonov, Popova, 2011).

В умеренных широтах у стрекоз известны апериодические (не регулярные) и облигатные (регулярные) миграции.

Апериодические (не регулярные, спорадические) миграции насекомые совершают спорадически, лишь в отдельные годы. При этом они могут образовывать гигантские стаи, на которые просто невозможно не обратить внимание. Одним из самых известных таких мигрантов является *Libellula quadrimaculata* (Dumont, Hinnekint, 1973; Corbet, 1999; Artiss, 2004; Haritonov, Popova, 2011). Согласно письменным свидетельствам, в XIX веке через город Антверпен пролетала столь большая и густая стая этих стрекоз, что всякое движение на улицах приостановилось (Корнелиус, 1866). В Северном Казахстане подобная стая четырехпятнистых стрекоз по приблизительным оценкам

составляла не менее 100 млн особей (Харитонов, Попова, 2010). На биологической станции «Фрингилла», расположенной на Куршской Косе в Калининградской области, за день в ловушку, установленную для отлова и кольцевания птиц, попало более 30 тыс. этих стрекоз (Shapoval, Shapoval, 2014).

К этому же типу миграций можно отнести и массовые перелеты других видов. Например, массовый выплод коромысел зеленобоких (*Aeshna affinis* Vander Linden, 1820) на юге Кыргызстана в 2009 г. спровоцировал перелет десятков тысяч особей (Schröter, 2011). Аналогичный случай наблюдался и в августе 2006 г. в дельте Дуная, где были отмечены неожиданно появившиеся десятки тысяч особей двух видов — *Aeshna mixta* Latreille, 1805 и *Sympetrum meridionale* (Selys, 1841) (Dyatlova, Kalkman, 2008).

Считается, что основная причина массовых апериодических миграций — это выселение из мест обитания большого количества особей вида при резком росте численности популяции (Харитонов, Попова, 2010; Haritonov, Popova, 2011). Таким образом, цель таких перемещений — не перелеты в новые местообитания, а сброс избытка популяции при сильном перенаселении, поскольку в результате такой миграции абсолютное большинство мигрантов погибает (Харитонов, Попова, 2010; Haritonov, Popova, 2011). На первый взгляд, кажется, что такой «суицидальный» характер миграций весьма пагубно влияет на стрекоз. На самом же деле, это один из эффективных механизмов саморегуляции и оптимизации численности популяций стрекоз (Харитонов, Попова, 2011; Haritonov, Popova, 2011).

Облигатные (регулярные) миграции — это неотъемлемая часть жизненного цикла и стрекозы совершают их ежегодно. При этом их перемещения часто остаются незамеченными, так как их совершают отдельные разрозненные особи. В Палеарктике известны два типа облигатных миграций стрекоз — две

своеобразные стратегии, направленные на выбор благоприятных условий среды в пространстве и во времени.

Первый тип миграций — **сезонные двусторонние высотные миграции унивольтинных видов**, когда особи из равнинных популяций после выплода на весь предрепродуктивный период улетают на лето в горы, а осенью возвращаются на равнины для размножения (или зимовки в фазе имаго у видов рода *Sympecma* Burmeister, 1839) (Samraoui et al., 1998; Corbet, 1999; Борисов С.Н., 2006а, б, 2009, 2010а; Kimura, 2021). Корбет (Corbet, 1999) называет это явление «сезонные перелеты в рефугиумы» (seasonal refuge flights). Такое «компенсаторное поведение» позволяет стрекозам избегать воздействия экстремально высоких температуры, сухости и инсоляции в наиболее жаркий летний период в аридных областях Палеарктики (Samraoui, Corbet, 2000; Борисов С.Н., 2006а, 2009; Kimura, 2021).

Второй тип облигатных миграций — сезонные миграции разных поколений стрекоз между географически разобщенными территориями.

В тропиках (Intertropical convergence zone) сезонные миграции стрекоз связаны со сменой сухих и влажных периодов (Corbet, 1999; Holland et al., 2006; Anderson, 2009; May, 2013; Hedlung et al., 2021). Корбет (Corbet, 1999) обозначает этот тип миграций как «избегание засухи». Это сезонные миграции стрекоз внутри тропического пояса, которые связанны с чередованием здесь сухого и дождливого периодов.

В умеренном же поясе миграции определяются чередованием теплого и холодного периодов года и имеют преимущественно широтное направление. Корбет (Corbet, 1999) обозначает этот тип миграций как «избегание холода». Однако этот термин подходит только для обзначения миграций стрекоз с севера на юг, но не подразумевает их миграций с юга на север, что немаловажно. В связи с этим российским одонатологом С.Н. Борисовым для этого типа миграций был введен термин «сезонные трансширотные миграции стрекоз», который

подразумевает миграции разных поколений стрекоз между разными природными (географическими) поясами (Борисов С.Н., 2009, 2010а, 2011а, б, 2012а, б, в, 2015). Мы используем именно этот термин, как наиболее подходящий для обозначения закономерных сезонных перемещений стрекоз между умеренным и субтропическим/тропическим поясами (Borisov A.S., Borisov S.N., 2019; Borisov S.N. et al., 2020a, b, c; Borisov A.S. et al., 2024; Borisov S.N., Borisov A.S. 2024).

В целом, лишь сезонные высотные миграции унивольтинных видов и сезонные миграции разных поколений мультивольтинных видов в полной мере соответствуют термину «миграция» (Dingle, Drake, 2007; Haritonov, Popova, 2011; Борисов С.Н., 2015).

1.4. Методы изучения миграций стрекоз

Несмотря на многочисленные исследования, загадок и вопросов в области изучения миграций стрекоз остается немало (Corbet, 1999; Parr, 2010a, b; May, 2013, 2019; Борисов С.Н., 2015; Liao et al., 2023). Наименее изученными остаются сезонные трансширотные миграции стрекоз, в том числе в палеарктической части афро-евразиатского региона. Проблема заключается в том, что зачастую очень трудно отследить как весенние миграции стрекоз на север, так и их осенние миграции в южном направлении. В большинстве случаев перелеты совершают отдельные разрозненные особи и наблюдателю весьма сложно установить сам факт направленной миграции. Как правило, стрекозы-иммигранты с юга в умеренных широтах регистрируются уже на водоемах во время репродуктивных действий (спаривания и яйцекладки). При этом Бартенев (1930), например, считал, что половозрелые особи *Sympetrum fonscolombii* (Selys, 1840), «появление» которых отмечалось весной на Кавказе, здесь же и зимовали в имагинальной фазе. Очень сложно также определить, способны ли потомки мигрантов, которые развились в умеренном поясе, к возвращению на юг, так как осенью они просто «исчезают» и остается неясным, погибли ли они или

мигрировали. Раннее Корбет (Corbet, 1999) предполагал, что «температное» поколение стрекоз-иммигрантов или погибает, или пассивно переносится ветром к низким широтам и цель «обратных» перемещений стрекоз на юг неизвестна. Такой сценарий известен как эффект «Крысолова» (a phenomenon known as the “Pied Piper” effect) (Stinner et al., 1983; Chapman et al., 2012). По этой причине, в хорошо изученной в одонатологическом отношении Западной и Центральной Европе, до настоящего времени остаются не доказанными осенние миграции на юг особей летнего поколения стрекоз-мигрантов (Dijkstra, Van Der Weide, 1997; Lempert, 1997; Corbet, 1999; Parr et al., 2004; De Knijf, Anselin, 2010; Parr, 2010a; Jödicke, Borkenstein, 2022; и др.). Основной проблемой в изучении миграций, как стрекоз, так и в целом насекомых, является определение географических областей происхождения мигрантов и их миграционных маршрутов. При этом, зачастую, весьма сложно установить даже наличие миграций у того или иного вида. Лишь относительно недавно, с появлением новых технологий и методов исследований, возможности познания феномена миграций значительно расширились.

Орнитологические ловушки и сети. Весьма эффективным в исследованиях миграций стрекоз оказалось использование орнитологических ловушек и сетей. Орнитологические ловушки используют для массового отлова и кольцевания птиц, при этом в них попадают и другие летающие животные, в первую очередь насекомые (Марковец, Шаповал, 2001; Shapoval, Shapoval, 2008; Shapoval, Buczyński, 2012; Krivokhatsky et al., 2014; Борисов С.Н., 2015). Среди насекомых пленниками ловушек часто становятся стрекозы. Они попадают и в «паутинные сети» (“japannetzen” или “mist-nets”) (Baccetti et al., 1990; Thoma, Althaus, 2015) и, особенно часто, в ловушки рыбачинского типа (von Rintelen, 1997; Bertram, Haacks, 1999; Борисов С.Н., 2009, 2014, 2015; Shapoval, Buczyński, 2012; Buczyński et al., 2014). Рыбачинская ловушка была сконструирована и

впервые установлена в 1957 г. на Куршской косе в Калининградской области. В дальнейшем ловушки этого типа стали применяться орнитологами во многих странах (Паевский, 2008). Впервые об использовании таких ловушек для учета мигрирующих стрекоз на перевале Чокпак в Западном Тянь-Шане (Южный Казахстан) сообщает Крылова (1969а, б). Дальнейшие наблюдения на перевале Чокпак показали, что здесь ежегодно осенью стрекозы попадают в рыбачинские ловушки в массе (Борисов С.Н., 2009, 2010а, 2011а, б, 2012а, б, в, 2014, 2015; Borisov S.N. et al., 2022). Аналогичные исследования стрекоз проводились также на рыбачинских ловушках в Латвии (von Rintelen, 1997) и на полевом стационаре “Фрингилла” Биологической станции Зоологического института РАН на Куршской Косе (Bertram, Haacks, 1999; Shapoval, Buczyński, 2012; Buczyński et al., 2014; Knoblauch et al., 2021). Отлов стрекоз ловушками позволяет не только установить наличие миграций у отдельных видов, но и выяснить особенности их перелетов по многим параметрам: месту и времени года, интенсивности пролёта, погодным факторам и синоптическим процессам, которые детерминируют миграции, а также, межгодовые различия в этих явлениях (Борисов С.Н., 2010б; 2014, 2015; Knoblauch et al., 2021).

Радиопередатчики. Для мониторинга за передвижением крупных по размерам мигрирующих насекомых используются радиопередатчики (Radio-Tracking) с соответствующими системами слежения. Этот метод дважды был применен при исследованиях осенних миграций *Anax junius* Drury, 1773 в Северной Америке (Wickelski et al., 2006; Knight et al., 2019). В первом случае радиопередатчики весом 300 мг (что составляет четверть массы тела стрекоз) были прикреплены к 13 особям. Слежение мигрирующих стрекоз осуществлялось с самолета «Сессна», оснащенного соответствующим приемником. Несмотря на ношение передатчиков, стрекозы пролетали до 140 км в день. Они чередовали различные периоды остановки с активной миграцией и в

среднем мигрировали примерно каждые 3 дня. Среднее продвижение 13 мигрирующих особей составило приблизительно 60 км (12 км/день) (Wickelski et al., 2006). В другом исследовании радиопередатчиками были снабжены 38 особей *A. junius* (Knight et al., 2019). Использованы передатчики двух типов – весом 230 и 270 мг. Слежение стрекоз осуществлялось при помощи автоматизированной радиотелеметрической сети с более чем 100 вышками на юге Канады. В результате получены данные, что средняя скорость передвижения стрекоз составляла 16 км в час, среднее расстояние перелетов в день составляло 43 км, а у самых «быстрых» особей до 122 км (Knight et al., 2019).

Сведения о летных способностях мигрирующих *A. junius*, полученные с помощью радиотрекинга, уникальны. Тем не менее, точность полученных с их помощью сведений вызывает некоторое сомнение. Увеличение веса стрекоз за счет передатчиков, а также проведенные с насекомыми манипуляции (отлов, прикрепление передатчиков, передержка перед выпуском) не могли не повлиять на общее состояние насекомых и их летные качества, с чем согласны и сами авторы (Knight et al., 2019).

Радары. Для исследования миграций насекомых уже более 70 лет используются различные типы радаров (Noskov et al., 2021). Этот метод в сочетании с использованием прожекторной ловушки был применен при наблюдениях за миграциями *Pantala flavescens* на острове в море Бохая на северо-востоке Китая. В результате были установлены массовые сезонные миграции этих стрекоз над морем в ночное время. Перелеты совершались на абсолютных высотах до 1000 м со скоростью 5–11 м/сек. За один ночной перелет (9–10 часов) стрекозы способны мигрировать на расстояние в 150–400 км (Feng et al., 2006). Такие уникальные данные могли быть получены только с помощью радарного метода.

Изотопный метод. Применение изотопного метода способствует решению одной из центральных проблем в изучении миграций насекомых — определению географической области происхождения мигрантов. Небольшие размеры насекомых по сравнению с птицами и млекопитающими ограничивают возможность применения искусственных маркеров — различных меток, прикрепляемых к животным. Также ничтожно мала вероятность того, что помеченная особь будет отловлена повторно. В этом случае очевидно преимущество использования естественных маркеров, таких как изотопный состав (Hobson, 2019). При этом отпадает необходимость в предварительной маркировке насекомых. В метаболически инертных тканях после их формирования (например, хитин крыльев стрекоз) отражается состав изотопов (или «isotopic signatures») тех местообитаний, где происходило развитие организма. Значительным прорывом в этой области послужила демонстрация того, что содержание дейтерия (δ^2H) в тканях насекомых оказалось тесно связано с величинами δ^2H осадков тех регионов, где прошло развитие животных. Это позволяет использовать глобальные изотопные карты осадков (isoscapes) для определения географического происхождения мигрантов (Brattström et al., 2010; Hobson et al., 2012a).

В настоящее время анализ стабильных изотопов широко используется в изучении миграций животных, в том числе насекомых (van Hardenbroek et al., 2012; Hobson et al., 2018). Этот метод был применен также и при изучении миграций стрекоз (Hobson et al., 2012a, b, 2021; Cao et al., 2018; Hallworth et al., 2018; Schilling et al., 2020).

1.5. Сезонные трансширотные миграции стрекоз

Первые исследования сезонных трансширотных миграций стрекоз (миграции разных поколений между природными (географическими) поясами) с помощью изотопного анализа были проведены Хобсоном с соавторами (Hobson

et al., 2012a). Установлено, что в Северной Америке *Anax junius* совершает ежегодные крупномасштабные осенние миграции в южном направлении вдоль атлантического побережья США и южной части Канады. Анализ изотопных подписей (δ^2H) стрекоз, собранных во время миграций на юге Техаса, показал, что в перелетах участвуют особи, развитие которых произошло на обширной территории США, включая северные штаты (Hobson et al., 2012a). Дальнейшие исследования в этом направлении на обширном изотопном материале позволили установить сложный годичный цикл этих стрекоз-мигрантов, включающий три поколения (Hallworth et al., 2018).

Для *Aeshna canadensis* Walker 1908 сезонные трансширотные миграции в Северной Америке были установлены лишь благодаря использованию изотопного метода, а также анализа фенологических данных (Schilling et al., 2021). Выяснено, что эти стрекозы совершают закономерные сезонные миграции, по крайней мере, между северными и южными штатами Канады.

Применение изотопного метода позволило также установить, что *Pantala flavescens,* которые летят из Индии в Африку через океан с посадкой на Мальдивских островах, «родом» из северной части Индийского субконтинента и, возможно, даже восточнее и севернее (Hobson et al., 2012b). Миграции этого же вида стрекоз, также с использованием данных изотопного состава водорода (δ^2H), были изучены в Бохайском проливе на севере Китая. В результате был установлен сезонный характер перелетов *P. flavescens* в этом регионе — весной из южных регионов Китая в северные, а осенью в обратном направлении. В тоже время, показано, что для этих стрекоз в летний период в значительной мере свойственно «блуждание» или «бродяжничество», не связанное с направленными миграциями (Cao et al., 2018). Аналогичные сведения по этому виду были получены на изотопном материале из Японии (Hobson et al., 2021a).

В результате была сформирована общая схема трансширотных миграций стрекоз в Северном полушарии (May, Matthews, 2008; Борисов С.Н., 2009, 2012в,

2015; May, 2013; May, Matthews, 2008, 2023). Так, весной уже половозрелые стрекозы прилетают из южных частей ареалов в умеренные широты, где за короткий срок (2–3 месяца) развивается летнее поколение. Осенью особи этой генерации улетают на юг, предположительно, для дальнейшей репродукции и зимовки личинок в более «теплых» условиях. Таким образом, происходят трансширотные миграции разных поколений стрекоз между разными природными поясами (Corbet, 1999; Holland et al., 2006; May, Matthews, 2008, 2023; Борисов С.Н., 2009, 2012в, 2015; May, 2013). Однако возможен и альтернативный вариант: у некоторых видов стрекоз часть особей в популяциях живет оседло, а другая часть совершает миграции, описанные выше. Эта стратегия стрекоз наименее изучена и, по всей видимости, таит в себе еще много загадок. Наиболее хорошо это явление изучено в Северной Америке у Дозорщика зеленого (*Anax junius*) (Corbet, 1999; Holland et al., 2006; May, Matthews, 2008, 2023; Hobson et al. 2012b; May, 2013). Предположительно схожая стратегия свойственна также Дозорщику темнолобому (*Anax parthenope* (Selys, 1839)) в умеренных широтах Евразии (Борисов С.Н., 2012б, в, 2015; Borisov S.N. et al., 2022). В целом, к настоящему времени наиболее подробно сезонные трансширотные миграции изучены только для одного вида в Северной Америке (*Anax junius*).

Что касается афро-евразиатского региона, то наличие сезонных трансширотных миграций разных поколений стрекоз предполагалось здесь у четырех видов — *Anax ephippiger, A. parthenope, Sympetrum fonscolombii* и *Pantala flavescens* (Борисов С.Н., 2011а, б, 2012а, б, в, 2015). Для этих видов характерны обширные ареалы, охватывающие несколько континентов и разные природные пояса по обе стороны экватора. Миграции данных видов стрекоз предполагались на основании отлова половозрелых особей в умеренных широтах Евразии в весенний период, а также массовых отловов стрекоз с помощью орнитологических ловушек в осенний период. Однако миграционные пути,

факторы, определяющие начало и окончание (сроки) миграций, а также особенности миграционных стратегий этих видов до сих пор оставались неизученными.

Именно эти виды и являются модельными объектами наших исследований в настоящей работе. История изучения миграций этих видов стрекоз приведена нами в соответствующих разделах диссертации.

ГЛАВА 2. Материалы и методы

Изучение сезонных трансширотных миграций стрекоз проводились в 2015–2025 гг. на примере четырех модельных видов-мигрантов — *Pantala flavescens*, *Sympetrum fonscolombii*, *Anax ephippiger* и *A. parthenope*. В умеренных широтах Евразии пока что только для этих видов стрекоз известны закономерные миграции между разными природными поясами (Corbet, 1999; Борисов С.Н., 2015). Детальные характеристики каждого из видов-мигрантов приводятся в главах, посвященных этим видам.

При обобщении сведений о распространении и фенологии стрекоз-мигрантов, наряду с литературными источниками, использованы обширные данные интернет-платформы iNaturalist (2025). Наблюдения iNaturalist «научного уровня» (подтвержденные экспертами) принимаются Глобальным информационным фондом по биоразнообразию (GBIF) и традиционно упоминаются в научной литературе с указанием DOI. Все фотографические наблюдения в iNaturalist имеют географическую привязку в виде десятичных градусных координат, которые мы сообщаем в градусах и минутах. Гиперссылки на конкретные наблюдения имеют вид http://inaturalist.org/observations/xxxx, где xxxx — уникальный идентификационный номер наблюдения. Ссылки на наблюдения выглядят так: (iNaturalist, 2025, observations/xxxx).

Использованы также данные интернет-платформы Observations (2025). Гиперссылки на конкретные наблюдения имеют вид https://observation.org/observation/xxxx, где xxxx — уникальный идентификационный номер наблюдения. Ссылки на наблюдения выглядят так: (Observations, 2025, observation/xxxx).

2.1. Методы сбора и наблюдений стрекоз-мигрантов

Наблюдение и сбор стрекоз-мигрантов на временных водоемах. Специфика наблюдений и сбора стрекоз-мигрантов заключается в том, что

развитие их летних поколений в умеренных широтах происходит преимущественно во временных водоемах с еще несложившимися или находящимися на ранних стадиях становления гидробиоценозами (Борисов С.Н., 2015).

Из временных водоемов, прежде всего, следует отметить рисовые чеки (Рисунки 2.1, 2.2). Это участки пашни, отгороженные земляными валиками для удержания воды, с площадью примерно от 0,25 до 5 га. Глубина затопления обычно составляет 10–25 см. В Средней Азии чеки заполняются водой из магистральных каналов в конце апреля – начале мая. Как раз в это время с юга прилетает основная масса стрекоз-мигрантов и откладывает яйца в чеки. Преимагинальное развитие летнего поколения стрекоз-мигрантов занимает примерно 2–3 месяца, и они успевают пройти личиночное развитие до высыхания чеков (Борисов С.Н., 2011а, б, 2012а, 2015; Borisov A.S., Borisov S.N., 2019). В Средней Азии из всех видов стрекоз наиболее массовые на рисовых чеках *P. flavescens* и *S. fonscolombii* (Борисов С.Н., 2011б, 2012а, 2015).

Среди других типов временных водоемов стрекозы-мигранты также охотно заселяют обводненные карьеры и пруды с неразвитой водной растительностью, и различные временные пойменные водоемы (старицы) и др. Такие водоемы предпочитают*A. ephippiger* и *A. parthenope* (Борисов С.Н., 2015).

Рисунок 2.1. Рисовые чеки — места наблюдения яйцекладки стрекоз-мигрантов (*P. flavescens* и *S. fonscolombii*), Таджикистан, окрестности Пенджикента, 2 мая 2019 г., фото автора.

Рисунок 2.2. Чек на окраине рисового поля — место сбора иммигрантов *P. flavescens* на изотопный анализ (в данной работе), Таджикистан, окрестности Регара, 11 мая 2019 г., фото автора.

Использование орнитологических ловушек для наблюдений за миграциями и сбора стрекоз-мигрантов. Весьма эффективным в исследованиях миграций стрекоз оказалось использование орнитологических ловушек. Эти ловушки используют для массового отлова и кольцевания птиц, при этом в них попадают в большом количестве и стрекозы во время сезонных

миграций и различных местных перемещений. В России такие ловушки установлены в трех местах: на Куршской Косе в Калининградской области, в Свирском заповеднике на Ладоге и в Байкальском заповеднике на побережье Байкала.

С целью наблюдений и сбора стрекоз в орнитологических ловушках в 2015 г. мы посетили Байкальский заповедник, где установлена большая орнитологическая ловушка «рыбачинского типа» (Рисунок 2.3.), а весной 2018 г. — орнитологический стационар Института зоологии МОН Республики Казахстан на перевале Чокпак на юге Казахстана (Рисунок 2.4).

Рисунок 2.3. Общий вид орнитологической ловушки «рыбачинского типа» в Байкальском заповеднике (вверху) и приемная камера ловушки (внизу), Байкальский заповедник, окрестности Танхоя, 23 августа 2015 г., фото автора.

Рисунок 2.4. Весенняя орнитологическая ловушка «рыбачинского типа» на перевале Чокпак в Южном Казахстане, окрестности поселка Шакпак, 18 мая 2018 г., фото автора.

Для изотопного анализа (в данной работе) были использованы *S. fonscolombii*, попавшие во время миграций в орнитологическую ловушку, установленную на перевале Чокпак осенью 2008–2009 гг. Стрекозы были собраны С.Н. Борисовым (Рисунок 2.5).

Рисунок 2.5. Орнитологическая ловушка «рыбачиского типа» установленная на перевале Чокпак осенью 2008 г. (вверху); *Sympetrum fonscolombii* попавшие в ловушку во время направленных перелетов на юг были использованы для изотопного анализа (в данной работе) (внизу); Южный Казахстан, перевал Чокпак, окрестности поселка Шакпак, 26 сентября 2008 г., фото С.Н. Борисова.

2.2. Изотопный метод

Для подтверждения наличия миграций у изучаемых видов стрекоз и для определения вероятной натальной области иммигрантов был применен «изотопный метод». В качестве естественного маркера географического происхождения («изотопных подписей» или «isotopic signatures») отдельных образцов стрекоз использован состав стабильных изотопов водорода (δ^2H) в метаболически инертных тканях (хитин крыльев), в которых после их формирования отражается состав изотопов тех местообитаний, где происходило развитие организма (Wassenaar, Hobson, 2003; Hobson et al., 2012a, б; Hobson, 2012, 2019). Для определения «изотопных подписей», которые свойственны местным (аборигенным) особям использованы также экзувии. В ходе анализа оценивали содержание изотопов водорода (δ^2H) в тканях насекомых. Этот показатель тесно связан с величинами δ^2Hp осадков тех регионов, где прошло развитие животных (Brattström et al., 2010; Hobson et al., 2012a, Hobson, 2019), что позволяет использовать глобальные изотопные карты осадков (isoscapes) для определения географического происхождения мигрантов (см. раздел 2.2.).

2.1.1. Материал на изотопный анализ

Всего для изотопного анализа были использованы 459 образцов (крылья и экзувии) четырех видов стрекоз-мигрантов и аборигенных видов стрекоз из 11 государств в афро-евразиатском регионе (Рисунок 2.6).

Рисунок 2.6. Места сбора стрекоз на изотопный анализ в 11 странах афро-евразиатского региона.

Подробная информация (даты и координаты мест сбора, карты мест сбора иммигрантов) приведены в соответствующих главах диссертации, дополнительные сведения об иммигрантах и резидентных видах стрекоз приведены в Приложении (Таблицы 1–11):

- *Pantala flavescens* — 71 экз. (Приложение, Таблица 1, 5);
- *Sympetrum fonscolombii* — 173 экз. (Приложение, Таблицы 4, 5, 7);
- *Anax parthenope* — 36 экз. (Приложение, Таблицы 9, 10);
- *Anax ephippiger* — 62 экз. (Приложение, Таблицы 2, 3, 5, 11);
- резидентные виды стрекоз на юге России — 11 экз. (Приложение, Таблица 5);

- резидентные виды стрекоз из Эфиопии — 18 экз. (Приложение, Таблица 3);
- резидентные виды стрекоз из Ирана — 16 экз. (Приложение, Таблица 6);
- резидентные виды стрекоз рода *Sympetrum* с Южного Урала, юга Западной Сибири и Казахстана — 72 экз. (Приложение, Таблица 8).

Из образцов, использованных для изотопного анализа, автором собран следующий материал:

- иммигранты *Pantala flavescens* — 11 экз., Таджикистан, рисовые поля в окрестностях поселка Регар, 06–11 мая 2019 г. (Приложение, Таблица 1);
- иммигранты *Sympetrum fonscolombii* — 10 экз., Южный Казахстан, перевал Чокпак, окрестности поселка Калинино, 21 мая 2018 г. (Приложение, Таблица 7);
- резиденты *Anax parthenope* — 4 экз., Таджикистан, заповедник Тигровая Балка, 27 апреля 2019 г. (Приложение, Таблица 10).
- образцы иммигрантов *Sympetrum fonscolombii* (39 экз.), иммигрантов *Anax parthenope* (12 экз.) и иммигрантов *Anax ephippiger* (6 экз.) из Европейской России предоставил В.В. Онишко (Московский зоопарк) (Приложение, Таблицы 4, 9, 11);
- образцы резидентных видов стрекоз с юга России (7 экз.) предоставили О.Э. Костерин (ИЦиГ СО РАН, Новосибирск) и В.В. Онишко (Приложение, Таблица 5);
- образцы *Anax ephippiger* из Северной Африки — (18 экз.) предоставил А. Дюмон (Бельгия, Гентский университет) (Приложение, Таблица 3);
- образцы резидентных видов стрекоз из Эфиопии (18 экз.) и из Ирана (16 экз.) предоставил О.Э. Костерин (Приложение, Таблицы 2 и 6 соответственно);
- образцы резидентных видов стрекоз из рода *Sympetrum* с Южного Урала и юга Западной Сибири (14 экз.) предоставила О.Н. Попова (ИСиЭЖ СО РАН, Новосибирск) (Приложение, Таблица 8);

- образцы *Anax ephippiger* с Атлантического побережья Северной Африки (11 экз.) взяты из коллекции Уникальной научной установки «Сибирский зоологический музей, Новосибирск» (СЗМН);
- все остальные образцы иммигрантов и резидентных видов стрекоз (317 экз.) были собраны в разные годы С.Н. Борисовым и хранятся в коллекции СЗМН.

2.1.2. Анализ стабильных изотопов

Для оценки содержание изотопов водорода (δ^2H) в тканях насекомых использовали стандартные методы (Wassenaar, Hobson, 2003; Hobson et al., 2012a, b; Hobson, 2012, 2019).

Образцы крыльев и экзувиев стрекоз были обработаны смесью хлороформа и метанола (2:1) для удаления поверхностных липидов и высушены в течение суток при 50º С. Изотопный анализ был проведен на 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). Изотопный состав водорода выражали в тысячных долях отклонения от международных эталонов (SMOW, PDB и атмосферного N), δ (‰): δX образец = ((R образец/R эталон) –1) 1000, где X – это элемент, R — молярное соотношение тяжелого и легкого изотопов водорода. Для калибровки масс-спектрометра использовали референтные материалы: полиэтилен IAEA-CH-7, бензойная кислота IAEA-601 и сертифицированный референтный материал IRMS EMA-P2 (Elemental Microanalysis Catalogue No. B2205).

Анализ содержания дейтерия проводили методами, учитывающими поправку на обмен водорода между тканями стрекоз и влагой воздуха (метод сравнительного уравновешивания; Wassenaar, Hobson 2003; Hobson et al., 2012b). USGS референтные материалы KHS (kudu horn, non-exchangeable δ^2HV-SMOW = -35.3‰) и CBS (caribou hoof, non-exchangeable δ^2HV-SMOW = -157.0‰) использовали специально подготовленные лабораторные стандарты:

гомогенизированные крылья стрекоз *Crocothemis erythraea* (Brulle) из Таджикистана (DS1 необменный δ^2HV-SMOW = -111.6‰), *Sympetrum sanguineum* (Müller) из Казахстана (DS2 -110.1‰), *Sympetrum flaveolum* (Linnaeus) из Казахстана (DS3 -110.2‰), мех зайца (*Lepus timidus* Linnaeus) из Заполярья (Чукотка) (DS4 -138.2‰) и волосы человека (DS5 δ^2H -70.8‰). Необменные (non-exchangeable) значения δ^2H для пяти лабораторных стандартов были получены в лаборатории IsoAnalytical Ltd (Crewe, Великобритания). При этом были использованы референтные материалы USGS42 (человеческие волосы, non-exchangeable δ^2HV-SMOW = -44.4‰), USGS43 (человеческие волосы, -72.9‰), и Eurofins 11/2/C (казеин, -113.4‰). Аналитическая погрешность (SD) определения изотопного состава в стандартных материалах не превышала для δ^2H 2‰.

На основании результатов проведенного анализа были установлены изотопные показатели (δ^2H) 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, а также 3) аборигенных видов стрекоз в предполагаемых натальных областях иммигрантов.

Полученные показатели легли в основу базы данных. На основании полученных значений (δ^2H) значений (Приложение, Табл. 1–11) создана реляционная база данных показателей δ^2H стрекоз в афро-евразиатском регионе. Данные организованы в виде структурированного массива (плоская база данных в формате .csv; Рис. 2.7.). Такая база данных была создана впервые и является важной основой для дальнейших исследований как миграций стрекоз, так и других насекомых.

	A	B	C	D	E	F	G	H	I
1	Sour	Species	Status	Date	Location	Altitude_m	Latitude	Longitude	d2H
2	7	*Sympetrum fonscolo*	иммигрант	01.05.2014	Таджикистан, Крылов	440	37°54′	68°51′	-101.1
3	9	*Anax parthenope*	иммигрант	01.05.2021	Астрахань	0	46°26′	48°04′	-71.8
4	9	*Anax parthenope*	иммигрант	01.05.2021	Астрахань	0	46°26′	48°04′	-71.4
5	9	*Anax parthenope*	иммигрант	01.05.2021	Астрахань	0	46°26′	48°04′	-53.6
6	9	*Anax parthenope*	иммигрант	01.05.2021	Астрахань	0	46°26′	48°04′	-48.9
7	9	*Anax parthenope*	иммигрант	01.05.2021	Астрахань	0	46°26′	48°04′	-51.6
8	7	*Sympetrum fonscolo*	резидент	01.07.1987	Таджикистан, Кайрак-Кум	330	40°16′	69°47′	-128.1
9	7	*Sympetrum fonscolo*	резидент	01.07.1987	Таджикистан, Кайрак-Кум	330	40°16′	69°47′	-132.5
10	7	*Sympetrum fonscolo*	резидент	01.07.1987	Таджикистан, Кайрак-Кум	330	40°16′	69°47′	-137.4
11	7	*Sympetrum fonscolo*	резидент	01.07.1987	Таджикистан, Кайрак-Кум	330	40°16′	69°47′	-133
12	7	*Sympetrum fonscolo*	резидент	01.07.1987	Таджикистан, Кайрак-Кум	330	40°16′	69°47′	-114.5

Рисунок 2.7. Пример размещения информации в реляционной базе данных показателей δ^2H стрекоз в афро-евразиатском регионе (плоская база данных в формате .csv): вывод первых строк при сортировке по дате.

2.2. Определение вероятной географической области происхождения стрекоз-мигрантов

Для определения географической области происхождения стрекоз-мигрантов были использованы глобальные изотопные карты осадков (isoscapes) (Brattström et al., 2010; Hobson et al., 2012a, Hobson, 2019) (Рисунки 2.8, 2.9). Предварительно значения δ^2H крыльев были преобразованы в эквиваленты водородного состава осадков посредством применения уравнения: $\delta^2H_{(wing)} = 0{,}91 \cdot \delta^2Hp - 42{,}54‰$ (Hobson et al., 2012a). В ходе исследования было использовано два подхода.

До 2022 г. вероятная географическая область происхождения мигрантов определялась с использованием платформы IsoMAP (Bowen et al., 2014). Для анализа была смоделирована изотопная карта среднегодовых значений δ^2H в осадках (δ^2Hp) как функция высоты, широты и квадрата широты за период 1960–2010 гг. в пределах площади (от 2° з.ш. до 80° в.д. и от 10° ю.ш. до 60° с.ш.).

Для каждого образца стрекоз был выполнен географический вероятностный анализ значения δ^2Hp с использованием инструмента «individual assignment» в IsoMAP, в который включались как наблюдаемое значение, так и

стандартное отклонение, равное 14,7‰, оцененное на основе остатков регрессионной модели, связывающей δ^2H крыльев и δ^2Hp осадков (Hobson et al., 2012б). Вероятность того, что конкретный пиксель изоскейпа δ^2Hp представляет потенциальное место происхождения образца, оценивалась с использованием нормальной функции плотности вероятности. Для выделения вероятных источников было произвольно выбранное отношение шансов 2:1, что позволило включать в анализ только те пиксели, для которых вероятность происхождения превышала 67%. В результате для каждого образца создавалась бинарная карта, где значения «1» соответствовали вероятности присутствия, а «0» — отсутствию. Последующие индивидуальные распределения были суммированы посредством наложения соответствующих поверхностей. Расчеты выполнялись с использованием функций в среде статистического вычисления R версии 4.4.3 (R Core Team, 2025), с применением пакетов «raster», sp и sf. Для реализации данного анализа был написан соответствующий код, приведенный в Приложении (Программный кода для обработки данных в R):

В 2022 году портал платформы IsoMAP, разработанный для географического распределения с использованием стабильных изотопов (Bowen et al., 2014), был закрыт, и в настоящее время выполнение аналогичного анализа через данный ресурс невозможно. В связи с этим для определения вероятной натальной области мигрантов нами был использован альтернативный подход — прямое сравнение значений δ^2H образцов стрекоз-мигрантов с изотопными картами осадков. Значения δ^2Hp осадков могут сильно различаться в разные периоды года (Bowen et al., 2014), поэтому данные о содержании дейтерия в крыльях стрекоз (δ^2Hw) сравнивали с изотопными картами осадков именно того периода года, когда происходило развитие личинок стрекоз-мигрантов (Рисунок 2.8).

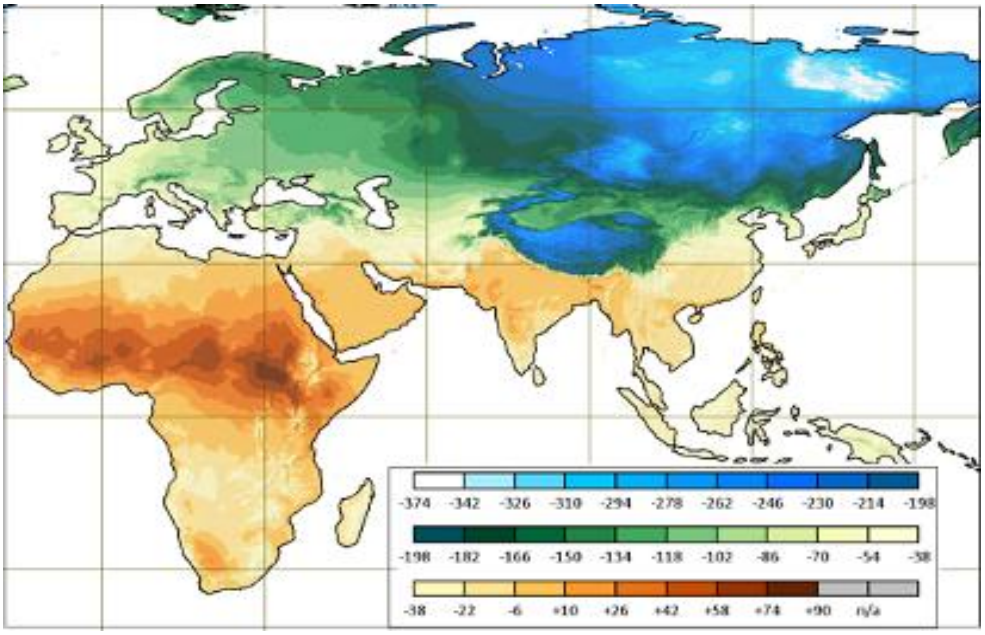

Рисунок 2.8. Карта значений δ²Hp осадков в феврале (по Terzer, 2013).

Одновременно проводили сравнительный анализ изотопных подписей иммигрантов с образцами местных видов стрекоз (резиденты) в предполагаемых натальных регионах. При определении вероятной географической области происхождения учитывались также особенности распространения и фенологии стрекоз-мигрантов

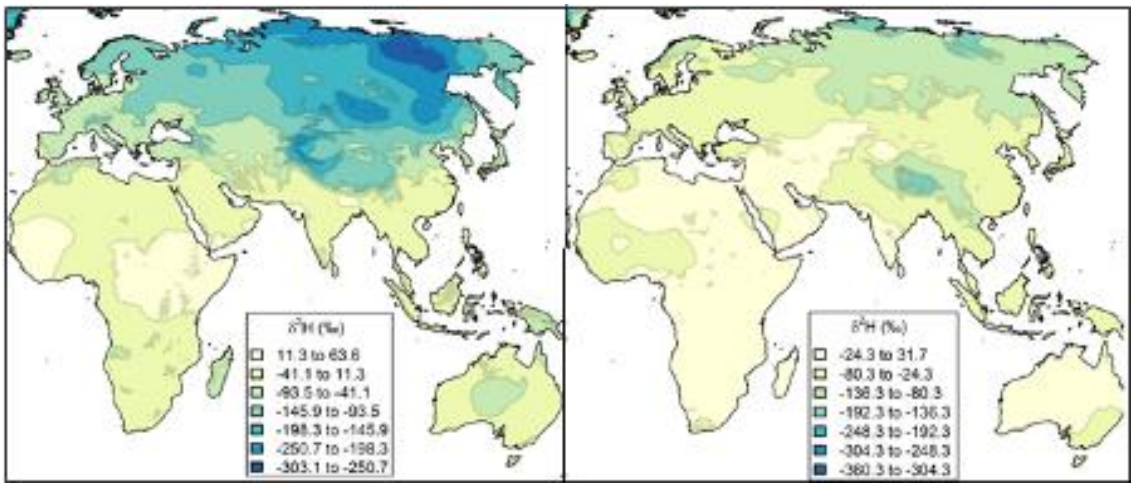

Рисунок 2.9 Карта значений δ²Hp осадков в феврале (слева) и августе (справа) (по Bowen et al., 2014; https://wateriso.utah.edu/waterisotopes/pages/data_access/figure_pgs/global.html).

2.3. Статистический анализ данных

Статистическая обработка данных проводилась с использованием специализированного программного пакета PAST версии 5.2 (Hammer, 2001). Для анализа изотопных данных применялись методы описательной статистики, включая расчёт средних значений, стандартных отклонений и построение графиков (среднее и стандартное отклонение), которые использовались для визуальной оценки распределения, медианы и разброса данных. Проверка распределений изотопных подписей на соответствие нормальному закону выполнялась с использованием критерия Шапиро–Уилка. Поскольку все данные соответствовали нормальному распределению (Шапиро–Уилка, $p > 0,05$), для выявления статистически значимых различий между группами (иммигранты, резиденты и другие) применялся однофакторный дисперсионный анализ (ANOVA), а множественные сравнения средних проводились с использованием пост-хок теста Тьюки (Tukey’s HSD) для неравных размеров выборок. Статистическая значимость различий оценивалась при уровне $p < 0,05$.

ГЛАВА 3. Миграции *Pantala flavescens* (Fabricius, 1798) в Средней Азии и вероятный миграционный круг в афро-евразиатском регионе

3.1. Общая характеристика вида

Стрекоза Бродяжка рыжая (*Pantala flavescens*) (Рисунок 3.1) относится к числу самых известных мигрантов в мире насекомых. Изучение миграций с применением изотопного метода показало, что среди насекомых-мигрантов *P. flavescens* является рекордсменом по дальности перелетов и способен преодолевать обширные водные пространства, например, Индийский и Тихий океаны (Hobson et al., 2012b, 2021; Cao et al., 2018). На всех континентах отмечены особи с необычными для данной территории «изотопными подписями», то есть иммигранты, что является изотопным свидетельством миграций *P. flavescens* по всему ареалу (Ware et al., 2022).

Рис. 3.1. Самец *Pantala flavescens*, Западный Казахстан, Мангистау, 15.10.2009, фото П. Горбунова (iNaturalist, 2025, observations/144525927).

Благодаря миграционной стратегии *P. flavescens* обладает самым обширным среди стрекоз космополитическим ареалом, который охватывает все

континенты (за исключением Антарктиды) (Kalkman, Monnerat, 2015b; Ware et al., 2022; iNaturalist, 2025, https://www.inaturalist.org/taxa/108344-Pantala-flavescens) и многие, даже самые удаленные от материков острова, например, остров Амстердам в самом центре Индийского океана (Devaud, Lebouvier, 2019) и остров Пасхи в Тихом океане (Dumont, Verschuren, 1991) (Рисунок 3.2).

Рисунок 3.2. Распространение *Pantala flavescens* по литературным данным (Kalkman, Monnerat, 2015b, с изменениями согласно сведениям iNaturalist (2025, https://www.inaturalist.org/taxa/108344-Pantala-flavescens)).

Интересно отметить, что, обладая экстраординарными способностями к миграциям (Anderson, 2009; Hedlung et al., 2021; Ware et al., 2022; Liao et al., 2021; Ranjan et al., 2023), континентальную Европу *P. flavescens* стал заселять лишь в конце прошлого века (Kalkman, Monnerat, 2015б; Borisov S.N., Borisov A.S., 2024). В настоящее время здесь этот вид значительно продвинулся на север и достиг побережья Балтийского моря (Buczyński et al., 2014, 2019; Jusys et al., 2019; Borisov S.N., Borisov A.S., 2024). 31 августа 2020 г. молодой самец был пойман В.В. Онишко на берегу Москвы-реки вблизи Звенигородской биостанции Московского университета (Borisov S.N., Borisov A.S., 2024; Онишко, Костерин, 2021). В настоящее время это наиболее северное (55°42’11” с.ш.) местонахождение и место развития *P. flavescens*, как в Европе, так и в целом на

планете. Такие же сенсационные наблюдения *P. flavescens* на севере обоих полушарий планеты были сделаны в 2024 году. В Северной Америке этот вид был зарегистрирован 9 сентября на острове Ньюфаунлед на 52°18’52” с.ш. (iNaturalist, 2025, observations/242662387). В российской части ареала фотонаблюдения *P. flavescens* сделаны 23 августа в Башкортостане (54°29’25” с.ш.) Д. Володиным (iNaturalist, 2025, observations/237424588) и 12 августа в Новосибирске (54°51’29” с.ш.) О. Э. Костериным (iNaturalist, observations/235945384; Kosterin, Onishko, 2025). Во всех этих случаях были сфотографированы молодые стрекозы, что свидетельствует об их местном происхождении. Это потомки весенних иммигрантов, которые могли прилететь на столь северные широты не позднее мая.

Миграции *P. flavescens* отмечены по всему ареалу, как над сушей, так и над океанами (Corbet, 1988, 1999; Feng et al., 2006; May, 2013; May, Matthews, 2008, 2023). Наиболее хорошо изучены миграции *P. flavescens* в азиатской части ареала (Anderson, 2009; Hobson et al., 2012b, 2021; Cao et al., 2018; Hedlung et al., 2021). Известно, что в тропиках для перелетов *P. flavescens* использует преобладающие сезонные ветры, связанные с погодными фронтами во Внутритропической зоне конвергенции (ITCZ), например, эти стрекозы совершают закономерные ежегодные перелеты между Азией и Африкой (Anderson, 2009; Hobson et al., 2012b).

В период муссонов здесь складываются наиболее благоприятные для миграций условия: в дополнение к попутным ветрам, за счет обильных муссонных дождей появляются эфемерные пресные водоемы, которые служат основными местообитаниями для личинок стрекоз-мигрантов (Corbet 1999; Holland et al., 2006; May, 2013).

В то же время специфика миграционной стратегии *P. flavescens* на северных и южных окраинах ареала до сих пор оставалась практически не изученной. В весенне-летний период 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. Такие сезонные трансширотные миграции известны в Средней Азии (Борисов С.Н., 2012a, в, 2015), в Северо-Восточной Азии (Corbet, 1999; Feng et al., 2006; Cao et al., 2018; Borisov S.N., Malikova, 2019) и в Северной Америке (Corbet, 1984, 1999; May, 2013; May, Matthews, 2008, 2023), а у южных рубежей ареала — в Австралии (Hawking, Ingram, 1994) и Южной Америке (Reichholf, 1973).

3.2. Изотопные свидетельства миграций *Pantala flavescens* в Средней Азии

Несмотря на то, что сам факт существования закономерных сезонных миграций *P. flavescens* в Средней Азии не вызывает сомнений, многие вопросы по-прежнему остаются не изученными. Например, откуда прилетают Бродяжки рыжие весной в Среднюю Азию; куда мигрируют их потомки осенью; каковы их миграционные маршруты и продолжительность перелетов, и т.п.

Для получения ответов на эти и другие вопросы был использован метод анализа содержания стабильных изотопов водорода (величина δ^2H) в метаболически инертных тканях крыльев и экзувиях. Основные результаты этого исследования опубликованы ранее (Borisov S.N. et al, 2020a).

Материал на изотопный анализ. Для изотопного анализа использованы следующие материалы:

● 65 экземпляров *P. flavescens* (12 экзувиев и крылья 53 имаго) собранных в Южном Казахстане и в Таджикистане в 1976–2019 годах в период с мая по октябрь. Из них 54 образца были взяты из коллекций СЗМН, Новосибирск) и 11 экземпляров имаго собраны автором в мае 2019 года в Таджикистане. Точки сбора материала показаны на Рисунке 3.3. Подробная информация, включая даты, координаты мест сборов и изотопные показатели (δ^2H) образцов приведены в Приложении в Таблице 1.

Для выяснения изотопных подписей δ^2H, которые свойственны стрекозам в предполагаемых натальных областях *P. flavescens*, в анализе также были использованы следующие материалы:

● крылья 12 аборигенных видов стрекоз (резиденты) из Эфиопии, 18 экз. (материал предоставил О.Э. Костерин (Приложение, Таблица 2);

● крылья *Anax ephippiger*, собранных во время зимне-весенней миграции на атлантическом побережье Африки: Нуадибу, бухта Леврие (Мавритания), 11 экз. (коллекция стрекоз СЗМН, Новосибирск) и Дакар (Сенегал), 3 экз. (материал предоставил А. Дюмон (Бельгия) (Приложение, Таблица 3). Предположительно развитие мигрирующих *A. ephippiger* произошло осеннью в природном регионе Сахель (Dumont, Desmet, 1990; Lambret, Boudot, 2013; Dumont, 2014).

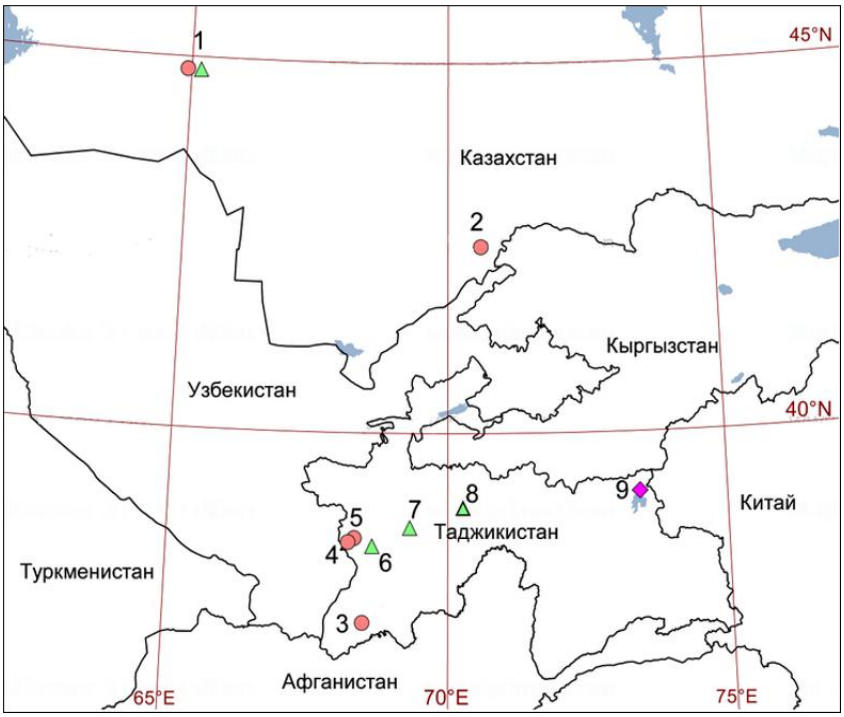

Рисунок 3.3. Точки сбора на изотопный анализ *Pantala flavescens* в Средней Азии: имаго (красные круги), экзувии (зеленые треугольники), имаго во время осенних миграций на Восточном Памире (сиреневый ромб). Подробная информация о точках сбора, включая координаты, представлена в Приложении в Таблице 1.

В сравнительном плане также были использованы литературные данные по величине δ²H бабочек *Vanessa cardui* (Linnaeus, 1758), развившихся в ноябре в Эфиопии (Stefanescu et al., 2016), и *P. flavescens*, пойманных во время осенних миграций на Мальдивских островах (Hobson et al., 2012b).

Результаты изотопного анализа. В выборке *P. flavescens* из Средней Азии значения δ²H разделились на две группы (Рисунок 3.4). Особи, собранные в мае во время яйцекладки, имели диапазон величин δ²H от -78,7 до -49,6‰ и высокие средние значения — -64,4±9.7‰ (n=12). Особи, собранные в июне-октябре (в том числе ювенильные экземпляры, экзувии и транзитные стрекозы во время осенних миграций на Восточном Памире) имели диапазон величин δ²H от -170,9 до -91,7‰ и средние значения — -123,5±17,2‰ (n=53).

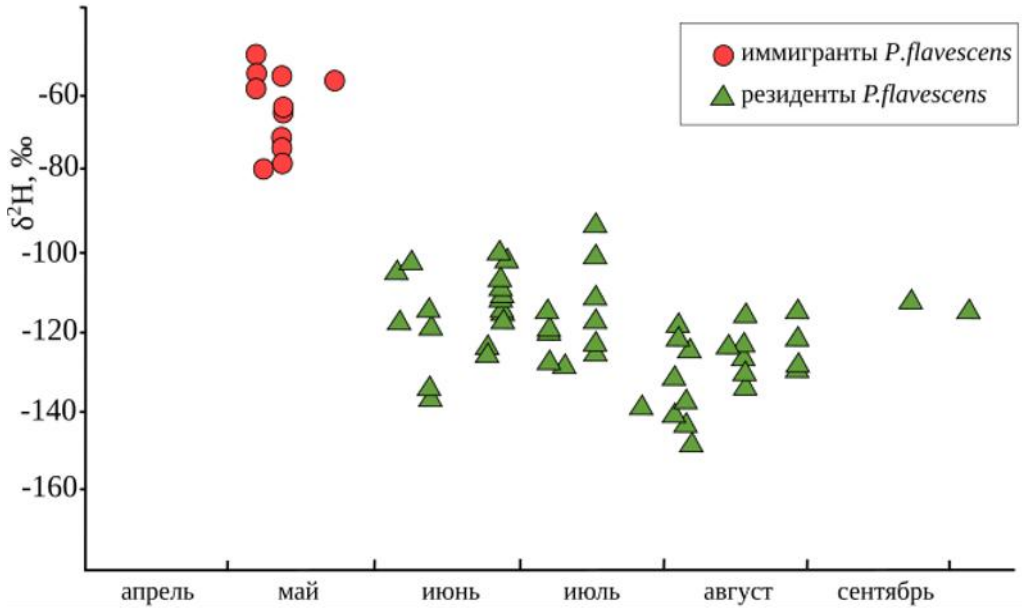

Рисунок 3.4. Значения δ²H образцов *Pantala flavescens* в Средней Азии в зависимости от даты поимки: иммигранты — красные круги, резиденты — зеленые треугольники.

Численность *P. flavescens* в весенний период в Средней Азии была невысокая. Каких-либо направленных перелетов стрекоз с юга на север не

отмечено. Как правило, стрекозы-иммигранты регистрировались уже на водоемах во время репродуктивных действий (Борисов С.Н., 2012а, 2015). Высокие значения δ^2H у стрекоз, собранных во время яйцекладки в мае и их существенное отличие от изотопных подписей местных особей (-64,4±9.7‰ и -123,5±17,2‰ соответственно) (Рисунки 3.4, 3.5) свидетельствуют, что их развитие произошло значительно южнее. Это подтверждает наличие весенней иммиграции *P. flavescens* в Средней Азии.

3.3. Вероятная географическая область происхождения среднеазиатских иммигрантов *Pantala flavescens* — Восточная Африка и Аравийский полуостров

Иммигранты *P. flavescens* весной прилетают в Среднюю Азию откуда-то с юга. При установлении вероятной области происхождения этих стрекоз искомую территорию можно заметно ограничить, используя данные по фенологии этого вида в разных регионах. Прилет весной *P. flavescens* с полуострова Индостан исключается, 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; Kulkarni, Subramanian, 2013; Sharma, 2017). В Средней Азии, как указано выше, в это время уже происходит выплод аборигенных стрекоз. Из потенциальной натальной области можно также исключить и Юго-Западную Азию (кроме южной части Аравийского полуострова), так как в зимний период *P. flavescens* в палеарктической части ареала не развивается. Об этом свидетельствуют, например, многочисленные работы по стрекозам Ирана, которые обобщены в контрольном списке стрекоз этого региона (Schneider et al., 2018). Палеарктическую часть Африки также можно исключить из вероятных натальных областей *P. flavescens*. Судя по распространению этого вида в Африке,

находки в северной части континента (в Сахаре) редки и связаны, по-видимому, со случайными залетами (Boudot et al., 2009; Clausnitzer et al., 2012).

Развитие *P. flavescens* в зимний период предполагается в тропической части Восточной Африки. Сюда эти стрекозы в массе прилетают в октябре-декабре (Corbet, 1984; Anderson, 2009; Hobson et al., 2012b). На Аравийском полуострове *P. flavescens* обычен в марте-апреле и октябре-январе (Waterston, Pittaway, 1991) и развивается здесь зимой. Так, в Объединенных Арабских Эмиратах и в Омане яйцекладка этих стрекоз происходит в октябре-ноябре (Lambret et al., 2017), а выплод на юге Омана наблюдался в марте (Schneider, Ikemeyer, 2016). Таким образом, фенологические данные указывают на возможную весеннюю миграцию *P. flavescens* в Среднюю Азию из тропических районов Восточной Африки и Аравийского полуострова.

Данные о содержании дейтерия в крыльях *P. flavescens* (δ^2Hw) были конвертированы в величины δ^2Hp осадков, соответствующие значениям δ^2H водоемов, в которых предположительно происходило развитие стрекоз. Этот показатель у иммигрантов составил -24‰. Изотопные карты осадков в зимний период в Восточной Африке выглядят весьма мозаично (Terzer et al., 2013; Bowen et al., 2014; http://waterisotopes.org (см. Главу 2 «Материал и методы»). Поэтому вероятную область происхождения здесь *P. flavescens* можно интерпретировать довольно широко. На Эфиопском нагорье, с его сильно расчлененным рельефом, изотопные карты осадков особенно мозаичны и включают, в том числе, и искомые значения δ^2Hp осадков (-24‰).

В то же время изотопные значения δ^2H крыльев весенних иммигрантов *P. flavescens* из Средней Азии и стрекоз, развившихся в Эфиопии и в природном регионе Сахель, оказались очень близкими. Аборигенные стрекозы из Эфиопии имели средние значения δ^2H -47,9±10‰ (диапазон от -60,7 до -34,5‰, n=18). Мигрирующие в Мавритании *Anax ephippiger* имели средние значения δ^2H -50,1±15.5‰ (от -76,8 до -16,8‰, n=12). Близки также изотопные показатели δ^2H

бабочек *Vanessa cardui* развившихся в ноябре в Эфиопии. Они имели средние значения δ^2H -57,9±13.0‰ (от -82,9 до -35,5‰, n=21) (Stefanescu et al., 2016). Сравнение этих данных (Рисунок 3.5) позволяет предположить африканское происхождение *P. flavescens*. Сравнение же конвертированных значений δ^2Hp иммигрантов *P. flavescens* с изотопными картами осадков в зимний период на Аравийском полуострове показывает, 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.

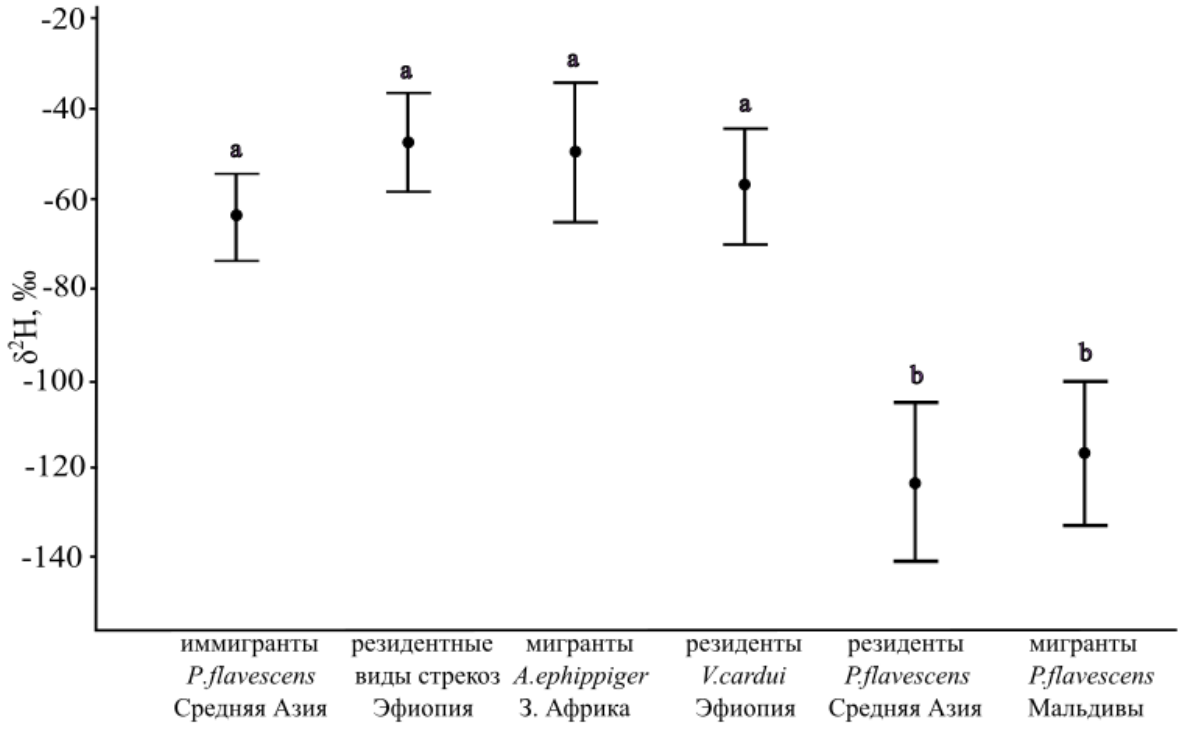

Рисунок 3.5. Изотопные значения δ^2H (Mean ±SD.) иммигрантов (n=12) и резидентов (n=53) *Pantala flavescens* в Средней Азии; резидентных видов стрекоз в Эфиопии (n=18); мигрантов *Anax ephippiger* в Западной Африке (n=14); резидентов *Vanessa cardui* в Эфиопии (Stefanescu et al., 2016); мигрантов *Pantala flavescens* на Мальдивских островах (Hobson et al., 2012б). Разными буквами показаны значимые различия, Tukey's HSD, $p < 0,05$.

3.4. Предполагаемые пути миграций *Pantala flavescens* в афро-азиатском регионе

Предположение о том, что *P. flavescens,* отловленные во время миграций в ноябре и декабре на Мальдивских островах, могут быть родом из северной части полуострова Индостан и, возможно, даже севернее и восточнее (Hobson et al., 2012b), подтверждается. Об этом свидетельствует схожесть изотопных подписей (isotope signatures) стрекоз, которые развились летом в Южном Казахстане и Таджикистане (диапазон: от -170,9 до -91,7‰; среднее значение: -123,5±17,2‰, n=53) и отловленных во время миграций на Мальдивах (диапазон: от -151 до -83‰; среднее значение -117±16‰, n=49) (Рисунок 3.5). Следовательно, можно предположить, что, по крайней мере, какая-то часть стрекоз осенью совершает миграции из Средней Азии в Африку через Мальдивы. Следует отметить, что, пересекая Аравийское море, эти стрекозы делают изрядный крюк — более чем в 3500 км.

Наши данные показывают, что миграционный круг *P. flavescens* может быть еще грандиознее. Стрекозы из Африки и Аравийского полуострова, весной долетают до северных окраин Средней Азии (Рисунок 3.3, локальность 1, низовье реки Сырдарьи, Кызылорда, 44°50’ с.ш.), 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. Долетев из Средней Азии только до Мальдивских островов, они уже преодолевают расстояние более чем в 4500 км. Далее, до Африки им предстоит лететь еще не менее 3500 км (Anderson, 2009; Hobson et al., 2012b). Таким образом, общая протяженность миграционных маршрутов двух поколений *P. flavescens* в афро-азиатском регионе может составлять более 14000 км (Рисунок. 3.6).

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.

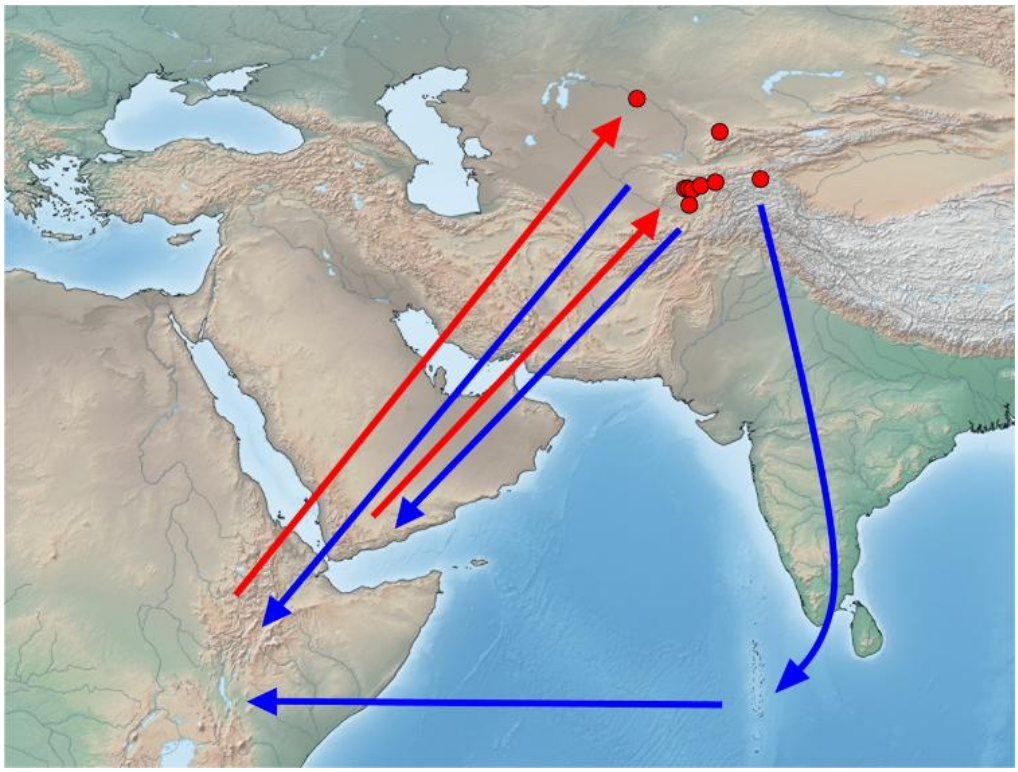

Рисунок 3.6. Схема предполагаемых сезонных миграций *Pantala flavescens* между Средней Азией, Африкой и Аравией. Точками обозначены места сбора стрекоз на изотопный анализ в Средней Азии. Красные стрелки — весенние миграции, синие — осенние.

В регионах, которые примыкают к Аравийскому морю, циркуляция воздуха имеет хорошо выраженные сезонные различия (муссонная циркуляция). Аравийская ветвь летнего муссона (май – октябрь) имеет здесь северо-восточное направление. Важно отметить, что весной, при смене муссонов, в Юго-Западной Азии сильно проявляется действие иранской ветви полярного фронта. Весной (март – апрель) иранская ветвь полярного фронта начинает смещаться к северу и

проходит через Среднюю Азию (Таджикистан…1982). Именно в это время и происходят весенние миграции *P. flavescens* в северном и северо-восточном направлении, в том числе в Среднюю Азию. В Северную и Западную Индию *P. flavescens* прилетает с юго-западным муссоном заметно позже (в июне) и, по-видимому, также из Восточной Африки и Аравийского полуострова. Зимний муссон (или постмуссон), напротив, продвигается с северо-востока на юго-запад и способствует осенним миграциям *P. flavescens* в южном направлении.

В целом, миграционные маршруты *P. flavescens* в афро-азиатском регионе остаются еще во многом не ясными. По-видимому, описанный выше перелет по большому кругу — это лишь внешний (максимальный) контур области осенних миграций, свойственный лишь для части стрекоз. Другие же особи могут совершать перелеты напрямую из Средней Азии в Восточную Африку и на Аравийский полуостров. Например, массовое появление *P. flavescens* на юго-востоке этого полуострова в октябре-ноябре (Campbell, Reimer, 2011; Monnerat, Dhafer, 2016; Lambret et al., 2017), по-видимому, связано с миграцией из расположенных севернее территорий, в том числе и из Средней Азии.

3.5. Годичный цикл *Pantala flavescens* в Средней Азии

Масштабные миграции *P. flavescens* предполагают возможность продолжительного существования этих стрекоз в имагинальной фазе. В настоящее время вопросы о продолжительности имагинальной жизни и продолжительности периода полового созревания, а также о количестве генераций у этого вида остаются предметом дискуссии (Corbet, 1988, 1999). По приблизительным расчетам, исходя из быстрого развития преимагинальных фаз, в течение года у данного вида может развиться до 5 поколений (Corbet, 1999). Однако, как на самом деле обстоит дело в природе, остается неизвестным. Ложное представление о мультивольтинном развитии *P. flavescens* в тропических частях ареала может создаться, если в регионе существуют несколько «волн

миграций» стрекоз и, возможно, из разных регионов, как, например, на юге Индии (Corbet, 1988). Анализ же литературных данных позволяет предположить, что в конкретном регионе развивается только одно поколение *P. flavescens*. Так, в Средней Азии развивается только одно летнее поколение этих стрекоз (Борисов С.Н., 2012a, 2015), на Дальнем Востоке России — также, одно поколение (Borisov S.N., Malikova, 2019). В Северной и Западной Индии развитие вида также унивольтинное (Kumar, 1972, 1984; Corbet, 1988; Kulkarni, Subramanian, 2013). В Гонконге сезонность в развитии *P. flavescens* также хорошо выражена. Здесь эти стрекозы развиваются зимой. Выплод происходит в ноябре – январе. При этом в имагинальной фазе стрекозы способны существовать в течение нескольких месяцев (Reels, 2011). Аналогичная картина наблюдается и на юге Австралии (Hawking, Ingram, 1994). Можно предположить, что во взрослом состоянии *P. flavescens* существует не менее полугода и большая часть этого времени уходит на миграции и «бродяжничество».

В Средней Азии довольно четко прослеживается развитие только одного летнего поколения *P. flavescens*. Самое раннее появление иммигрантов на юго-западе Таджикистана отмечено 26 апреля (Борисов С.Н, 2012a). Однако, по-видимому, отдельные особи прилетают еще раньше. Об этом свидетельствуют находки экзувиев летнего поколения (потомков иммигрантов), сделанные 6 июня на юго-западе Туркменистана (Борисов С.Н., 2012a), а также изотопные показатели стрекоз, отловленных 5–12 июня на юго-западе Таджикистана, которые соответствуют особям летнего поколения (Рисунок 3.4). Столь раннее появление местных стрекоз возможно, если яйцекладка была произведена, как минимум, в первой половине апреля.

Развитие *P. flavescens* происходит преимущественно во временных водоемах с еще несложившимися или находящимися на ранних стадиях становления гидробиоценозами. Это дает *P. flavescens* дополнительные преимущества, так как значительно снижает конкуренцию и хищничество со

стороны аборигенной биоты. Наиболее многочислен этот вид на рисовых полях. Стрекозы начинают откладывать яйца в рисовые чеки уже в момент наполнения их водой. Учитывая даты заполнения чеков водой и даты появление первых окрылившихся особей, можно установить примерную продолжительность преимагинального развития стрекоз. На рисовых полях в Таджикистане этот этап онтогенеза занимает примерно 2 месяца (Борисов С.Н., 2012а, 2015). По литературным данным, преимагинальное развитие *P. flavescens* происходит очень быстро — от 30 до 65 дней (Suhling et al., 2004; May, 2013). На севере Индии в среднем срок развития установлен в 50–60 дней (Kumar, 1984), на юге Австралии — 51 день (Hawking, Ingram, 1994).

На рисовых полях в Таджикистане массовый выплод *P. flavescens* приходится на июль. Начиная, примерно, с середины июля наблюдаются скопления особей летнего поколения, для которых характерно «роевое» питание в дневные часы. При таких скоплениях «роящихся» стрекоз одновременно в поле зрения наблюдателя находятся многие сотни особей (Борисов С.Н., 2012а). Подобное явление (тысячные стаи) также отмечено на рисовых полях в Северо-Восточном Иране (Ikemeyer et al., 2015), а на юго-западе Турции отмечено, что одновременно в воздухе парили миллионы стрекоз (Boudot et al., 2021; Observations, 2024, https://observation.org/observation/178642613/).

Общий период пребывания *P. flavescens* в Средней Азии около полугода. Наиболее поздние единичные находки этих стрекоз сделаны в середине октября. Однако основная масса этих многочисленных летом стрекоз «исчезает» уже в конце августа. В это время они мигрируют в южном направлении. Направленные перелеты были отмечены в начале августа на Восточном Памире в Таджикистане и в Алайской долине в Кыргызстане на высотах до 5000 м н.у.м. (Борисов С.Н., Харитонов 2004; Борисов С.Н., 2012а, 2015). В непосредственной близости от Памира аналогичный перелет *P. flavescens* наблюдался 9 августа в Гиндукуше на абсолютной высоте более 6000 м н.у.м. (Wojtusiak, 1974).

Таким образом, у северных пределов ареала в Средней Азии *P. flavescens* обитает только в теплый период года. Для преимагинального развития этих стрекоз требуются высокие температуры. Например, расчетная критическая температура воды для развития яиц состаляет 14,3 °C (Ichikawa et al., 2017). Личинки не способны переносить низкие температуры и зимовать в высоких широтах (Corbet, 1999; Borisov S.N., Malikova, 2019). Известно, что в Японии личинки гибнут при температуре ниже 4º С и не способны к зимовке даже на южном острове Хонсю (Corbet, 1999).

ГЛАВА 4. Миграции *sympetrum fonscolombii* (Selys, 1840) в Европейской России и в Средней Азии

4.1. Общая характеристика вида

Ареал *Sympetrum fonscolombii* охватывает Африку, Европу и Азию, но распространение его крайне неравномерное. На африканском континенте вид известен только из аридных и субаридных районов на юге, востоке, севере и северо-западе и не отмечен на обширной территории Центральной и Западной Африки (Dumont, 1988a). В Европе вид распространен широко — на север до Шотландии, Швеции и Финляндии (Kalkman, Bogdanovic, 2015). На азиатском континенте сплошной ареал *S. fonscolombii* охватывает Юго-Западную и Среднюю Азию на восток до Китая и Индии. На остальной территории вплоть до восточных окраин материка вид известен локально по единичным находкам. Известно, что в Индии этот вид распространен только в трех северных штатах и на самом юге (Fraser, 1936; Babu, Nandy, 2010), а также известен по отдельным находкам на западе этого государства (Kulkarni, Subramanian, 2013). Северный предел распространения *S. fonscolombii* на азиатском континенте — это Южный Урал и юг Западной Сибири (Попова, Еремина, 2016; Borisov S.N. et al., 2020).

В Западной и Центральной Европе с 90-х годов прошлого века наблюдается значительное расширение ареала *S. fonscolombii* в северном направлении (Kalkman, Bogdanovic, 2015). В 2013 году он был обнаружен на острове Эланд в Балтийском море на 56°38’ с.ш. и, согласно прогнозам (Clausnitzer, 2013), его ареал продолжит расширяться с потеплением климата. Действительно, этот вид недавно был обнаружен на северо-востоке Швеции в районе города Умео (Umeå) (63°50’ с.ш.) (Everling, Johansson, 2022). В настоящее время это самая северная, из известных, точка ареала *S. fonscolombii.*

В Европейской России в прошлом веке *S. fonscolombii* не был известен севернее 45° с.ш. В последние же годы прослеживается его проникновение далее

на север. Он найден в Московской и Владимировской областях и в Чувашии до 55°–56° с.ш. (Borisov S.N. et al., 2020; Онишко, Костерин, 2021). По данным интернет-платформы iNaturalist (2025, observations/193021583) в 2023 году этот вид отмечен в Кировской области на 58°25’ с.ш. На сегодняшний день в России это самое северное местонахождение *S. fonscolombii*.

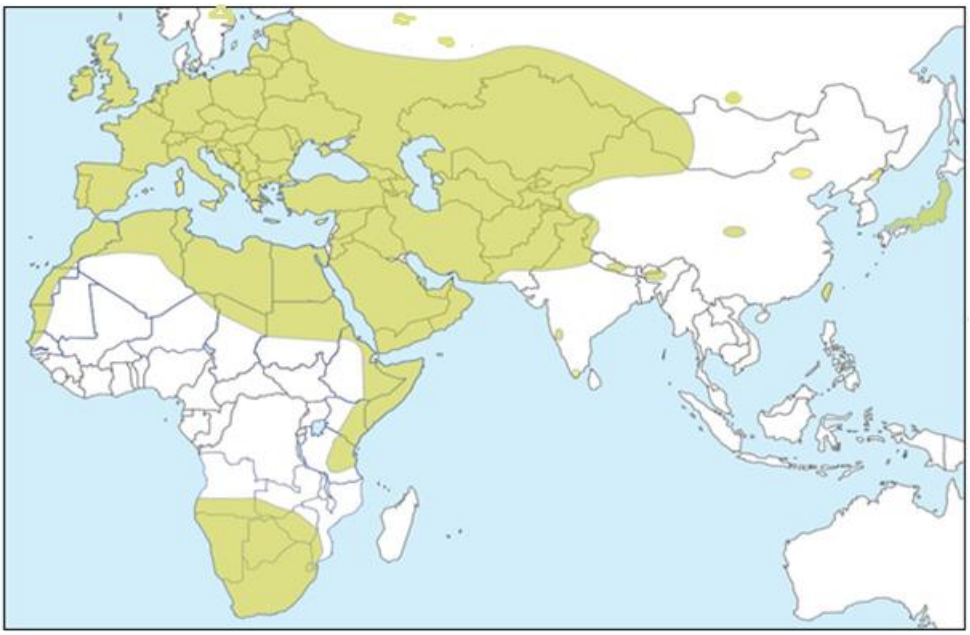

Рисунок 4.1. Распространение *Sympetrum fonscolombii* по литературным данным (Dumont, 1988; Kalkman, Bogdanovic, 2015; Borisov S.N et al., 2020).

Прослеживается также расширение ареала *S. fonscolombii* в Азии. Ранее на востоке этого континента были известны лишь разрозненные единичные находки этих стрекоз (Asahina, 1949; Kohama, 1979; Naraoka, 2005). В дальнейшем вид как обычный был отмечен в Бутане (Kalkman, Gyeltshen, 2016), Гонконге (Reels, 2019) и в Приморье на юге Дальнего Востока России (Onishko et al., 2023). В 2023 году этот вид впервые отмечен в Прибайкалье (52°59’ с.ш.) (iNaturalist, 2025, observations/171019648). В настоящее время в восточной части Азии этот вид имеет достаточно широкое распространении (iNaturalist, 2025, https://www.inaturalist.org/taxa/113507-Sympetrum-fonscolombii). В 2022 году *S.*

fonscolombii отмечен в южной части острова Сахалин (iNaturalist, 2025; observations/144530025). Это самая северная точка ареала этого вида на востоке.

Таким образом, у *S. fonscolombii* с конца прошлого века отчетливо прослеживается тенденция к расширению ареала в северном направлении. За относительно короткий срок северная граница распространения этого вида в Евразии значительно сместилась к более высоким широтам. Ареал *S. fonscolombii* условно можно разделить на зимовочную часть, где стрекозы способны размножаться круглый год и «область летнего вторжения», где зимнее развитие преимагинальных фаз, из-за температурных преференций, невозможно (Jödicke, Borkenstein, 2022). Вопрос о северных пределах зимовок личинок остается открытым. По всей видимости, эта граница может смещаться под влиянием климатических изменений.

В Западной Европе с ее мягким климатом и относительно теплыми зимами пределы закономерных (регулярных) зимовок личинок *S. fonscolombii* лежат заметно севернее, чем в Азии. Так, в Испании, примерно, на 40°–41° с.ш. в апреле одновременно происходит и выплод из перезимовавших (местных) личинок и, в то же время, репродукция стрекоз-иммигрантов, очевидно прилетевших с юга (Jödicke, 1996; Weihrauch, Weihrauch, 2003). В Центральной Европе (Германия, Niedersachsen) известны факты локальных факультативных зимовок личинок *S. fonscolombii* — до 53°29’ с.ш. В этом случае выплод из перезимовавших личинок был отмечен уже 18 мая (Benken, Martens, 2021; Jödicke, Borkenstein, 2022). В Юго-Западной Азии зимовки личинок этих стрекоз известны на юге Турции на 36°17’ с.ш. В самом конце марта здесь отмечены стрекозы-иммигранты с юга, а с 5 апреля уже наблюдался выплод из перезимовавших «местных» личинок (Dijkstra, Kalkmann, 2001).

Для Европейской России какие-либо данные о зимовке этих стрекоз пока отсутствуют, но в южных регионах это вполне вероятно. Данных о зимовке личинок *S. fonscolombii* на территории Средней Азии также пока нет. Наиболее

ранние находки недавно окрылившихся особей 16 мая на юго-западе Таджикистана (37°30’ с.ш.) и 18 мая на севере Туркменистана (42°37’ с.ш.) можно интерпретировать и как выплод из перезимовавших личинок, и как появление потомства ранневесенних иммигрантов (Борисов С.Н., 2011б; Borisov S.N. et al., 2020). Ниже нами рассматриваются миграции этого вида в Европейской России и в Средней Азии.

4.2. Миграции *Sympetrum fonscolombii* в Европейской России

Почти столетие назад известный российский исследователь стрекоз А.Н. Бартенев (1930) обратил внимание на тот факт, что на Северном Кавказе в июне летают уже старые половозрелые особи *S. fonscolombii*. Сведения о миграциях стрекоз в то время были довольно скудными, и автор решил, что этот вид зимует здесь в фазе имаго (Бартенев, 1930). С тех пор, каких-либо прямых доказательств миграций *S. fonscolombii* как в Европейской России, так и в Европе в целом нет. Предполагается, что в весенне-летний период стрекозы для размножения прилетают к северным рубежам ареала откуда-то с юга. Обратные миграции на юг стрекоз местного (европейского) поколения *S. fonscolombii* также пока лишь предполагаются, но не подтверждены (Dijkstra, Van Der Weide 1997; Lempert 1997; Jödicke, Borkenstein, 2022). Закономерные осенние миграции в южном направлении пока что установлены только в Средней Азии (Борисов С.Н., 2011б, 2015).

4.2.1. Изотопные свидетельства миграций *Sympetrum fonscolombii* в Европейской России

До настоящего времени единственным свидетельством миграций *S. fonscolombii* в Европе служил тот факт, что весной и в начале лета здесь «появляются» уже половозрелые особи. Откуда же прилетают эти стрекозы, до сих пор оставалось неизвестным. Какие-либо сведения о перелетах, как в Европе, так и в российской части ареала, отсутствовали (Borisov S.N. et al., 2020).

Применение изотопного метода позволило получить доказательства миграций *S. fonscolombii* в Европейской России и установить вероятную область происхождения стрекоз-иммигрантов. Основные результаты исследования опубликованы ранее (Borisov A.S. et al., 2024).

Материал на изотопный анализ. Для изотопного анализа использованы следующие материалы:

● крылья 39 экземпляров иммигрантов *S. fonscolombii* собранных в Европейской России в 2019–2021 гг. в период с 14 апреля по 16 июля. Стрекозы были собраны О.Э. Костериным и В.В Онишко. Все стрекозы имели окраску тела свойственную для половозрелых особей — ярко красную у самцов (Рисунок 4.2) и оливково-желто-коричневую у самок. При этом крылья у большинства экземпляров были заметно изношены, что свидетельствует о продолжительном периоде их имагинальной жизни. Точки сбора материала отражены на карте (Рисунок 4.3). Подробная информация, включая даты, координаты мест сборов и изотопные показатели (δ^2H) иммигрантов *S. fonscolombii* приведены в Приложении в Таблице 4.

Для выяснения изотопных показателей, свойственных летнему поколению стрекоз-мигрантов на юге России, были использованы следующие материалы:

● крылья 11 экземпляров трех видов-мигрантов: *Anax ephippiger* (6 экз.), *Pantala flavescens* (1 экз.) и *Sympetrum fonscolombii* (4 экз.), отловленных на юге России. Названия видов, даты и координаты мест сборов, а также значения δ^2H образцов приведены в Приложении в Таблице 5.

Для выяснения изотопных подписей (δ^2H), которые свойственны стрекозам в предполагаемых натальных областях, в анализе были использованы следующие материалы:

● крылья 16 экземпляров 9 аборигенных видов стрекоз (резиденты) из Ирана, которых предоставил О.Э. Костерин. Названия этих видов стрекоз, даты

и координаты мест сборов, а также значения δ^2H образцов приводятся в Приложении в Таблице 6.

В сравнительном плане для анализа также были использованы изотопные значения крыльев 26 экземпляров резидентных *S. fonscolombii*, развитие которых произошло в Средней Азии (см. раздел 4.3 и Приложение, Таблица 7).

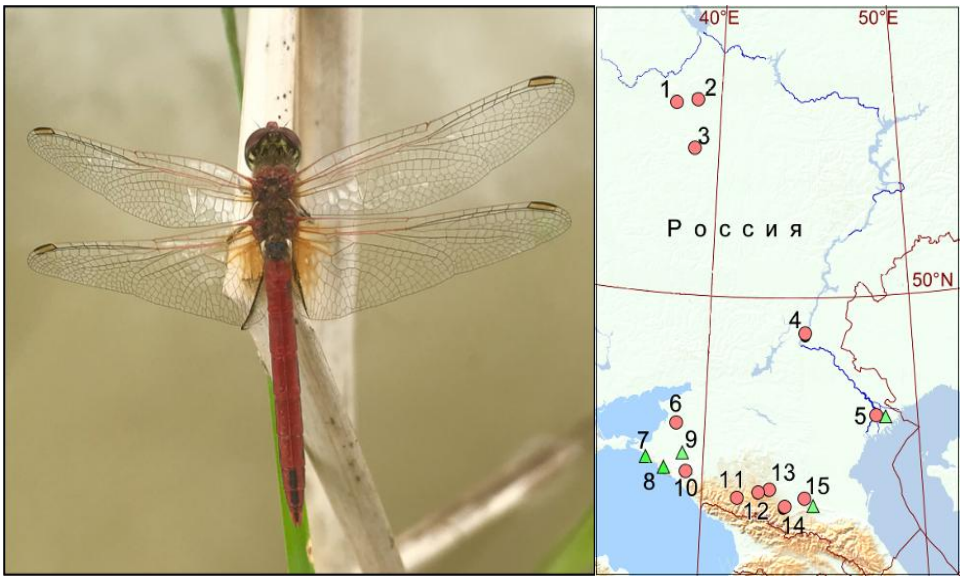

Рисунок 4.2. Точки сбора на изотопный анализ иммигрантов *S. fonscolombii* (красные круги) (см. Приложение, Таблица 4) и резидентных видов стрекоз (зеленые треугольники) (см. Приложение, Таблица 5) в Европейской России. На фото — самец (иммигрант) *S. fonscolombii* (Москва, Молжаниновские карьеры, 01.06.2019, фото В.В. Онишко).

Результаты изотопного анализа. Результаты анализа приведены на рисунках 4.3 и 4.4. Изотопные значения δ^2H иммигрантов *S. fonscolombii* из Европейской России оказались заметно выше (диапазон величин δ^2H от -17,4 до -115,0‰, в среднем -71,9 ±23,4‰, n=39), чем у местных стрекоз (резиденты) (диапазон величин δ^2H от -107,4 до -135,2‰, в среднем -121,7 ±9,5‰, n=11) и очень близкими с показателями резидентов из Ирана (диапазон величин δ^2H от -34,1 до -96,1‰, в среднем -72,3±18,4‰, n=16). Это подтверждает сам факт прилета иммигрантов из более южных частей ареала. В тоже время показатели

δ^2H российских иммигрантов *S. fonscolombii* заметно отличаются от таковых у резидентов этого вида в Средней Азии (диапазон величин δ^2H от -156,2 до -107,5‰, средние значения -132,09 ±15,9‰, n=6) (Рисунок 4.4), что исключает возможность миграций этих стрекоз из Средней Азии в Европейскую Россию.

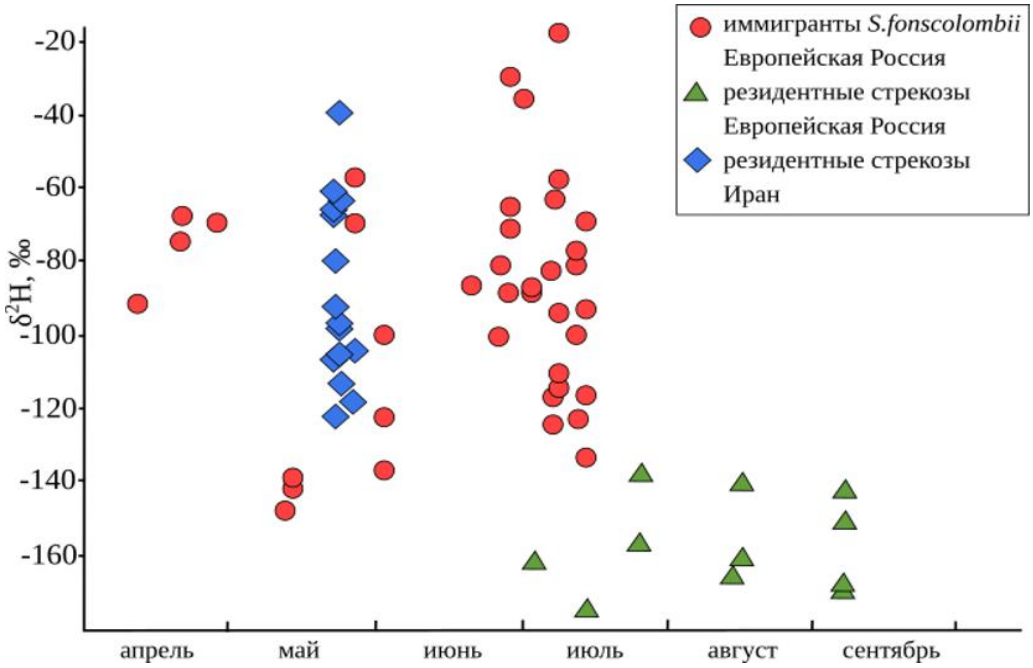

Рисунок 4.3. Значения δ^2H крыльев иммигрантов *Sympetrum fonscolombii* в Европейской России (красные круги, n=39), резидентных видов стрекоз на юге России (зеленые треугольники, n=11) и резидентных видов стрекоз из Ирана (синие ромбы, n=16).

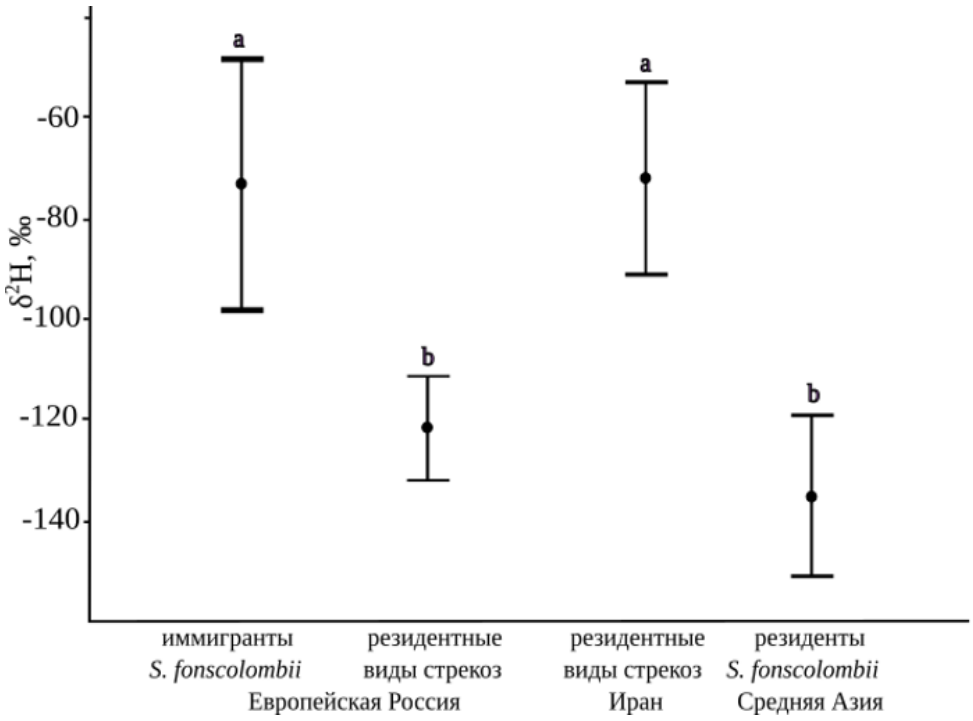

Рисунок 4.4. Средние значения и стандартное отклонение δ^2H крыльев иммигрантов *Sympetrum fonscolombii* в Европейской России (n=39), резидентных видов стрекоз в Европейской России (n=11), резидентных видов стрекоз из Ирана (n=16) и резидентов *S. fonscolombii* из Средней Азии (n=26). Разными буквами показаны значимые различия, Tukey's HSD, $p < 0,05$.

Вероятная географическая область происхождения иммигрантов *Sympetrum fonscolombii* в Европейской России. При определении вероятной натальной области российских иммигрантов *S. fonscolombii,* прежде всего, заслуживает внимания тот факт, что средние значения δ^2H этих иммигрантов близки к таковым у резидентных видов стрекоз из северо-западной части Ирана (-71,9‰ и -72,3‰ соответственно) (Рисунки 4.3 и 4.4). Это позволяет предположить, что, по крайней мере, какая-то часть иммигрантов может иметь иранское происхождение.

На карте вероятности географического происхождения иммигрантов *S. fonscolombii*, смоделированной на основе геостатистической модели глобальных значений δ^2H осадков, предполагаемая натальная область охватывает территории

Северной Африки, Юго-Западной и Средней Азии, а также Индостана (Рисунок 4.5, 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., 2020) можно выделить наиболее вероятную область происхождения иммигрантов, отсекая маловероятные варианты (Рисунок 4.5).

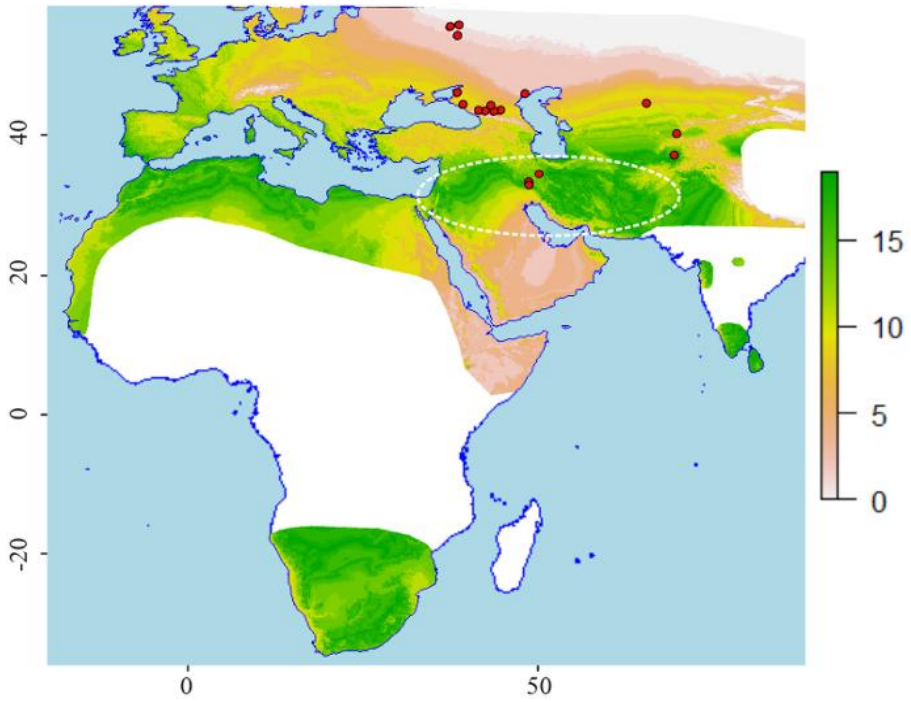

Рисунок 4.5. Карта вероятности происхождении иммигрантов *Sympetrum fonscolombii*, отловленных в апреле – июле 2019–2021 гг. в 12 локальностях в Европейской России. В легенде указано количество особей, присвоенных данному пикселю, в соответствии с выбранным критерием шансов 2:1 (см. Главу 2). Белой пунктирной линией обозначена наиболее вероятная натальная область с учетом распространения вида в разных частях ареала. Красные точки — места сбора стрекоз в Европейской России, в Иране и в Средней Азии.

Эта область 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. В пустынной зоне северо-восточной части Африки *S. fonscolombii* встречается спорадически и, судя по карте вероятности происхождения, прилет стрекоз отсюда в Европейскую Россию маловероятен. На азиатском континенте сплошной ареал *S. fonscolombii* охватывает Юго-Западную и Среднюю Азию на восток до Китая и Пакистана. На остальной территории вплоть до восточных окраин материка вид известен локально по единичным находкам (Рисунок 4.1) и прилет стрекоз отсюда маловероятен. На карте вероятности географического происхождения зеленым цветом (высокая вероятность) также выделены регионы Средней Азии. Тем не менее, эту территорию из натальной области *S. fonscolombii* можно исключить. Этот вид в Средней Азии не зимует, а особи летнего поколения появляются здесь только в конце июня (Борисов С.Н., 2011б, 2015) и, как показано выше, их изотопные показатели (δ^2H) сильно отличаются от таковых у иммигрантов *S. fonscolombii* в Европейской России (Рисунок 4.4).

4.3. Миграции *Sympetrum fonscolombii* в Средней Азии

В Средней Азии так же, как и в европейской части ареала, какие-либо сведения о весенних перелетах *S. fonscolombii* отсутствуют. Весной здесь «появляются» уже половозрелые особи, которые, предположительно, прилетели с юга.

В тоже время, в Средней Азии у *S. fonscolombii* установлены закономерные осенние перелеты на юг. Эти стрекозы, наряду с двумя другими видами-мигрантами (*Anax ephippiger* и *A. parthenope*), во время осенних миграций в большом количестве попадают в орнитологические ловушки на перевале Чокпак (южный Казахстан). Перевал Чокпак (42°31’ с.ш., 70°36’ в.д.) — это наиболее узкое место в межгорной долине, которая прорезает Западный Тянь-Шань с северо-востока на юго-запад и разделяет хребты Таласский Алатау и Каратау;

расстояние между их склонами не превышает 7–9 км. В то же время это наиболее высокая точка межгорной долины (1200 м над ур. м). Благодаря орографическим особенностям здесь пролегает мощный миграционный путь птиц и стрекоз. Здесь на орнитологическом стационаре Института зоологии МОН Республики Казахстан (Алматы) установлены стационарные орнитологические ловушки «рыбачинского типа» для массового отлова и кольцевания птиц. Эти ловушки с успехом можно применять и при исследовании миграций стрекоз. Установлено, что *S. fonscolombii* здесь самый массовый из всех видов-мигрантов. Наиболее ранняя дата начала миграций — 28 августа (2009 г.), массовые перелёты по данным учетов ловушками приходятся на октябрь. Максимальное количество *S. fonscolombii*, попавших в ловушку за день, превышало 3000 особей (11 октября 2009 г.). Интенсивные перелеты продолжаются до конца октября (28 октября 2010 г.), однако при благоприятных погодных условиях стрекозы могут совершать перелёты и позднее (Борисов С.Н., 2011б, 2012в, 2014, 2015).

4.3.1. Изотопные свидетельства миграций *Sympetrum fonscolombii* в Средней Азии

До настоящего времени о возможных сезонных миграциях *S. fonscolombii* в Средней Азии свидетельствовали два факта: «появление» весной и в начале лета уже половозрелых особей – ярко окрашенных красных самцов (Рисунок 4.6) и темно-оливковых самок (Борисов С.Н., 2011б), а также регулярные осенние перелеты этих стрекоз в южном направлении на перевале Чокпак (Южный Казахстан) (Борисов С.Н., 2011б, 2012в, 2015; Borisov S.N. et al., 2022).

Откуда же эти стрекозы прилетают весной, до сих пор оставалось неизвестным. Применение изотопного метода позволило получить доказательства миграций *S. fonscolombii* в Средней Азии и установить вероятную область происхождения стрекоз-иммигрантов. Основные результаты этого исследования опубликованы ранее (Borisov S.N. et al, 2020b).

Рис. 4.6. Самец *Sympetrum fonscolombii* (иммигрант), Южный Казахстан, перевал Чокпак, 21.05.2018, фото автора.

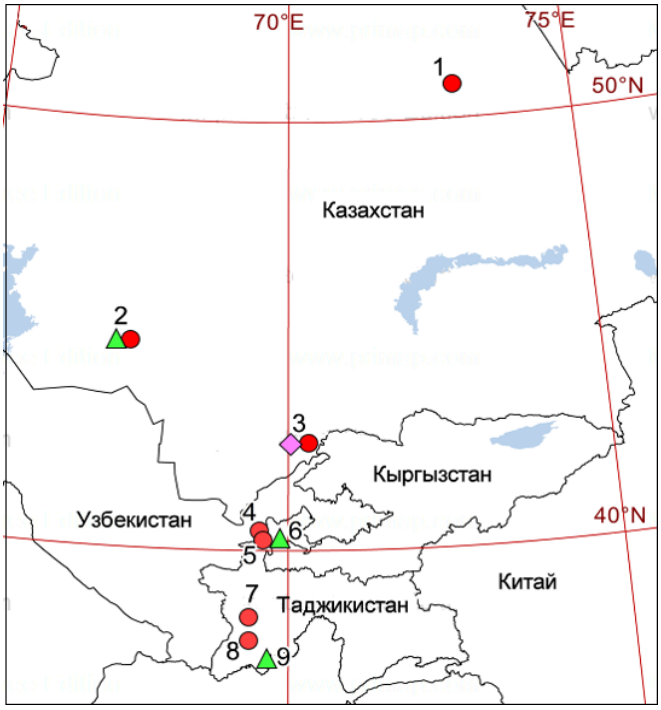

Рисунок 4.7. Точки сбора *S. fonscolombii* в Средней Азии для проведения изотопного анализа: иммигранты (красные круги), резиденты (зеленые треугольники), транзитные особи (сиреневый ромб). Названия и координаты мест сбора приведены в Приложении в Таблице 7.

Материал на изотопный анализ. Для анализа были использованы три разные по характеру пребывания когорты *S. fonscolombii*: иммигранты, резиденты и транзитные особи. Места сбора стрекоз показаны на карте (Рисунок 4.7).

● **Иммигранты** — всего 33 экз. Из них 23 экз. взяты из коллекций СЗМН. Они были отловлены в период с 26 апреля по 30 июня. Еще 10 экземпляров были собраны автором 21 мая 2018 г. на перевале Чокпак в Южном Казахстане. Все эти стрекозы предположительно прилетели на территорию Средней Азии из более южных участков ареала. Широтный диапазон сбора стрекоз этой группы от 37°54’ с.ш. в Таджикистане до 50°49’ с.ш. в Казахстане. Это «старые» особи, часто с заметно изношенными крыльями, по окраске хорошо отличающиеся от недавно окрылившихся насекомых. Самцы имеют ярко-красную окраску тела (Рисунок 4.6), а самки — бурую, темно-оливковую.

● **Резиденты** — всего 26 экз. Все они взяты из коллекций СЗМН. Они были отловлены в период с 1 июля по 18 августа. Эти стрекозы имеют светло-желтый основной фон окраски тела у обоих полов и часто еще не полностью окрепший хитиновый покров, сморщенный у сухих экземпляров при хранении. Это аборигенные особи, которые предположительно прошли развитие в местах их поимки. Широтный диапазон сбора стрекоз этой группы от 37°30’ с.ш. в Таджикистане до 44°50’ с.ш. в Казахстане.

● **Транзитные особи** —34 экз. взяты из коллекций СЗМН. Эти стрекозы были собраны 26 сентября 2008 г. и 11 октября 2009 г. в орнитологической ловушке на перевале Чокпак во время осенних миграций с севера на юг (сборщик С.Н. Борисов). В сентябре в ловушку попадали преимущественно недавно окрылившиеся светло-желтые особи, а в октябре — более «зрелые» с покраснением тела у самцов и оливковой окраской у самок.

● Для сравнения изотопных подписей (δ^2H) среднеазиатских иммигрантов *S. fonscolombii* (как и в случае с европейскими иммигрантами, раздел 4.2) были

использованы изотопные значения резидентных видов стрекоз из Ирана. Названия этих видов стрекоз, даты и координаты мест сборов, а также значения δ^2H образцов приводятся в Приложении в Таблице 6.

- Для сравнения изотопных значений (δ^2H) транзитных особей *S. fonscolombii* с таковыми в их предполагаемой натальной области, для анализа были использованы крылья 72 резидентных стрекоз с территорий, расположенных севернее перевала Чокпак — южного Урала, юга Западной Сибири и Казахстана. Для этого были использованы стрекозы рода *Sympetrum* (*S. danae, S. flaveolum, S. meridionale, S. sanguineum, S. striolatum, S. tibiale, S. vulgatum*), развитие личинок у которых происходит в летне-осенний период и по срокам и продолжительности совпадает с развитием летнего поколения стрекоз-мигрантов. Материал по Казахстану использован из СЗМН. Стрекоз с Южного Урала и юга Западной Сибири предоставила О.Н. Попова.

Места сборов стрекоз, координаты и значения δ^2H образцов приводятся в Приложении в Таблице 8. Точки сбора стрекоз с указанием средних значений δ^2H образцов показаны на карте (Рисунок 4.8).

Рисунок 4.8. Точки сбора и средние значения δ^2H крыльев (цифры подчеркнуты) резидентных видов стрекоз рода *Sympetrum* на юге Урала и Западной Сибири и в Казахстане. Места сборов стрекоз и их координаты приведены в Приложении в Таблице 8.

Результаты изотопного анализа. Результаты анализа приведены на Рисунках 4.8, 4.9 и 4.10. Изотопные значения δ^2H иммигрантов *S. fonscolombii* в Средней Азии оказались заметно выше (диапазон величин δ^2H от -41,65 до -103,76‰, в среднем -87,62 ±15,56‰, n=33), чем у резидентов (диапазон величин δ^2H от -156,2 до -107,5‰, в среднем -132,09 ±15,9‰, n=26) и транзитных особей на перевале Чокпак (диапазон величин δ^2H от -169,4 до -99,8‰, в среднем -123,46 ±14‰, n=34). В тоже время, изотопные подписи среднеазиатских иммигрантов оказались близкими к таковым у резидентных стрекоз из Ирана (диапазон величин δ^2H от -34,1 до -96,1‰, в среднем — -72,3±18,4‰, n=16) (Рисунки 4.9 и 4.10).

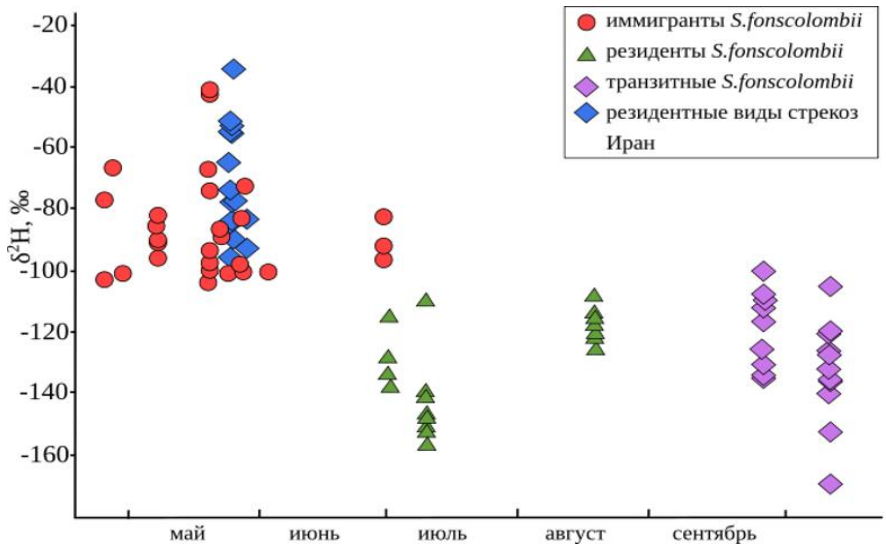

Рисунок 4.9. Значения δ²H крыльев *Sympetrum fonscolombii* в Средней Азии: иммигранты (красные круги, n=33), резиденты (зеленые треугольники, n=26) и транзитные особи (сиреневые ромбы, n=34) и резидентных видов стрекоз из Ирана (синие ромбы) (n=16).

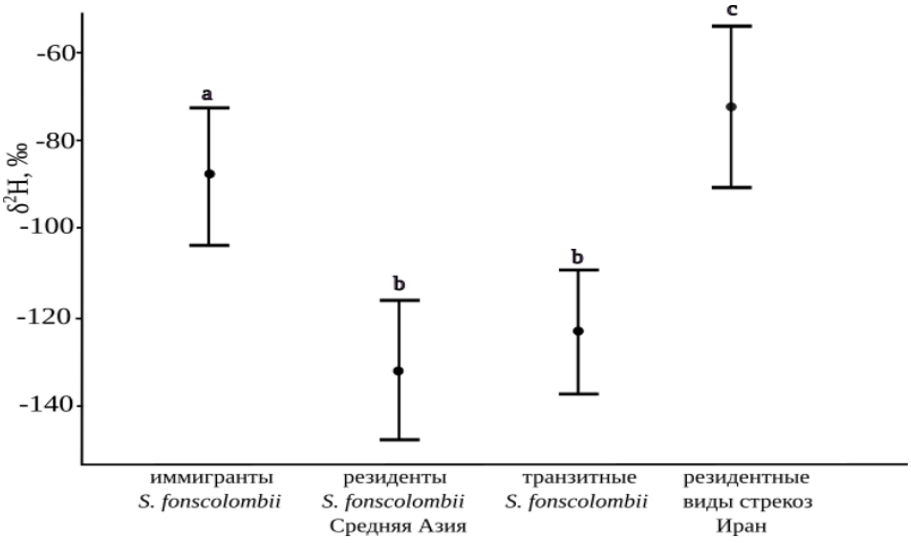

Рисунок 4.10. Средние значения и стандартное отклонение δ²H крыльев иммигрантов (n=33), резидентов (n=26) и транзитных особей (n=34) *Sympetrum fonscolombii* в Средней Азии и резидентных видов стрекоз из Ирана (n=16). Разными буквами показаны значимые различия, Tukey's HSD, $p < 0,05$.

Вероятная географическая область происхождения иммигрантов *Sympetrum fonscolombii* в Средней Азии. Средние значения δ^2H у среднеазиатских иммигрантов *S. fonscolombii* составляет -87,62‰, а конвертируемое значение в величины δ^2Hp осадков — 49,54‰. Изотопные карты осадков в феврале в регионах, расположенных южнее Средней Азии, выглядят весьма мозаично (Terzer et al., 2013; Bowen et al., 2014; http://waterisotopes.org (см. Главу 2). Поэтому вероятную область происхождения здесь *S. fonscolombii* можно интерпретировать довольно широко. Среди других, сюда входят и регионы Юго-Западной Азии с искомыми значениями δ^2Hp осадков (-49,54‰).

В то же время изотопные значения δ^2H крыльев иммигрантов *S. fonscolombii* из Средней Азии и резидентных стрекоз из Ирана оказались близкими (-87,62‰ и -72.3‰ соответственно) (Рисунки 4.9 и 4.10), 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 (Babu, Nandy, 2010; Kulkarni, Subramanian, 2013; Borisov S.N. et al., 2020) (Рисунок 4.1). 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 примерно 36° с.ш. Южная граница доходит до побережья Аравийского моря.

Вероятная географическая область происхождения *Sympetrum fonscolombii,* мигрирующих осенью через перевал Чокпак. Средний показатель δ^2H у *S. fonscolombii*, попавших в орнитологическую ловушку на перевале Чокпак, составляет -124‰, а конвертируемое значение в величины δ^2Hp осадков — -89‰. Преимагинальное развитие температного поколения, к которому относятся транзитные особи, происходит летом. Сопоставление с

изотопными картами осадков в летний период (август) показывает, что область происхождения транзитных стрекоз располагается заметно севернее места, где они были отловлены (Рисунок 4.11).

При этом стрекозы, пойманные в сентябре, имели более высокие значения δ^2H, чем пойманные в октябре (средние значения: -116,9‰ и -130,8‰ соответственно). Можно полагать, что в сентябре преимущественно мигрируют особи, которые развились в «ближних» к месту их отлова регионах, а в октябре в миграциях участвуют в основном стрекозы, развитие которых произошло значительно севернее, и они имеют более низкие значения δ^2H крыльев (Bowen, 2010; Terzer et al., 2013). Эти «поздние» транзитные особи по интенсивности окраски тела соответствуют зрелым особям, что свидетельствует о том, что в имагинальной фазе они находятся уже продолжительное время и, вероятно, летят издалека, по-видимому, из самых северных участков ареала (Южный Урал, Северный Казахстан, юг Западной Сибири, примерно, 54°–55° с.ш.) (Borisov S.N. et al., 2020). Это согласуется с результатами сравненительного анализая изотопных подписей транзитных *S. fonscolombii* на перевале Чокпак и аборигенных видов стрекоз на юге Урала, Сибири и в Северном Казахстане (Рисунок 4.11). Можно также предположить, что некоторые особи могли пройти развитие значительно севернее известных к настоящему времени мест размножения этого вида, то есть севернее 55°–56° с.ш.

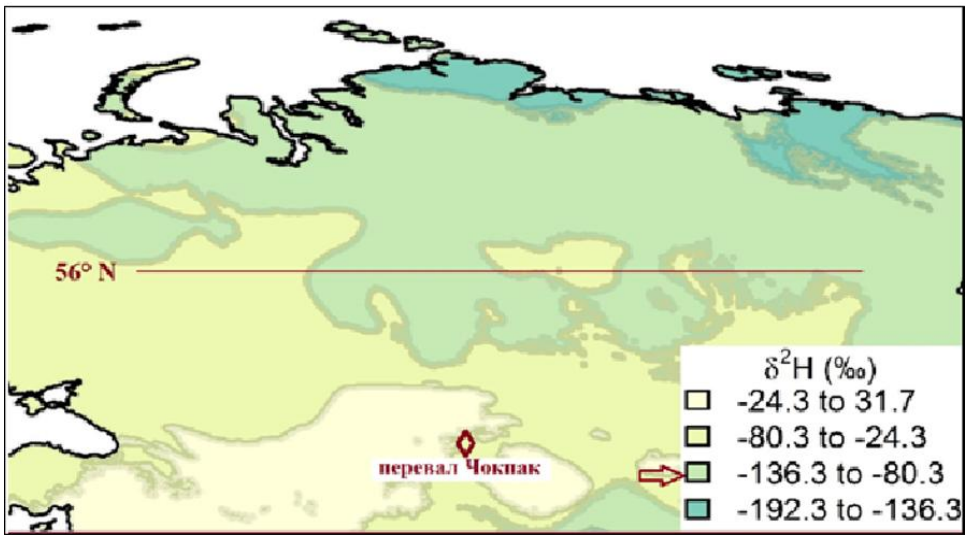

Рисунок 4.11. Изотопная карта осадков в августе (по Terzer et al., 2013). Стрелкой отмечен диапазон конвертируемых значений δ²H, свойственный транзитным особям *S. fonscolombii* на перевале Чокпак.

4.4. Миграционная стратегия *Sympetrum fonscolombii*

Общую схему миграций *S. fonscolombii* в Европейской России и в Средней Азии можно представить в следующем виде — в весенне-летний период сюда для размножения прилетают уже половозрелые стрекозы из субтропических (и, возможно, тропических) регионов Юго-Западной Азии. Осенью стрекозы летнего поколения, развитие которых произошло в умеренной зоне (потомки иммигрантов) мигрируют в обратном направлении — на юг.

Весенне-летняя иммиграция *S. fonscolombii* в Европейской России и в Средней Азии установлена с помощью изотопного метода. Осенние же миграции летнего поколения установлены в Средней Азии и весьма вероятны в Европейской России. С высокой вероятностью к мигрирующим на юг особям можно отнести хорошо окрашенных стрекоз этого вида, отмеченных вплоть до третьей декады ноября на черноморском побережье России (8 наблюдений) и в Дагестане (2 наблюдения) (iNaturalist, 2025, https://www.inaturalist.org/taxa/113507-Sympetrum-fonscolombii). Самые же

поздние (зимние) наблюдения имаго (самец и самка) *S. fonscolombii* сделаны в Адлере 1 января 2023 года (iNaturalist. 2025, observations/145658942, observations/145658821). Косвенным свидетельством осенних миграций служит также сообщение о массовом прилете *S. fonscolombii* осенью и зимой 2009–2010 гг. в восточную часть Аравийского полуострова, где в январе также была отмечена репродуктивная активность этих стрекоз. Авторы (Campbell, Reimer, 2011) предполагают, что эти стрекозы прилетели из северных частей ареала.

Ареал *S. fonscolombii* условно можно разделить на две части — южную, где развитие этих стрекоз возможно в течение всего года и северную «область летнего вторжения» (по терминологии Йодике, Боркенстайн (Jödicke, Borkenstein, 2022)), где они обитают только в теплый период года. Возможно, что локальные зимовки *S. fonscolombii*, как и в Западной Европе, возможны также и на юге России и в Средней Азии. В целом, большую по площади северную часть ареала этого вида можно отнести к «области летнего вторжения».

В Европейской России для *S. fonscolombii* установлен продолжительный период весенне-летней иммиграции. Об этом свидетельствуют находки стрекоз, изотопные показатели которых свойственны иммигрантам, с 14 апреля по 16 июля (Рис. 4.4). На Южном Урале в Челябинске (55°09’ с.ш.) ярко-красные стрекозы рода *Sympetrum* наблюдались 19 и 26 апреля 2010 г. (Попова, Еремина, 2016). С большой долей вероятности можно предположить, что это были иммигранты *S. fonscolombii*, так как в это время года имаго других видов из этого рода быть не может. Они начинают окрыляться здесь лишь в июне. По-видимому, приток стрекоз с юга продолжается в течение всего лета. По данным iNaturalist (2025, observations/179508457) в 2023 году старый самец *S fonscolombii* с сильно изношенными крыльями, что свойственно стрекозам-иммигрантам, отмечен в Саратовской области 18 августа.

В Средней Азии приток этих стрекоз с юга также продолжается весь теплый период года. Половозрелые особи отмечены в Таджикистане уже в конце марта

(Борисов С.Н., 2011б, 2015). На севере Казахстана (Баянаул) особи, с изотопными подписями свойственными иммигрантам, были отловлены 30 июня (настоящая работа). На юге Казахстана иммигранты *S. fonscolombii*, которые были уже на стадии отмирания, наблюдались в 2010 году до 26 сентября (Borisov S.N. et al., 2022).

Данные о продолжительности преимагинального развития *S. fonscolombii* в России отсутствуют. В Европе продолжительность развития летних поколений зарегистрирована в диапазоне от 54 дней (Hunger, Schiel, 1999) до 75 дней (Lempert, 1997), в Средней Азии развитие этих стрекоз на рисовых полях происходит в среднем около двух месяцев (Борисов С.Н., 2011б, 2015).

Период выплода летнего поколения *S. fonscolombii* в Европейской России продолжительный. Недавно выплодившиеся особи этого вида отмечены с 27 июля по 28 октября (Borisov S.N. et al., 2020). Самое северное развитие особей летнего поколения *S. fonscolombii* отмечено в Кировской области на 58°25’ с.ш. Это же и самое северное местонахождение вида в России (iNaturalist 2025, observations/193021583). На юге Урала и Западной Сибири выплод летнего поколения *S. fonscolombii* отмечен в августе-сентябре (Попова, Еремина, 2016; Borisov S.N. et al., 2020). В Средней Азии период выплода летнего поколения зарегистрирован с 26 июня по 12 октября (Борисов С.Н., 2011б, 2015; Borisov S.N. et al., 2022).

Предполагаемая область происхождения иммигрантов *S. fonscolombii*, которые в весенне-летний период прилетают в умеренные широты Европейской России и Средней Азии — Юго-Западная Азия. В целом, область миграций по широте охватывает территорию от Московской, Владимировской и Кировской областей, Южного Урала и юга Западной Сибири на севере, до побережья Аравийского моря и средней части Аравийского полуострова на юге (примерно, в диапазоне от 26–28° с.ш. до 56°–58° с.ш.). Дистанция миграций может

составлять 2000–4000 км. При этом можно предположить, что генеральное направление миграций обоих поколений *S. fonscolombii* — трансширотное.

ГЛАВА 5. Миграции *Anax parthenope* (Selys, 1839) на юге России

5.1. Общая характеристика вида

До недавнего времени считалось, что в составе *Anax parthenope* (Selys, 1839) существуют два подвида — номинативный, распространенный на западе Евразии и в Северной Африке, и восточноазиатский *Anax parthenope julius* Brauer, 1865. В настоящее время восточный таксон считается самостоятельным видом — *Anax julius* Brauer, 1865 (Kalkman, Proess, 2015). Морфологически он хорошо отличается от *A. parthenope*, например, формой анальных придатков у самцов (Onishko et al., 2023).

Рисунок 5.1. Самец *Anax parthenope* (иммигрант), Москва, 13.06.2016, фото В.В. Онишко (iNaturalist, 2025, observations/37462585).

Ареал Дозорщика темнолобого, *Anax parthenope* (Рисунок 5.1) охватывает большую часть Европы, Северную Африку и западную часть Азии, включая Индостан (Kalkman, Proess, 2015) (Рисунок 5.2). 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, Haacks, 1999; Parr et al., 2004; Busch, Masius, 2011; Kalkman, Proess, 2015; Lohr, Bruens, 2021). В 2023 г. *A. parthenope* зарегистрирован на юге Финляндии на 60°30’ с.ш. (iNaturalist, 2025, observations/173259783). В настоящее время это самая северная из известных точка ареала *A. parthenope*.

Рисунок 5.2. Распространение *Anax parthenope* на основании данных Калькмана и Проэсса (Kalkman, Proess, 2015) с дополнениями по iNaturalist (2025).

В Европейской России в начале нового 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). В 2022 г. *A. parthenope* был зарегистрирован еще севернее — в Ленинградской области на 59°24’ с.ш. (iNaturalist, 20254, observations/125149471). Это местонахождение в настоящее время является самым северным на территории России.

В азиатской части ареала также прослеживается тенденция к продвижению *A. parthenope* на север. Здесь он отмечен в регионах, где в прошлом веке не обитал — на Южном Урале (Харитонов, Еремина, 2010), юге Западной Сибири (Kosterin, 2007; Borisov S.N., 2021) и юге Средней Сибири (Kosterin, Zaika, 2010).

Таким образом, за относительно короткий срок северная граница распространения *A. parthenope* в Евразии значительно сместилась к более высоким широтам. Такое оперативное расширение ареала на фоне общего климатического потепления свойственно в первую очередь насекомым с облигатными сезонными трансширотными миграциями (Chapman et al., 2012, 2015; Hu et al., 2016; Florio et al., 2020; Satterfield et al., 2020).

В Европе хорошо известна склонность *A. parthenope* к миграциям и существование локальных популяций севернее основного ареала (Lempert, 1984; Corbet, 1999; Hunger, Schiel, 1999; Werzinger, Werzinger, 2001; Mauersberger et al., 2002; Böhm, 2003; Parr et al., 2004). При этом данные о миграциях очень скудные. Предположительно весенние миграции в северном направлении были отмечены в первой половине апреля на юго-западе Испании (Corbet, 1999). Известно, что летнее поколение (потомки иммигрантов) *A. parthenope* развивается быстро, примерно, за 100–110 дней (Schnapauff et al., 2000; Werzinger, Werzinger, 2001). Осенние перелёты в южном направлении наблюдались в августе-сентябре на юго-западе Португалии (Corbet, 1999), в августе – октябре — на станции кольцевания птиц в Альпах (Col de Bretolet) на границе Швейцарии и Франции (Thoma, Althaus, 2015) и в конце августа — на Балеарских островах в Испании (Márquez-Rodríguez, 2019). Известно также о внезапном осеннем «исчезновении» (по всей видимости, об отлете) *A. parthenope* выплодившихся в Баварии (Werzinger, Werzinger, 2001). Интересно, что *A. parthenope* довольно часто попадает в орнитологические ловушки на Куршской Косе в Калининградской области (Bertram, Haacks, 1999; Shapoval, Buczyñski, 2012). Облигатные осенние миграции *A. parthenope* в южном направлении к настоящему времени установлены только в азиатской части ареала. Стрекозы во время осенних перелетов в большом количестве попадают в орнитологические ловушки на перевале Чокпак (Южный Казахстан) (Борисов С.Н., 2009, 2010, 2012б, в, 2015).

В отличие от других видов стрекоз-мигрантов, существование которых в умеренных широтах Евразии в зимний период невозможно из-за температурных преференций на преимагинальной фазе, зимнее развитие личинок *A. parthenope* установлено и в северных частях ареала — в Германии (Werzinger, Werzinger, 2001; Lohr, Bruens, 2021), на Южном Урале (Харитонов, Еремина, 2010) и в Западной Сибири (Kosterin, 2007).

Фенология и вольтинизм *A. parthenope* в разных частях ареала широко обсуждаются в одонатологической литературе (Jacquemin, 1994; Jödicke, 1996, 2000, 2003; Samraoui, Corbet, 2000; Corbet et al., 2006; и др.). При этом приводимые данные довольно противоречивы, и авторы зачастую не учитывают возможные сезонные миграции этих стрекоз, которые в первую очередь и определяют общую фенологическую картину развития вида в каком-либо регионе. На севере Марокко (35° с.ш.) период лёта имаго установлен с 4 марта по 22 октября (Jacquemin, 1994), в Алжире имаго активны с марта по октябрь (Samraoui, Corbet, 2000), а в Тунисе (34° с.ш.) выплод *A. parthenope* отмечен в январе и предполагается круглогодичный период лета (Jödicke, 2003). В Испании (40–41° с.ш.) имаго отмечены с 24 мая по 11 октября (Jödicke, 1996). В африканской части ареала предполагается бивольтинное (Jödicke et al., 2000; Jödicke, 2003) и даже мультивольтинное развитие *A. parthenope* (Jödicke, 2003). В то же время на севере Алжира, несмотря на продолжительный период репродуктивной активности, для *A. parthenope* предполагается унивольтинный жизненный цикл. При этом авторы (Samraoui, Corbet, 2000) считают, что в середине жаркого лета репродуктивная активность стрекоз приостанавливается, и они это время проводят в горных рефугиумах. Данные о вольтинизме *A. parthenope* обобщены Корбетом с соавторами (Corbet et al., 2006). Из них следует, что в Средней Европе, примерно на одних и тех же широтах, этот вид имеет и семивольтинный (двухлетний) тип развития и бивольтинный, но при этом не указывается унивольтинный (одногенерационный) годичный цикл этих стрекоз.

Наиболее же подробные сведения о вольтинизме *A. parthenope* приводятся для Баварии (Werzinger, Werzinger, 2001). Установлено, что здесь этот вид может развиваться по двум сценариям. Из яиц, отложенных иммигрантами в мае – июне, имаго следующего поколения появляются в сентябре – октябре (бивольтинный тип развития). В то же время не все особи успевают пройти развитие в текущем году и личинки уходят на зимовку. В этом случае выплод происходит в конце мая – июне следующего года (унивольтинный тип развития). Бивольтинное развитие *A. parthenope* установлено также на рисовых полях на юге Франции (Suhling et al., 2000).

5.2. Изотопные свидетельства миграций *Anax parthenope* на юге России

На юге России *A. parthenope* один из самых обычных и, зачастую массовых, видов стрекоз. Известно, что здесь уже в апреле нередки одиночные половозрелые особи. Предполагается, что они могли прилететь сюда из Восточного Средиземноморья (Онишко, Костерин, 2021). Каких-либо других данных о миграциях этих стрекоз в российской части ареала нет. Применение изотопного метода позволило получить доказательства миграций *A. parthenope* на юге России и определить вероятную область происхождения стрекоз-иммигрантов.

Материал на изотопный анализ. Для изотопного анализа были использованы крылья 12 экземпляров *A. parthenope*, собранных в трех локациях на юге России. Все особи были «старыми», что свидетельствует о продолжительном периоде жизни имаго. Точки сбора материала (1–3) показаны на карте (Рисунок 5.3):

● Горячий Ключ (44°38’ с.ш., 39°07’ в.д.), 13–23 апреля 2021 г. (6 экз.), сборщик В.В. Онишко. Фотографии некоторых экземпляров представлены на интернет-платформе iNaturalist (2025, observations/75177444, observations/75178831).

● Теберда (43°20’ с.ш., 41°40’ в.д.), 8 июля 2019 г. (1 экз.), сборщик О.Э. Костерин (iNaturalist, 2025, observations/109854679).

● Астрахань (46°26’ с.ш., 48°04’ в.д.), 1 мая 2021 г. (5 экз.), сборщик И.О. Войнов (iNaturalist, 2025, observations/76245578, observations/76248150, observations/78237919).

Изотопные значения образцов иммигрантов *A. parthenope* представлены в Приложении в Таблице 9.

● Для выяснения изотопных показателей, свойственных летнему поколению стрекоз-мигрантов на юге России, были использованы крылья 11 экземпляров трех видов-мигрантов (6 экз. *Anax ephippiger*, 1 экз. *Pantala flavescens* и 4 экз. *Sympetrum fonscolombii*. Названия видов, даты и координаты мест сборов, а также значения δ2H образцов приведены в Приложении в Таблице 5.

● Для выяснения изотопных подписей, которые свойственны стрекозам в предполагаемых натальных областях иммигрантов *A. parthenope*, в анализе также были использованы крылья 16 экземпляров 9 аборигенных видов стрекоз (резиденты) из Ирана. Стрекоз предоставил О.Э. Костерин. Названия видов, даты и координаты мест сборов, а также значения δ^2H образцов приведены в Приложении в Таблице 6.

● В сравнительном плане для анализа также были использованы 14 экземпляров резидентных *A. parthenope* из юго-западной части Таджикистана (заповедник «Тигровая Балка»). Стрекозы были собраны автором и С.Н. Борисовым. Даты и координаты места сбора, а также значения δ^2H образцов приведены в Приложении в Таблице 10.

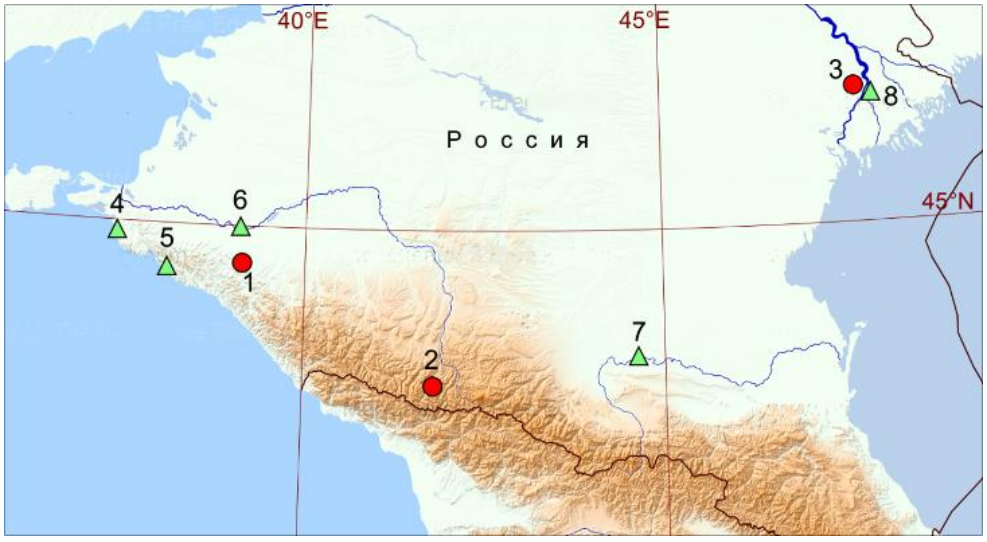

Рисунок 5.3. Точки сбора иммигрантов *Anax parthenope* на юге России для проведения изотопного анализа (1, 2, 3 — красные круги) и резидентных видов стрекоз (4, 5, 6, 7, 8 — зеленые треугольники). Места сборов стрекоз и их координаты приведены в Приложении в Таблице 9.

Результаты изотопного анализа. Результаты анализа приведены на Рисунках 5.4 и 5.5. Изотопные значения δ^2H иммигрантов *A. parthenope* на юге России оказались заметно выше (диапазон величин от -43,6 до -81,6 ‰, в среднем -61,1 ±12,2‰, n=12), чем у местных стрекоз (резиденты) (от -107,4 до -135,2 ‰; в среднем: -121,7 ±9,5‰, n=11) и очень близкими с показателями резидентных видов стрекоз из Ирана (диапазон величин от -34,1 до -96,1‰; в среднем: -72,3 ±18,4‰, n=16), развитие которых происходило в 1500 км южнее, что подтверждает сам факт иммиграции стрекоз из более южных частей ареала. В тоже время, показатели δ^2H иммигрантов *A. parthenope* на юге России заметно отличаются от таковых у резидентов этого вида в Таджикистане (диапазон величин δ^2H от -81,2 до -125,8 ‰; в среднем: -104,5 ±12,5‰, n=14), что исключает возможность миграций этих стрекоз из Средней Азии на юг России (Рисунок 5.5).

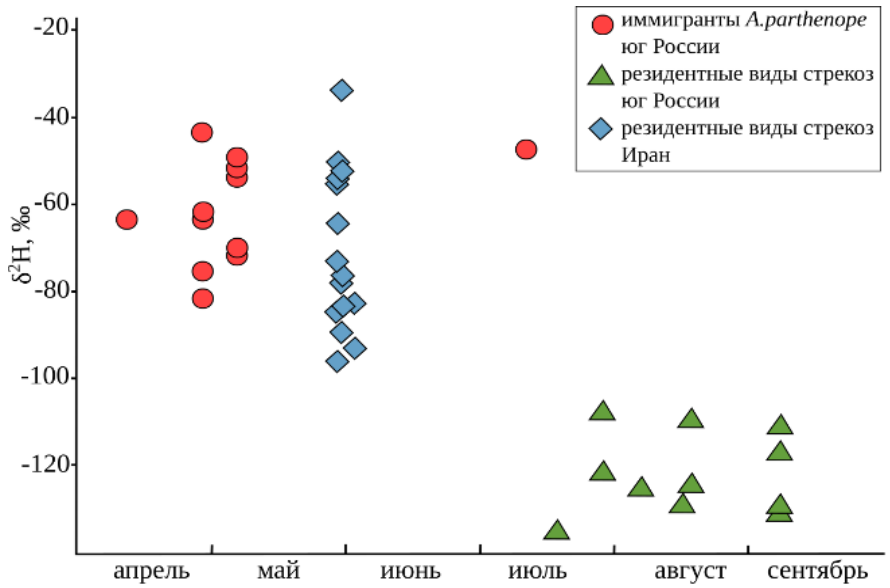

Рисунок 5.4. Значения δ²H крыльев иммигрантов *Anax parthenope* на юге России (красные круги, n=12), резидентных видов стрекоз на юге России (зеленые треугольники, n=11) и резидентных видов стрекоз из Ирана (синие ромбы, n=16).

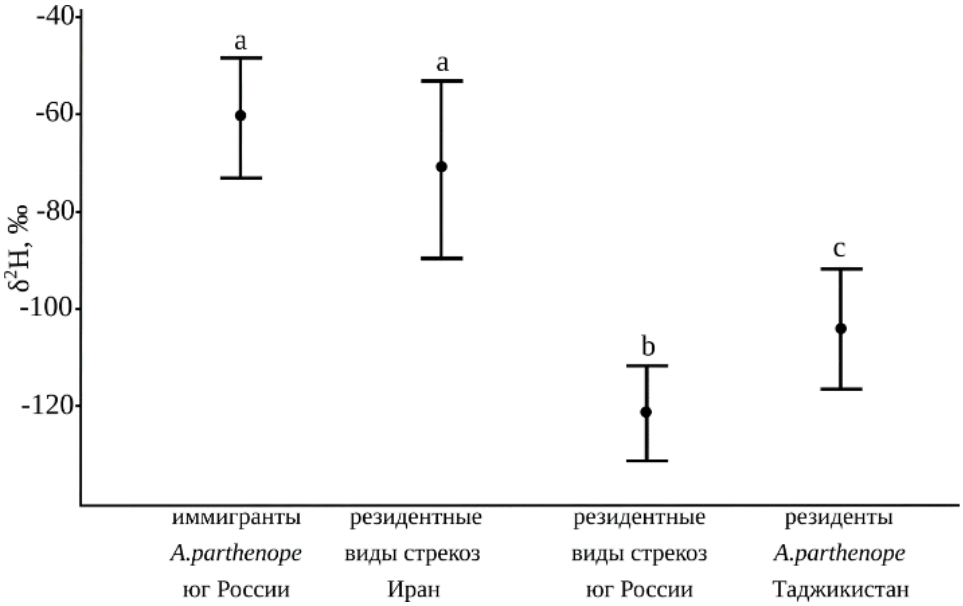

Рисунок 5.5. Средние значения и стандартное отклонение δ²H крыльев иммигрантов *Anax parthenope* (n=12) и резидентных видов стрекоз (n=11) на юге России, а также резидентных видов стрекоз из Ирана (n=16) и резидентов *Anax parthenope* из Таджикистана (n=14). Разными буквами показаны значимые различия, Tukey's HSD, $p < 0,05$.

Вероятная географическая область происхождения иммигрантов *Anax parthenope* на юге России. Среднее значение δ^2H у иммигрантов *A. parthenope* составляет -61,10‰, а конвертируемое значение в величины δ^2Hp осадков — -20,40‰. 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. (Terzer et al., 2013; Bowen et al., 2014; http://waterisotopes.org (см. главу 2). Поэтому вероятную область происхождения *A. parthenope* в этом случае можно интерпретировать довольно широко.

В то же время изотопные значения δ^2H крыльев иммигрантов *A. parthenope* на юге России и резидентных стрекоз из Ирана оказались близкими (-61,10‰ и -72,3‰ соответственно) (Рисунки 5.4 и 5.5), что позволяет предположить, что натальная область иммигрантов расположена в Юго-Западной Азии.

На карте вероятности географического происхождения иммигрантов *A. parthenope*, смоделированной на основе геостатистической модели глобальных значений δ^2H осадков, область происхождения иммигрантов *A. parthenope* также охватывает обширную южную часть ареала этого вида, за исключением центральных и южных районов Аравийского полуострова (Рисунок 5.6). Южные регионы Средней Азии также выделены на карте темно-зеленым цветом, что указывает на высокую вероятность происхождения отсюда иммигрантов. Однако значения δ^2H иммигрантов *A. parthenope* на юге России сильно отличаются от таковых у резидентов этого вида в Таджикистане (Рисунок 5.5), поэтому среднеазиатское происхождение южно-российских иммигрантов можно исключить. Прилет стрекоз из Северо-Западной Африки (Магриб) и Индостана полностью исключать нельзя, однако, на наш взгляд, он маловероятен, так как эти территории по географической долготе значительно отдалены от юга России (примерно, на 40°–45°), а миграции имеют преимущественно широтное направление.

Наиболее вероятную натальную область можно ограничить 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. Вполне вероятно, что прилет *A. parthenope* возможен также и из восточной оконечности Аравийского полуострова, где этот вид весьма обычен (Boudot et al., 2021). Здесь он наблюдался в конце марта – начале апреля на северо-востоке Омана (Schneider, Ikemeyer, 2016) и, как многочисленный, был отмечен осенью в Арабских Эмиратах (Campbell, Reimer, 2011).

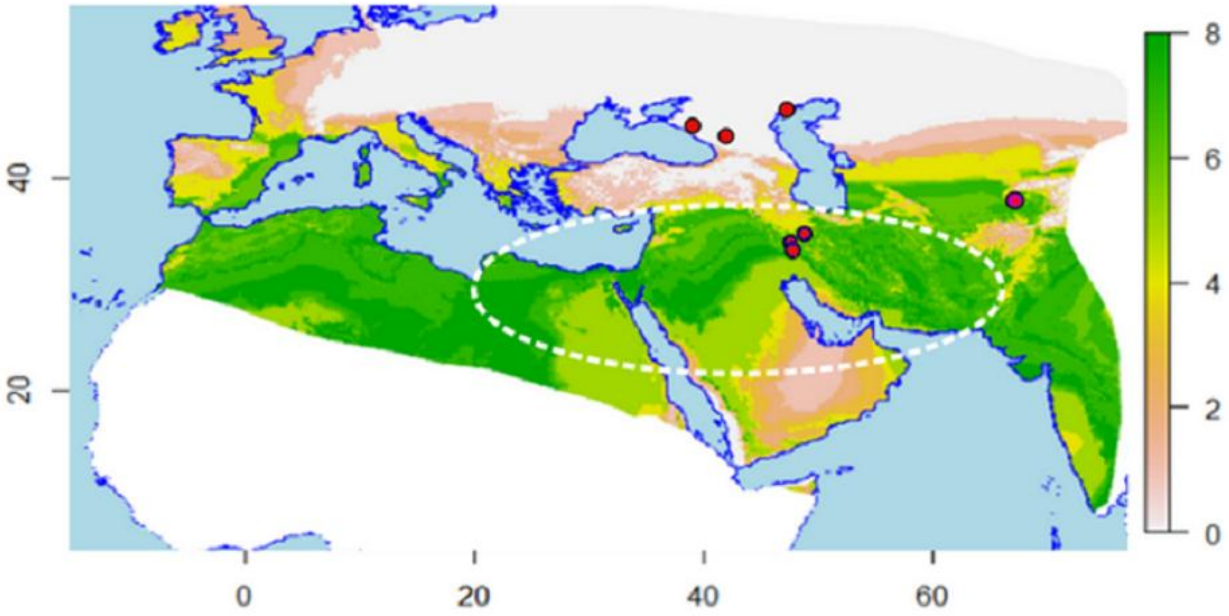

Рисунок 5.6. Карта вероятности происхождения иммигрантов *Anax parthenope* (n=12), отловленных в трех локальностях на юге России. В легенде указано количество особей, присвоенных данному пикселю, в соответствии с выбранным критерием шансов 2:1 (см. главу 2). Белой пунктирной линией обозначена наиболее вероятная натальная область с учетом фенологии вида. Точками обозначены места сбора иммигрантов *A. parthenope* на юге России, резидентных видов стрекоз в Иране и резидентных *A. parthenope* в Таджикистане.

5.3. Миграционная стратегия *Anax parthenope*

Специфика миграционной стратегии *A. parthenope* остается еще во многом неясной. Интересно отметить, что она очень схожа с таковой у хорошо изученного североамериканского вида-мигранта *Anax junius* (May, 2013; Hallworth et al., 2018; May, Matthews, 2023). Оба этих вида принадлежат к тропическому по происхождению роду *Anax* Leach, 1815. Считается (May et al., 2017), что *A. junius* приспособился к регулярному заселению умеренной зоны, благодаря факультативной диапаузе на фазе личинки, что позволяет ему зимовать в холодных регионах. Вероятно, аналогичная адаптация произошла и у *A. parthenope*.

Имеющиеся данные по фенологии *A. parthenope* показывают, что в теплый период года в его популяциях одновременно существуют и «иммигранты», прилетевшие из других регионов, и «резиденты», преимагинальное развитие которых произошло здесь же. При этом фенологическая картина на разных широтах значительно изменяется — с продвижением на север периоды прилета иммигрантов и выплода имаго местного поколения смещаются в сторону лета и осени.

Так, на юге Турции (36° с.ш.) в самом конце марта и в начале апреля одновременно наблюдались и репродуктивные действия (тандемы) иммигрантов *A. parthenope* и только что окрылившиеся имаго местного поколения (Dijkstra, Kalkman, 2001).

В южных регионах России (41°–46°с.ш.) первые иммигранты *A. parthenope* отмечены с 13 апреля, а выплод местного поколения из перезимовавших личинок начинается здесь в первой декаде мая. По данным iNaturalist (2025) только что окрылившиеся особи (teneral) *A. parthenope* наблюдались в Крыму 9 мая 2024 (iNaturalist, 2025, observations/214634122), а в Дагестане — 6 мая 2024 (iNaturalist,

2025, observations/214348993) и 8 мая 2024 (iNaturalist, 2025, observations/214377011).

У северных рубежей ареала в России (56°–59° с.ш.) по данным iNaturalist (2025), фенологическая картина для *A. parthenope* уже иная. Первые иммигранты *A. parthenope* прилетают сюда только в самом конце мая. Наиболее ранняя дата наблюдения иммигрантов в Новгородской области — 31 мая (iNaturalist, 2025, observations/219573614; observations/222947040). Наиболее же ранняя дата выплода особей местного поколения — 15 июня (iNaturalist, 2025, observations/222947040). Что происходит в дальнейшем с резидентными особями на этих высоких широтах — размножаются они сдесь же или мигрируют на юг — пока остается не ясным. Считается, что в таких случаях альтернативные пути развития у стрекоз-мигрантов могут зависеть от критического сигнала фотопериода (May, Matthews, 2023).

Весьма примечательно, что на юге России отмечено два пика выплода *A. parthenope* — в мае и в августе (Онишко, Костерин, 2021). С высокой вероятностью можно предположить, что весной происходит выплод местных стрекоз из перезимовавших здесь личинок, а в августе — основной выплод стрекоз летнего поколения, являющихся потомками весенних иммигрантов. Однако следует учитывать как продолжительность преимагинального развития, так и периода иммиграции стрекоз, который может оказаться растянутым. В Европе установлено, что летнее поколение *A. parthenope* развивается за 3–4 месяца (Schnapauff et al., 2000; Werzinger, Werzinger, 2001). Примерно также обстоит дело и на юге России. Развитие стрекоз летнего поколения происходит здесь с апреля – мая по август. При этом продолжительность периода иммиграции *A. parthenope* на юге России остается неясной. Находка 8 июля особи с изотопным показателем, свойственным иммигрантам (Рисунок 5.4), свидетельствует о том, что приток стрекоз-иммигрантов из южной части ареала происходит и в июле. В этом случае личинки, по-видимому, не успевают пройти

развитие в текущем году и уходят на зимовку, а выплод из них имаго происходит следующей весной. Такой сценарий развития *A. parthenope* известен в Германии (Werzinger, Werzinger, 2001).

Наши исследования показали, что весной уже половозрелые особи *A. parthenope* прилетают на территорию России из южных частей ареала. С большой вероятностью можно предположить, что особи летнего температного поколения (потомки иммигрантов) осенью мигрируют на юг. Масштабные закономерные осенние перелеты *A. parthenope* установлены в Средней Азии. С конца августа по октябрь мигрирующие стрекозы в большом количестве попадают в орнитологические ловушки на перевале Чокпак (южный Казахстан) (Борисов С.Н., 2009, 2012б, 2015, Borisov S.N. et al., 2022). Косвенно об осенних миграциях *A. parthenope* свидетельствует также сообщение о массовом прилете и репродукции этих стрекоз осенью и зимой 2009/2010 г. в восточной части Аравийского полуострова. Авторы (Campbell, Reimer, 2011) предполагают, что эти стрекозы могли прилететь лишь из северных участков ареала.

Таким образом, можно констатировать, что для *A. parthenope* в афро-евразиатском регионе свойственны сезонные трансширотные миграции между разными природными поясами Предполагаемая область миграций охватывает регионы, расположенные, примерно, 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). При этом протяженность миграционных маршрутов может достигать 2000–4000 км.

ГЛАВА 6 Миграции *Anax ephippiger* (Burmeister, 1839) на юге России

6.1. Общая характеристика вида

Основная часть ареала Дозорщика-седлоносца (*Anax ephippiger*) (Рисунок 6.1) охватывает аридные и семиаридные области Африки, Аравийского полуострова и Индостана (Dumont, Desmet, 1990; Lambret, Boudot, 2013; Kalkman, Monnerat, 2015b). Отсюда эти стрекозы совершают регулярные миграции в умеренные широты Европы (Dumont, Desmet, 1990; Papazian, 1992; Silsby, 1993; Corbet, 1999; Mediani et al., 2012; Lambret, Boudot, 2013) и западной части Азии, вплоть до Восточного Казахстана (Борисов С.Н., 2011б). На востоке Азии *A. ephippiger* отмечен в Японии (Ugai, 1996; Ugai, Yamashita, 2019; Sasamoto et al., 2022), на юго-востоке Азии — в Таиланде (Pierce, 2017) (Рисунок 6.2).

Рисунок 6.1. Самец (резидент) *Anax ephippiger* на юге России (Дюрсо, 22.07.2017; фото О.Э. Костерина).

Известны залеты *A. ephippiger* далеко на север — в Исландию, где другие виды стрекоз не обитают (Norling, 1967; Mikkola, 1968; Corbet, 1999). Неоднократные находки этих стрекоз в Центральной Америке (Meurgey, 2006; Sibley, 2007; Paulson et al., 2014; Hedlund et al., 2020) свидетельствуют о том, что они способны перелетать Атлантический океан. Также предполагается, что

наряду с *Pantala flavescens*, *A. ephippiger* совершает трансокеанические перелёты между Индостаном и Африкой (Anderson, 2009).

Как и у других исследованных видов-мигранов, ареал *A. ephippiger* условно можно разделить на две части — основную тропическую, где стрекозы обитают круглый год, и умеренную «область летнего вторжения» (Jödicke, Borkenstein, 2022), где они развиваются только летом, поскольку их личинки из-за температурных преференций не способны здесь перезимовать. Разграничительная линия (или область) между этими двумя частями ареала довольно условная и, вероятно, заметно изменяется в зависимости от температурных особенностей в разные годы. Наиболее северные места зимнего развития личинок *A. ephippiger* предполагаются в Западном Средиземноморье (Dumont, Desmet, 1990). Об этом свидетельствуют находки ювенильной самки *A. ephippiger* в конце марта в Андалусии на юге Испании (Belle, 1984) и экзувиев и многочисленных ювенильных особей 29 апреля 2000 г. в Камарге на юге Франции (Faton, 2003).

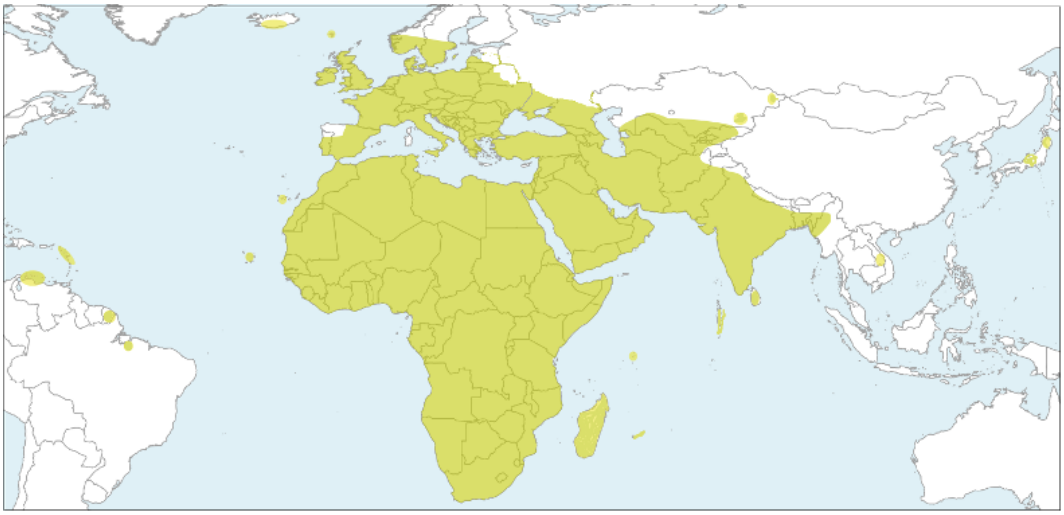

Рисунок 6.2. Распространение *Anax ephippiger* по литературным данным (Kalkman, Monnerat, 2015b) с дополнениями по материалам iNaturalist (2025).

Данные о преимагинальном развитии *A. ephippiger* немногочисленны. Известно, что развитие личинок происходит быстро и, по разным оценкам,

длится от 70 до 120 дней (Bernard, Musial, 1995; Corbet, 1999; Sternberg, 2000). На марокканском атлантическом побережье зимнее развитие личинок заметно продолжительнее — до 173 дней (Jacquemin, Boudot, 1999).

О миграциях *A. ephippiger* существуют многочисленные литературные сведения. Наиболее известны миграции между Африкой и Европой вдоль атлантического побережья и через пустыню Сахара (Dumont, 1977, 1988б; Dumont, Desmet, 1990). В африканской саванне (природный регион Сахель) период яйцекладки у этих стрекоз начинается в сезон дождей и длится с мая или июня по сентябрь, а массовый выплод происходит с конца августа по ноябрь, в зависимости от погодных условий года. Зимой и в начале весны большие скопления *A. ephippiger* наблюдались в Сахаре южнее Атласских гор. Таким образом, после выплода в саванне стрекозы уже зимой начали свое продвижение на север и зимовали в фазе имаго в Сахаре. Весной они мигрируют далее на север — в Средиземноморье и более северные регионы Европы (Dumont, 1977, 1988b, 2014; Dumont, Desmet, 1990). Масштабные миграции *A. ephippiger* установлены и вдоль атлантического побережья Африки и Южной Европы. Мягкий зимний климат способствует здесь миграциям стрекоз с ноября по февраль (Jacquemin, Boudot, 1986, 1999; Silsby, 1993; Jourde, Thirion, 1999; Parr, 2011; Mediani et al., 2012; Lambret, Boudot, 2013).

Стрекозы, прилетевшие весной из Африки, регулярно размножаются в Средиземноморье (Jurzitza, 1964; Heymer, 1967; Balanca, De Visscher, 1991; Burbach, Winterholler, 1997), а также и в более северных регионах Европы (Peters, Günter, 2000; Weihrauch, Weihrauch, 2003; Lopau, 2010; Boudot, De Knijf, 2012; Manger, De Knijf, 2022). Осенью еще неполовозрелые особи летнего температного поколения, иногда большими стаями, мигрируют на юг (Balanca, De Visscher, 1991; Papazian, 1992; Peters, Günter, 2000; Boudot, De Knijf, 2012).

На Аравийском полуострове развитие *A. ephippiger* происходит в зимний период во временных, заросших тростником солоноватых водоемах,

встречающихся вдоль побережья и в глубине пустыни. Стрекозы появляются здесь в большом количестве в ноябре, а их потомство в феврале – начале марта улетает из этих мест (Waterston, 1984; Schneider, 1988; Waterston, Pittaway, 1991).

Общая схема годичного цикла *A. ephippiger* в Средней Азии представлена в работах С.Н. Борисова (2011а, 2015). Весной в Среднюю Азию для размножения прилетают уже половозрелые стрекозы, по-видимому, из тропических частей ареала. Общий период находок имаго в этом регионе — с 31 марта по 13 октября. Потомство иммигрантов появляется летом. Период выплода длится с третьей декады мая примерно до конца сентября. Репродуктивной активности у стрекоз этого поколения не отмечено. В конце лета – осенью они мигрируют на юг (Борисов С.Н., 2011а, 2015). Закономерные осенние перелеты *A. ephippiger* установлены с помощью орнитологических ловушек в Южном Казахстане (перевал Чокпак) в 1965–1967 гг. (Крылова, 1969а, б) и в 2008–2010 гг. (Борисов С.Н., 2009, 2011а, 2012в, 2014, 2015; Borisov S.N. et al., 2022). Эти факты свидетельствуют об облигатном характере миграций на юг особей летнего поколения *A. ephippiger*, которые развились в Средней Азии.

Следует отметить, что в последние годы интенсивность миграций *A.–ephippiger* из тропиков в умеренные широты значительно возросла, что, по-видимому, связано с потеплением климата. В 2019 году в Нидерландах впервые отмечен масштабный приток этих стрекоз с юга и массовое развитие здесь температного поколения (Manger, De Knijf, 2022). На острове Кипр весенние миграции этих стрекоз в северном направлении впервые были отмечены в 2004 г. (Flint, 2019), а в 2019 г. — такие миграции стали массовыми (Hawkes et al., 2022).

На территории России *A. ephippiger* пока известен только в ее 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; iNaturalist, 2025, https://www.inaturalist.org/taxa/94041-Anax-ephippiger). Наиболее северные

местонахождения лежат здесь в Ростовской области (поселок Коныгин, 47°33’ с.ш.) (iNaturalist, 2025, observations/37406534) и в Астраханской области (поселок Досанг, 46°55’ с.ш.) (Онишко, 2014; Kosterin, Borisov S.N., 2018). Следует ожидать находок этого вида на юге Западной Сибири. Он известен на северо-востоке Казахстана (Усть-Каменогорск, 50° с.ш.) в непосредственной близости от российской границы (Борисов С.Н., 2011а).

6.2. Изотопные свидетельства миграций *Anax ephippiger* на юге России

К началу проведения наших исследований сведения о миграциях *A. ephippiger* на юге России были весьма скудными. Считалось, что ранней весной (конец марта – апрель) на Черноморское побережье России *A. ephippiger* прилетает для размножения из средиземноморских регионов (Онишко, Костерин, 2021). В середине лета здесь появляются особи температного поколения (потомки иммигрантов) (Kosterin, Borisov S.N., 2018; Онишко, Костерин, 2021). Каких-либо других данных о миграциях этих стрекоз в российской части ареала к настоящему времени нет. Применение изотопного метода позволило существенно расширить знания о миграционной стратегии вида: получить доказательства миграций *A. ephippiger* на юге России и определить вероятную область происхождения стрекоз-иммигрантов.

Материал на изотопный анализ. Для изотопного анализа использованы следующие материалы:

● крылья 5 экз. *A. ephippiger*, Краснодарский Край, окрестности Большого Утриша (44°45’ N, 37°23’ E), 3 апреля 2015 г., сборщик В.В. Онишко.

● крылья 1 экз. *A. ephippiger*, Краснодарский Край, Горячий Ключ (44°38’ N, 39°07’ E), 23 апреля 2021 г., сборщик В.В. Онишко.

Все особи *A. ephippiger* были «старыми», что свидетельствует о довольно продолжительном периоде их имагинальной жизни до поимки. Точки сбора

материала (1–2) показаны на карте (Рисунок 6.3). Изотопные значения δ^2H иммигрантов *A. ephippiger* на юге России приведены в Приложении в Таблице 11.

Для выяснения изотопных показателей δ^2H, свойственных летнему поколению стрекоз-мигрантов на юге России использованы следующие материалы:

● крылья 11 экземпляров трех видов-мигрантов: *Anax ephippiger* (6 экз.), *Pantala flavescens* (1 экз.) и *Sympetrum fonscolombii* (4 экз.) (см. Главы 4 и 5). Названия видов, даты и координаты мест сборов, а также значения δ^2H образцов приведены в Приложении в Таблице 5.

Для выяснения изотопных подписей, которые свойственны стрекозам в предполагаемых натальных областях иммигрантов *A. ephippiger*, в анализе также были использованы следующие материалы:

● крылья 18 экз. 12 аборигенных видов стрекоз (резиденты) из Эфиопии; материал предоставил О.Э. Костерин (Приложение, Таблица 2);

● крылья *A. ephippiger*, собранные во время зимне-весенней миграции на атлантическом побережье Африки: Нуадибу, бухта Леврие (Мавритания), 11 экз. (коллекция стрекоз, Новосибирск) и Дакар (Сенегал), 3 экз.; материал предоставил А. Дюмон (Бельгия) (Приложение, Таблица 3).

● крылья *A. ephippiger*, собранных в феврале – марте в Сахаре, (Алжир, Чад), 4 экз. (материал предоставил А. Дюмон (Бельгия) (Приложение, Таблица 3). Предположительно развитие мигрирующих *A. ephippiger* на западе Африки и в Сахаре произошло в зимний период в природном регионе Сахель (Dumont, Desmet, 1990; Lambret, Boudot, 2013; Dumont, 2014).

● крылья 16 экз. 9 аборигенных видов стрекоз (резиденты) из Ирана (материал предоставил О.Э. Костерин) (Приложение, Таблица 6).

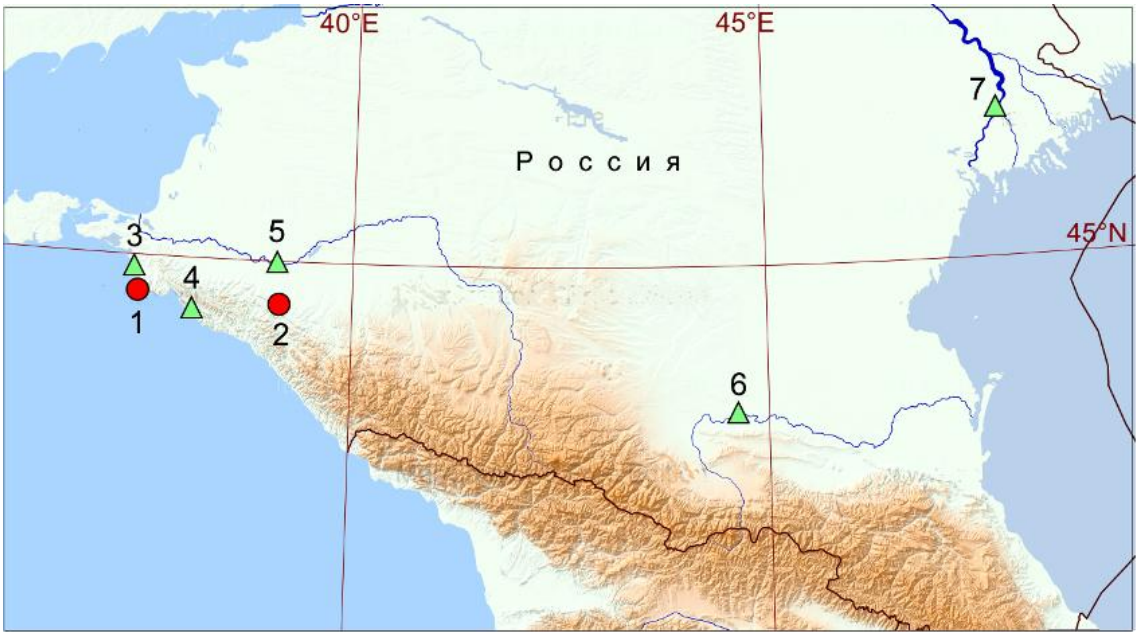

Рисунок 6.3. Точки сбора иммигрантов *Anax ephippiger* (1–2, красные круги) и резидентных видов стрекоз (3–7, зеленые треугольники) на юге России для проведения изотопного анализа. Места сборов стрекоз и их координаты приведены в Приложении в Таблице 11.

Результаты изотопного анализа. Результаты анализа приведены на Рисунках 6.4 и 6.5. Изотопные значения δ^2H иммигрантов *A. ephippiger* на юге России оказались заметно выше (диапазон величин: 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 сам факт миграций стрекоз из более южных частей ареала.

В то же время значения δ^2H иммигрантов *A. ephippiger* на юге России оказались весьма близкими к таковым у стрекоз этого вида из Западной и Восточной Африки. Так, экземпляры, отловленные на атлантическом побережье Северо-Западной Африки во время их зимне-весеннего продвижения на север, имели диапазон величин δ^2H от -16,8 до -76,8‰ (в среднем: -53,1 ± 14,9‰, n=14), а имаго, отловленные во время зимнего пребывания в пустыне Сахара, имели диапазон величин δ^2H от -36,7 до -61,5‰ (в среднем -48,9 ±11,6‰, n=4) (Рисунок

6.5). В обоих случаях были отловлены мигрирующие на север *A. ephippiger*, которые прошли свое преимагинальное развитие во временных водоемах природного региона Сахель (Dumont, 1977, 1988, 2014; Dumont, Desmet, 1990).

Изотопные значения δ^2H резидентных видов стрекоз их Эфиопии (диапазон: от -16,1 до -86,7‰; в среднем: -41,9 ±18,1‰, n=18) были несколько выше таковых у иммигрантов *A. ephippiger* на юге России, а резидентных видов стрекоз из Ирана, наоборот, оказались несколько ниже (от -34.1 до -96.1‰; в среднем: -72,3 ±18,4‰, n=16).

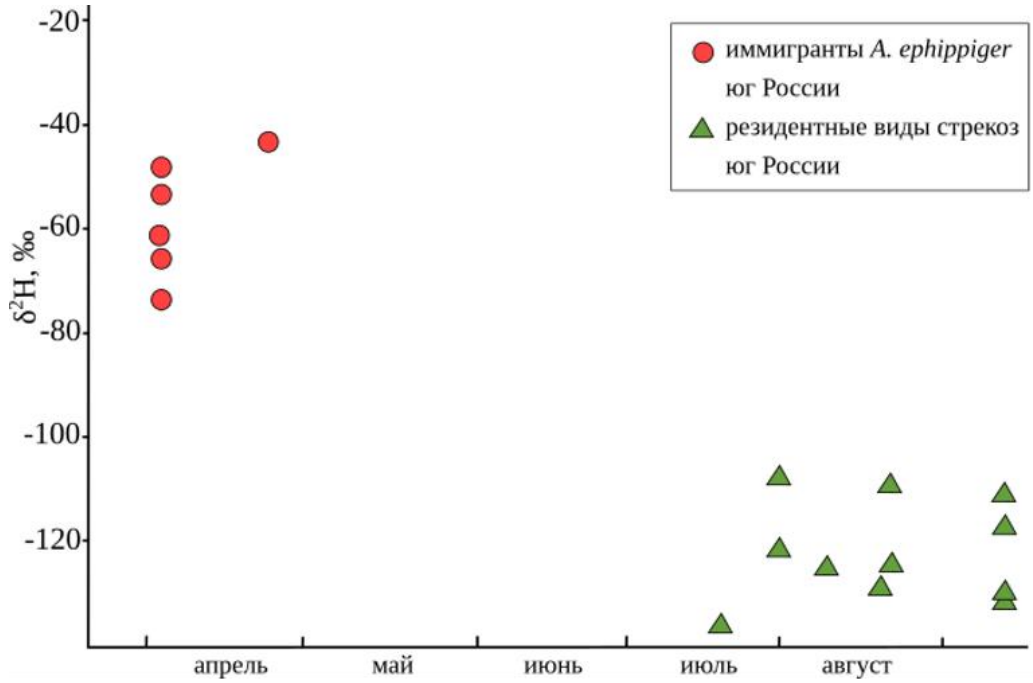

Рисунок 6.4. Значения δ^2H крыльев иммигрантов *Anax ephippiger* (красные точки, n=6) и резидентных видов стрекоз (зеленые треугольники, n=11) на юге России

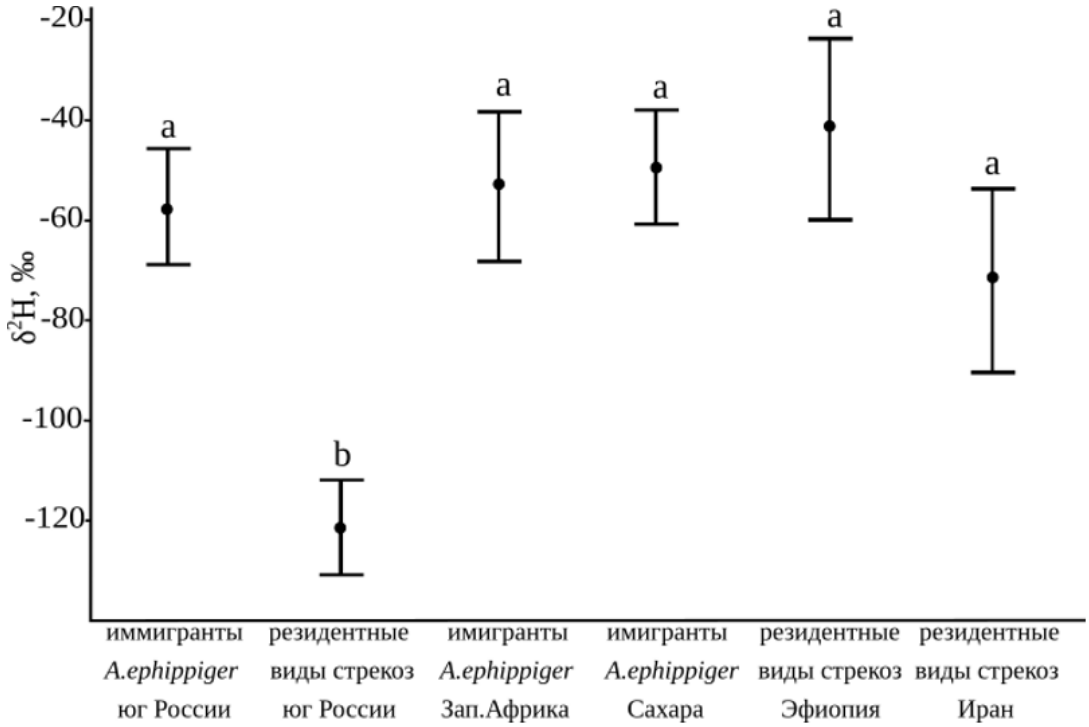

Рисунок 6.5. Средние значения и стандартное отклонение δ²H крыльев иммигрантов *Anax ephippiger* (n=6) и резидентных видов стрекоз (n=11) на юге России, мигрантов *Anax ephippiger* в Западной Африке (n=14) и в Сахаре (n=4) и резидентных видов стрекоз из Эфиопии (n=18) и Ирана (n=16). Разными буквами показаны значимые различия, Tukey's HSD, $p < 0,05$.

Вероятная географическая область происхождения иммигрантов *Anax ephippiger* на юге России. Данные о содержании дейтерия в крыльях *A. ephippiger* (δ²Hw) были конвертированы в величины δ²Hp осадков, соответствующие значениям δ²H водоемов, в которых предположительно происходило развитие стрекоз (см. Главу 2, раздел 2). Этот показатель у иммигрантов составил -16,44‰. Изотопные карты осадков в осенне-зимний период (Terzer et al., 2013; Bowen et al., 2014; http://waterisotopes.org) показывают, что вероятная область происхождения российских иммигрантов *A. ephippiger* ограничивается регионами Северной Африки, расположенными южнее пустыни Сахара (природный регион Сахель), и Аравийским полуостровом.

Материалы iNaturalist (2025, https://www.inaturalist.org/taxa/94041-Anax-ephippiger) позволяют проанализировать фенологию *A. ephippiger* лишь в регионах с достаточно большим количеством наблюдений. В предполагаемой натальной зоне такие данные существуют для полуострова Индостан и Аравийского полуострова. На Индостане этот вид зафиксирован преимущественно в южной части полуострова с мая по январь (всего 88 наблюдений) с максимумом наблюдений в сентябре – октябре (62 наблюдения). С февраля по апрель наблюдений в базе нет, то есть, можно предположить, что ранней весной имаго этого вида здесь отсутствуют. Это согласуется с результатами изотопного анализа, что позволяет исключить Индостан из предполагаемой натальной области российских иммигрантов *A. ephippiger*.

В то же время на Аравийском полуострове *A. ephippiger* был зафиксирован на протяжении всего года (всего 99 наблюдений). При этом максимум наблюдений (72 наблюдения) приходится на январь-май. В основном это «свежие», недавно окрылившиеся особи. Таким образом, существует высокая вероятность того, что на юг России *A. ephippiger* может мигрировать из Аравии. Об этом свидетельствуют также и литературные данные. Развитие *A. ephippiger* происходит в Объединенных Арабских Эмиратах и в Омане в зимний период. Выплодившиеся здесь весной стрекозы куда-то улетают (Waterston, 1984; Schneider, 1988; Waterston, Pittaway, 1991). На полуострове в больших количествах они вновь появляются в ноябре. Предполагается, что осенний приток стрекоз происходит с севера (Campbell, Reimer, 2011).

Примерно также обстоит дело в регионах, прилегающих к Аравийскому полуострову с севера (страны Леванта). В базе iNaturalist (2025, https://www.inaturalist.org/taxa/94041-Anax-ephippiger) найдено 33 фотонаблюдения *A. ephippiger*. 29 из них приходится на февраль-май. Анализ фотоматериалов показал, что в основном это «свежие», недавно окрылившиеся

особи, то есть их развитие прошло в зимний период. Есть все основания предполагать, что весной эти стрекозы мигрируют на север.

Сравнение изотопных показателей δ^2H крыльев иммигрантов *A. ephippiger* на юге России с таковыми у стрекоз, развившихся в регионе Сахель и резидентных видов стрекоз из Эфиопии и Ирана, также показывает высокую вероятность происхождения иммигрантов из этих регионов (Рисунок 6.5).

Таким образом, вероятную область происхождения российских иммигрантов *A. ephippiger* пока можно интерпретировать довольно широко — это регионы, расположенные в регионе Сахель в Африке и в Юго-Западной Азии, включая Аравийский полуостров. При этом протяженность миграционных маршрутов стрекоз может достигать 4000 км.

6.3. Миграционная стратегия *Anax ephippiger*

Считается, что стратегия миграций *A. ephippiger* сформироваласть в условиях муссонного климата и связана со сменой сухих и влажных периодов в тропической зоне (Corbet, 1999). В тоже время, хорошо известны закономерные перелеты этих стрекоз между тропической Африкой и Европой (Dumont, 1988, 2014; Dumont, Desmet, 1990; Mediani et al., 2012; Lambret, Boudot, 2013 et al.), то есть, сезонные трансширотные миграции. Такие же сезонные перемещения свойственны *A. ephippiger* и на юге России.

В южных регионах России иммигранты *A. ephippiger* появляются ранней весной (конец марта – апрель) (Онишко, Костерин, 2021). В необычно теплом марте 2025 года эти стрекозы в Крыму были зарегистрированы уже 15 и 19 марта (iNaturalist, 2025, observations/265483705, observations/266244628), а в Ростове-на-Дону — 23 и 25 марта (iNaturalist, 2025, observations/266513808, observations/266886445). Можно ожидать, что приток иммигрантов на юг России продолжается также и в мае. Об этом свидетельствуют фотографии копулирующей пары *A. ephippiger* 1 мая в Краснодаре (iNaturalist, 2025,

observations/260996980) и старой особи — 27 мая недалеко от российской границы в Грузии (iNaturalist, 2025, observations/164400502).

Известно, что развитие личинок летнего поколения в умеренных широтах длится от 70 до 120 дней (Bernard, Musial, 1995; Corbet, 1999), то есть, примерно, 2,5–4 месяца. Самое раннее появление имаго летнего поколения зарегистрировано 7 июля в Дагестане (iNaturalist, 2025, observations/188998236). Наиболее поздний выплод имаго отмечен 7 сентября в Краснодаре (Kosterin, Borisov S.N., 2018). Наиболее поздняя находка имаго *A. ephippiger* на Черноморском побережье зафиксирована 6 октября (iNaturalist, 2025, observations/102809580). Таким образом, пребывание *A. ephippiger* на юге России известно с 15 марта по 6 октября.

Обращает на себя внимание тот факт, что численность иммигрантов весной, то есть, стрекоз первого поколения, значительно ниже по сравнению с численностью второго летнего поколения. Об этом упоминается в книге «Стрекозы России» (Онишко, Костерин, 2021). По материалам iNaturalist (2025, https://www.inaturalist.org/taxa/94041-Anax-ephippiger) для юга России всего приводится 98 фотонаблюдений этого вида, из которых только 13 наблюдений сделаны весной и относятся к иммигрантам. Большую часть мая и в июне имаго не наблюдались. В этот период стрекозы находятся в преимагинальной фазе. В тоже время, с июля до начала октября сделано 78 наблюдений особей летнего аборигенного поколения, причем пик приходится на август (42 наблюдения). Это косвенным образом показывает, что на юге России численность летнего поколения *A. ephippiger* заметно выше, чем у иммигрантов (их предков). Считается, что состояние популяций насекомых-мигрантов, которым свойственны сезонные трансширотные миграции, во многом зависит от успеха их летнего размножения в высокоширотных регионах (Chapman et al., 2012, 2015). В данном случае высокая численность летнего поколения *A. ephippiger* свидетельствует об эффективности миграционной стратегии этого вида.

Осенние миграции на юг стрекоз выплодившихся на территории России не установлены, но они весьма вероятны. Известно, что осенью еще неполовозрелые особи летнего температного поколения *A. ephippiger*, причем часто большими стаями, мигрируют на юг (Balanca, De Visscher, 1991; Papazian, 1992; Boudot, De Knijf, 2012), в том числе, в Черноморском регионе (Peters, Günter, 2000). Известны также облигатные осенние миграции *A. ephippiger* в Средней Азии (Борисов С.Н., 2009, 2011а, 2012в, 2015; Borisov et al., 2022). На Черноморском побережье России осенью наблюдаются скопления особей летнего поколения, которые, предположительно, готовятся к миграциям на юг (Kosterin, Borisov S.N., 2018; Онишко, Костерин, 2021).

ГЛАВА 7. Специфика стратегий стрекоз-мигрантов и адаптивная значимость сезонных трансширотных миграций

7.1. Специфика стратегий стрекоз-мигрантов

Закономерные сезонные миграции стрекоз нацелены на перемещение разных поколений из регионов, где условия развития личинок ухудшаются в связи с наступлением засушливого или холодного периодов, в регионы с благоприятными условиями для преимагинального развития. В тропиках во внутритропической зоне конвергенции (Intertropical convergence zone) такие миграции связаны со сменой сухих и влажных периодов и имеют преимущественно долготное направление. В умеренном поясе сезонные миграции определяются чередованием теплого и холодного периодов года и имеют преимущественно трансширотное направление.

Установлено, что миграционные стратегии исследованных видов стрекоз имеют ряд особенностей. На основании результатов детального анализа того, как виды-мигранты реализуют свои адаптивные возможности, было выделено две группы — «тропические» и «субтропические» мигранты (Таблица 7.1).

В первую группу вошли два исходно тропических вида — *P. flavescens* и *A. ephippiger*, поэтому группа получила условное название «тропические мигранты». Для представителей этой группы помимо сезонных трансширотных миграций между тропическим/ субтропическим и умеренным поясами, известны также закономерные миграции внутри тропического пояса, связанные со сменой сухих и влажных периодов — «избегание засухи» (Corbet, 1999). В умеренных широтах эти виды не приспособлены к зимнему пребыванию, так как у них отсутствует диапауза на преимагинальных фазах (Corbet, 1999). Это отразилось и на структуре ареалов этих видов-мигрантов. Ареалы *P. flavescens* и *A. ephippiger* включают не только тропический и, частично, субтропический пояса), где эти стрекозы обитают круглый год, но и «область летнего вторжения» (invasion area

(англ.) или invasionsraum (нем.)) (Jödicke, Borkenstein, 2022)) в умеренном поясе, где их обитание ограничено теплым периодом года (см. главы 3 и 6).

Таблица 7.1

Особенности стратегий исследованных видов стрекоз-мигрантов

Основные характеристики	**«Тропические мигранты»** ***Pantala flavescens, Anax ephippiger***	**«Субтропические мигранты»** ***Sympetrum fonscolombii, Anax parthenope***
Область миграций	Тропический и умеренный пояса	Субтропический и умеренный пояса
Зимовка в умеренном поясе (в зависимости от температурных преференций на преимагинальных фазах)	Невозможна (Corbet, 1988,1999; Dumont, Desmet, 1990)	Возможна (Kosterin, 2007; Jödicke, Borkenstein, 2022)
Сезонные трансширотные миграции, связанные со сменой теплого и холодного периодов года — «избегание холода» (Corbet, 1999)	Отмечены	Отмечены
Сезонные миграции внутри тропического пояса, связанные со сменой сухих и влажных периодов — «избегание засухи» (Corbet, 1999)	Отмечены (Corbet, 1988,1999)	Не отмечены

Вторая группа, получившая условное название «субтропические мигранты», включает *S. fonscolombii* и *A. parthenope*. Для этих видов-мигрантов в афро-евразиатском регионе установлены сезонные трансширотные миграции преимущественно между субтропическим и умеренным поясами. В отличие от «тропических мигрантов» 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 преференции (см. главы 4 и 5). 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 тоже время в северной половине Евразии хорошо выражена обширная «область летнего вторжения» этого вида, где эти стрекозы способны обитать только в теплый период года.

Что касается *A. parthenope*, миграционная стратегия этого вида существенно отличается от остальных исследованных стрекоз-мигрантов: при совершении сезонных миграций зимнее развитие личинок этого вида возможно и у северных пределов ареала (Weihrauch, Weihrauch, 2001; Kosterin, 2007; Kalkman, Proess, 2015; Онишко, Костерин, 2021). Благодаря этому в популяциях *A. parthenope* в северной части ареала летом одновременно существуют и прилетевшие с юга «иммигранты» и «резиденты», преимагинальное развитие которых произошло здесь же. Таким образом, «область летнего вторжения», свойственная другим видам-мигрантам в умеренных широтах Евразии, у *A. parthenope* не выражена или отсутствует.

Таким образом, миграционные стратегии разных видов стрекоз имеют свою специфику, что обусловлено особенностями их распространения и температурными преференциями на преимагинальных фазах. Следует отметить, что продолжительность и протяженность миграций *A. ephippiger* и *P. flavescens* между тропиками и умеренным поясом в афро-евразиатском регионе значительно масштабнее, чем у *A. parthenope* и *S. fonscolombii*, миграционные

круги которых охватывают преимущественно субтропический и умеренный пояса.

7.2. Адаптивная значимость сезонных трансширотных миграций

Полученные результаты позволили установить, что в афро-евразиатском регионе закономерные сезонные миграции между субтропическим/тропическим и умеренным поясами свойственны всем исследованным видам стрекоз (*Pantala flavescens, Sympetrum fonscolombii, Anax parthenope* и *A. ephippiger*). Весной на север для размножения прилетают стрекозы, преимагинальное развитие которых произошло в зимний период в южных частях ареалов. Осенью стрекозы летнего поколения, которые развились в умеренном поясе (потомки иммигрантов), совершают обратные миграции на юг.

Такие сезонные перемещения стрекоз можно рассматривать как механизм максимально полного использования ресурсов среды в пространстве и во времени, в том числе обитание у северных пределов ареала, где из-за температурных преференций на преимагинальных фазах, зимовка трех видов-мигрантов (из четырех известных) невозможна. Эти миграции являются также страховкой в случае деградации или исчезновения местообитаний, подходящих для развития личинок.

Одним из подтверждений высокой эффективности трансширотных миграций служит успешность размножения стрекоз-мигрантов в умеренной зоне. Численность особей летнего поколения мигрантов здесь многократно выше, чем у их прародителей, прилетевших весной (Борисов С.Н, 2011а, б, 2012, а, б, в, 2015; Kosterin, Borisov S.N, 2018; 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.

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.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В афро-евразиатском регионе на основе анализа данных стабильных изотопов водорода (δ^2H) 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°–58° с.ш.) до Аравийского побережья и Аравийского моря на юге (26–28° с.ш.). Протяженность миграционных маршрутов составляет 2000–4000 км. Миграции *A. parthenope* охватывают территорию от Европейской России на севере (57°–59° с.ш.) до регионов Северо-Восточной Африки и Юго-Западной Азии на юге (26°–28° 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 преференциями 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 преференций 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 натальной 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 (δ^2H) 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-евразиатском регионе установлены сезонные трансширотные 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 преференций на преимагинальных фазах зимовка невозможна.

СЛОВАРЬ ТЕРМИНОВ

Миграция (от лат. *migratio* — переселение) — это регулярное и закономерное передвижение животных между различными местами их обитания, часто сопровождающееся преодолением значительных расстояний. Этот процесс может быть связан с сезонными изменениями окружающей среды, поиском пищи, размножением или другими факторами, влияющими на условия жизни животных.

Апериодические (не регулярные, спорадические) массовые миграции — это покидание мест обитания большим количеством особей вида при сильном перенаселении без цели переселения в новые места (сброс избытка популяции) (Харитонов, Попова, 2010).

Облигатные (регулярные) миграции — ежегодные перемещения между далеко отстоящими друг от друга биотопами или географически разобщенными территориями; они являются неотъемлемой частью жизненного цикла насекомых, включают сезонные высотные миграции, сезонные трансширотные миграции и сезонные миграции стрекоз внутри тропического пояса.

Сезонные высотные миграции стрекоз — двусторонние высотные миграции унивольтинных видов, когда особи из равнинных популяций после выплода на весь предрепродуктивный период улетают на лето в горы, а осенью возвращаются на равнины для размножения.

Сезонные трансширотные миграции стрекоз — миграции разных поколений мультивольтинных видов между разными природными (географическими) поясами, обусловленные чередованием холодного и теплого периодов года.

Сезонные миграции стрекоз внутри тропического пояса («избегание засухи» Corbet, 1999**)** — миграции разных поколений мультивольтинных видов, связанные с чередованием сухого и дождливого периодов в условиях муссонного климата.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Акрамовский, Н.Н. Дополнения к фауне стрекоз Восточного Закавказья / Н.Н. Акрамовский // Известия АН Армянской ССР. 1964. Т. 17. № 10. – С. 99-101.

2. Бартенев, А.Н. К вопросу о зимовках imago стрекоз / А.Н. Бартенев // Русский зоологический журнал. 1930. Т. 10. № 1. – С. 5-92.

3. Белышев, Б.Ф. Стрекозы Сибири. Т. 1 / Б.Ф. Белышев // Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1973. – 620 с.

4. Борисов А.С. Исследование дальних сезонных миграций стрекоз (Odonata) в афро-евразиатском регионе с использованием стабильных изотопов водорода / А.С. Борисов // XVI съезд Русского энтомологического общества. Москва, 22–26 августа 2022 г. Тезисы докладов. С. 65. doi:10.5281/zenodo.6976546

5. Борисов, С.Н. Стрекозы (Odonata) в высокогорьях Восточного Памира / С.Н. Борисов, А.Ю. Харитонов // Евразиатский энтомологический журнал. 2004. Т. 3. № 2. – С. 97-100.

6. Борисов, С.Н. Адаптации стрекоз (Odonata) к условиям пустынной зоны / С.Н. Борисов // Зоологический журнал. 2006 а. Т. 85. № 7. – С. 820-830.

7. Борисов, С.Н. Высотное распределение стрекоз (Odonata) в горах Средней Азии / С.Н. Борисов // Энтомологические исследования в Северной Азии. Матер. VII Межрегион. совещ. энтомол. Сибири и Дальнего Востока. 2006б. – С. 208-210.

8. Борисов, С.Н. Стрекозы (Odonata) в орнитологических ловушках на Западном Тянь-Шане / С.Н. Борисов // Евразиатский энтомологический журнал. 2008. Т. 7. № 1. – С. 10.

9. Борисов, С.Н. Изучение миграций стрекоз (Odonata) В Западном Тянь-Шане с помощью орнитологических ловушек / С.Н. Борисов // Зоологический журнал. 2009. Т. 88. № 10. – С. 1184-1188.

10. Борисов, С.Н. Особенности осенних миграций стрекоз (Odonata) на перевале Чокпак в Западном Тянь-Шане: видимые и реальные масштабы перелётов / С.Н. Борисов // Евразиатский энтомологический журнал. 2010. Т. 9. № 1. – С. 7-12.

11. Борисов, С.Н. Стрекозы мигранты в Средней Азии. Сообщение 1. *Anax ephippiger* (Burmeister, 1839) (Odonata, Aeshnidae) / С.Н. Борисов // Евразиатский энтомологический журнал. 2011а. Т. 10. № 2. – С. 125-130.

12. Борисов, С.Н. Стрекозы мигранты в Средней Азии. Сообщение 2. *Sympetrum fonscolombii* (Selys, 1840) (Odonata, Libellulidae) / С.Н. Борисов // Евразиатский энтомологический журнал. 2011б. Т. 10. № 4. – С. 415-421.

13. Борисов, С.Н. Стрекозы мигранты в Средней Азии. Сообщение 3. *Pantala flavescens* (Fabricius, 1798) (Odonata, Libellulidae) / С.Н. Борисов // Евразиатский энтомологический журнал. 2012а. Т. 11. № 1. – С. 37-41.

14. Борисов, С.Н. Стрекозы мигранты в Средней Азии. Сообщение 4. *Anax parthenope parthenope* (Selys, 1834) (Odonata, Aeshnidae) / С.Н. Борисов // Евразиатский энтомологический журнал. 2012б. Т. 11. № 3. – С. 239-248.

15. Борисов, С.Н. Трансширотные миграции стрекоз (Odonata) в Средней Азии / С.Н. Борисов // Труды Русского энтомологического общества. С.-Петербург. 2012в. Т. 83. № 1. – С. 62-72.

16. Борисов, С.Н. Использование ловушек на перевале Чокпак (Западный Тянь-Шань) для учета мигрирующих стрекоз (Insecta, Odonata) / С.Н. Борисов // Орнитологический вестник Казахстана и Средней Азии. 2014. № 3. – С. 167-171.

17. Борисов, С.Н. Миграции стрекоз (Odonata) в Средней Азии: обзор. Часть 1. Широтные миграции / С.Н. Борисов // Евразиатский энтомологический журнал. 2015. Т. 14. № 3. – С. 241-256.

18. Борисов, С.Н. Стрекозы (Odonata) в орнитологической ловушке в Байкальском заповеднике (Юго-Восточное Прибайкалье) / С.Н. Борисов, А.С. Борисов // Евразиатский энтомологический журнал. 2016. Т. 15. № 2. – С. 127-131.

19. Корнелиус, К. Переселяющиеся животные / К. Корнелиус // – М., 1866. –214с.

20. Крылова, В.Н. Куда улетали стрекозы? / В.Н. Крылова // Природа. 1969а. №10. – С. 102-103.

21. Крылова, В.Н. Стрекозы Киргизии: Автореф. . дисс канд. биол. наук. / Крылова В.Н.;. – Фрунзе, 1969б. – 18 с.

22. Марковец, М.Ю. Роль рыбачинских ловушек в фаунистических исследованиях / М.Ю. Марковец, А.П. Шаповал // Роль биостанций в сохранении биоразнообразия России. 2001. – С. 111-113.

23. Онишко, В.В. Стрекозы России: Иллюстрированный атлас-определитель / В.В. Онишко, О.Е. Костерин // Фитон XXI – Москва, 2021. – 480 с.

24. Онишко, В.В. Виды стрекоз (Odonata), новые для различных регионов России / В.В. Онишко // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. 2014. Т. 119. № 5. – С. 66-68.

25. Паевский, В.А. Демографическая структура и популяционная динамика певчих птиц / В.А. Паевский – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2008. – 244 с.– ISBN 978-5-04-115409-7.

26. Попова, О.Н. Динамика численности и миграции стрекозы *Libellula quadrimaculata* L., 1758 (Odonata, Libellulidae) / О.Н. Попова, А.Ю. Харитонов // Евразиатский энтомологический журнал. 2010. Т. 9. № 2. – С. 231-238.

27. Попова, О.Н. Оценка выноса вещества стрекозами из водоемов на сушу в лесостепи Западной Сибири / О.Н. Попова, А.Ю. Харитонов // Сибирский экологический журнал. 2012. Т. 19. № 1. – С. 49-56.

28. Попова, О.Н. *Sympetrum fonscolombii* (Selys, 1840) (Odonata, Libellulidae) в северных частях ареала в Челябинской и Новосибирской областях России / О.Н. Попова, Е.Е. Ерёмина // Евразиатский энтомологический журнал. 2016. Т. 15. № 1. – С. 45-59.

29. Родендорф, Б. Б. Инфракласс Libellulones. Стрекозообразные / Б.Б. Родендорф // Историческое развитие класса насекомых. 1980. Т. 178. – С. 127-128.

30. Таджикистан (Природа и природные ресурсы) Душанбе: Дониш, 1982. – 601 с.

31. Харитонов, А.Ю. Бореальная одонатофауна и экологические факторы географического распространения стрекоз: Автореф. дис. … док. биол. наук / Харитонов А.Ю.; 1991. – 34 с.

32. Харитонов, А.Ю. Миграции стрекоз (Odonata) на юге Западно-Сибирской равнины / А.Ю. Харитонов, О.Н. Попова // Зоологический журнал. 2011. Т. 90. № 3. – С. 302-310.

33. Харитонов, А.Ю. Стрекозы (Odonata) Южного Урала - опыт регионального фаунистического исследования / А.Ю. Харитонов, Е.Е. Ерёмина // Евразиатский энтомологический журнал. 2010. Т. 9. № 2. – С. 263-273.

34. Шванвич, Б.Н. Курс общей энтомологии / Б.Н. Шванвич // М.-Л.: Сов. наука 1949. – 900 с.

35. Anderson, R.C. Do dragonflies migrate across the western Indian Ocean? / R.C. Anderson // Journal of Tropical Ecology. 2009. Vol. 25. № 4. – P. 347-358.

36. Artiss, T. Phylogeography of a facultatively migratory dragonfly, *Libellula quadrimaculata* (Odonata: Anisoptera) / T. Artiss // Hydrobiologia. 2004. Vol. 515. № 1-3. – P. 225-234.

37. Asahina, S. Odonata from Shansi Province (North China) / S. Asahina // Mushi. 1949. Vol. 20. – C. pls. 1-2 excl.

38. Babu, R. New Odonata records from Himachal Pradesh, India / R. Babu, S. Nandy // Notulae odonatologicae. 2010. Vol. 7. № 6. – P. 55-57.

39. Baccetti, N. Dragonflies captured by ornithological «mist nets»(Anisoptera) / N. Baccetti, E. Perrotti, C. Utzeri // Notulae odonatologicae. 1990. Vol. 3. № 5. – P. 65-68.

40. Balança, G. Migration et prédation *d'Hemianax ephippiger* (Burmeister). / G. Balança, M.N. De Visscher // Martinia. 1991. Vol. 7. № 3. – P. :52.

41. Belle, J. *Orthetrum trinacria* (Selys) new to the fauna of Spain, with records of three other Afrotropical Odonata Anisoptera / J. Belle // Entomologische Berichten. 1984. Vol. 44. – P. 79-80.

42. Benken, T. *Sympetrum fonscolombii* – Frühe Heidelibelle / T. Benken, A. Martens // Atlas der Libellen in Niedersachsen. 2021. – P. 326-328.

43. Bernard, R. Observations of an abundant occurrence of *Hemianax ephippiger* (Burmeister, 1839) in Western Poland in 1995 (Odonata: Aeschnidae) / R. Bernard, J. Musial // Opuscula Zoologica Fluminensia. 1995. Vol. 138. – P. 1-9.

44. Bertram, G. Beobachtungen von windverdrifteten Libellen auf der Kurischen Nehrung im September 1998 / G. Bertram, M. Haacks // Libellula. 1999. Vol. 18. № 1/2. – P. 89-94.

45. Bhat, U. Occurrence of «giant muscle fibers» in the flight muscle of *Pantala flavescens* (F.) (Libellulidae: Odonata) / U. Bhat, M. Krishna // Current Science. 1968. Vol. 37. № 7. – P. 207-208.

46. Böhm, K. Erster Fortpflanzungsnachweis von *Anax parthenope* in Nordrhein-Westfalen (Odonata: Aeshnidae) / K. Böhm // Libellula. 2003. Vol.22. № 1/2.–P.31-34.

47. Borisov, A.S. Origin of the Red-veined Darter dragonflies migrating into the European part of Russia revealed by stable isotopes of hydrogen / A.S. Borisov,

S.N. Borisov, I.K. Iakovlev, V.V. Onishko, M.Y. Ganin, S.M. Tsurikov, A.V. Tiunov // Ecological Entomology. Vol.49. No. 6. P. 974-978.

48. Borisov, S.N. Updates to the fauna of dragonflies (Odonata) of the Altaiskii Krai with new records of species for Siberia / S.N. Borisov // Euroasian Entomological Journal. 2021. Vol. 20. № 3. – P. 136-141.

49. Borisov, S.N. Migrant dragonfly *Pantala flavescens* (Fabricius, 1798) (Odonata, Libellulidae) in western Russia and different migration cycles in the western Palearctic / S.N. Borisov, A.S. Borisov // Euroasian Entomological Journal. 2024. Vol. 23. № 6. – P. 360-368.

50. Borisov, S. N. Dragonflies (Odonata) of the Syrdarya Karatau and the Arys River valley (southern Kazakhstan) with notes on seasonal latitudinal and altitudinal migrations / S.N. Borisov, V.L. Kazenas, A.S. Borisov // Euroasian Entomological Journal. 2022. Vol. 21. № 2. – P. 78-90.

51. Borisov, S.N. Distribution and migration strategy of *Pantala flavescens* (Fabricius, 1798) (Odonata, Libellulidae) near the northern limit of the range in Transbaikalia and in the Far East of Russia / S.N. Borisov, E.I. Malikova // Euroasian Entomological Journal. 2019. Vol. 18. № 1. – P. 155-162.

52. Borisov, S.N. Northern limits of distribution and migration strategy of the dragonfly Sympetrum fonscolombii (Selys, 1840) (Odonata, Libellulidae) in Russia / S.N. Borisov, V.V. Onishko, N.V. Borisova, O.N. Popova, A.S. Borisov, and I.K. Iakovlev // Euroasian Entomological Journal. 2020. Vol. 19. № 6. – P. 322-328.

53. Borisov, S.N. 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 / S.N. Borisov, I.K. Iakovlev, A.S. Borisov, M.Y. Ganin, A.V. Tiunov // Insects. 2020. Vol. 11. № 12. – P. 890.

54. Borisov, S.N. Isotope evidence for latitudinal migrations of the dragonfly *Sympetrum fonscolombii* (Odonata: Libellulidae) in Middle Asia / S.N. Borisov, I.K.

Iakovlev, A.S. Borisov, A.G. Zuev, A.V. Tiunov // Ecological Entomology. Vol. 45. P. 1445-1456. DOI: 10.1111/een.12930.

55. Boudot, J.-P. Atlas of the dragonflies and damselflies of West and Central Asia / J.-P. Boudot, S. Borisov, G. De Knijf, van Grunsven R.H., A. Schröter, V. Kalkman Nederlandse Vereniging voor Libellenstudie (NVL), 2021.

56. Boudot, J.-P. Atlas of the Odonata of the Mediterranean and North Africa / J.-P. Boudot, De Knijf, V. Kalkman, A. Amorin, T. Bogdanović, R. Cordero, G. Degabriele, J-L. Dommanget, S. Ferreira, M. Garrigós, M. Jovic, M. Kotarac, W. Lopau, M. Marinov, N. Mihokovic, E. Riservato, B. Samraoui, W. Schneider // Libellula (Mönchengladbach). 2009. Vol. 9. № S. – P. 1-256.

57. Boudot, J.-P. Nouvelles données sur les Odonates du Maroc oriental et méridional (Odonata) / J.-P. Boudot, G. De Knijf // Martinia. 2012. Vol. 28. – P. 1-28.

58. Bowen, G.J. Statistical and Geostatistical Mapping of Precipitation Water Isotope Ratios / G.J. Bowen // Isoscapes / eds. J.B. West [et al.]. – Dordrecht: Springer Netherlands, 2010. – P. 139-160.

59. Bowen, G. J. Geographic assignment with stable isotopes in IsoMAP / G.J. Bowen, Z. Liu, H.B. Vander Zanden, L. Zhao, G. Takahashi // Methods in Ecology and Evolution. 2014. Vol. 5. № 3. – P. 201-206.

60. Brattström, O. Understanding the migration ecology of European red admirals *Vanessa atalanta* using stable hydrogen isotopes / O. Brattström, S. Bensch, L.I. Wassenaar, K.A. Hobson, S. Åkesson // Ecography. 2010. Vol. 33. № 4. – P. 720-729.

61. Brauckmann, C. Neue Meganeuridae aus dem Namurium von Hagen-Vorhalle (BRD) und die Phylogenie der Meganisoptera (Insecta, Odonata) / C. Brauckmann, W. Zessin // Deutsche Entomologische Zeitschrift. 1989. Vol. 36. № 1-3. – P. 177-215.

62. Brockhaus, T.H. The Globe Skimmer *Pantala flavescens* (Fabricius) in the Khumbu-Himal, Nepal (Anisoptera: Libellulidae) / T.H. Brockhaus // The Fifteenth International Symposium of Odonatology. Novosibirsk, Russia, July. 2001. – P. 9-19.

63. Buczyńska, E. From southern Balkans to western Russia: Do first Polish records of *Pantala flavescens* (Fabricius, 1798) (Odonata: Libellulidae) indicate a migration route? / E. Buczyńska // Journal of the Entomological Research Society. 2019. Vol. 21. № 1. – P. 11-16.

64. Buczyński, P. *Pantala flavescens* at the coast of the Baltic Sea (Odonata: Libellulidae) / P. Buczyński, A.P. Shapoval, E. Buczyńska // Odonatologica. 2014. Vol. 43. № 1/2. – P. 3-11.

65. Burbach, K. Die Invasion von *Hemianax ephippiger* (Burmeister) in Mittel-und Nordeuropa 1995/1996 (Anisoptera: Aeshnidae) / K. Burbach, M. Winterholler // Libellula. 1997. Vol. 16. № 1/2. – P. 33-59.

66. Busch, R. Erstnachweise von *Anax parthenope* und *Leucorrhinia caudalis* auf der Insel Usedom (Odonata: Aeshnidae, Libellulidae) / R. Busch, P. Masius // Libellula. Bd. 2011. Vol. 30. – P. 151-155.

67. Calvert, P.P. Catalogue of the Odonata, Dragonflies, of the Vicinity of Philadelphia: With an Introduction to the Study of this Group of Insects / P.P. Calvert // American Entomological Society, 1893.

68. Campbell, O.J. An influx of *Sympetrum fonscolombii* Selys in the United Arab Emirates / O.J. Campbell, R.W. Reimer // Agrion. 2011. Vol. 15. № 1. – P. 20.

69. Cao, L. Seasonal Migration of *Pantala flavescens* Across the Bohai Strait in Northern China / L. Cao // Environmental Entomology. 2018. Vol. 47. № 2. – P. 264-270.

70. Chapman, J.W. Long-range seasonal migration in insects: mechanisms, evolutionary drivers and ecological consequences / J.W. Chapman, D.R. Reynolds, K. Wilson // Ecology Letters. 2015. Vol. 18. № 3. – P. 287-302.

71. Chapman, J.W. Seasonal migration to high latitudes results in major reproductive benefits in an insect / J.W. Chapman, J.R. Bell, L.E. Burgin, D.R. Reynolds, L.B. Pettersson, J.K. Hill, J.A. Thomas // Proceedings of the National Academy of Sciences. 2012. Vol. 109. № 37. – P. 14924-14929.

72. Clausnitzer, V. Focus on African freshwaters: hotspots of dragonfly diversity and conservation concern / V. Clausnitzer // Frontiers in Ecology and the Environment. 2012. Vol. 10. № 3. – P. 129-134.

73. Clausnitzer, V. *Sympetrum fonscolombii* / V. Clausnitzer // The IUCN Red List of Threatened Species, 2013.

74. Corbet, P.S. Orientation and reproductive condition of migrating dragonflies (Anisoptera) / P.S. Corbet // Odonatologica. Vol.13. P.81–88.

75. Corbet, P.S. Current topics in dragonfly biology. Vol. 3 A discussion focusing on the seasonal ecology of *Pantala flavescens* in the Indian Subcontinent / P.S. Corbet // Rapid communications (supplements). 1988. Vol. 8. № 1. – P. 1-24.

76. Corbet, P.S. Dragonflies: behaviour and ecology of Odonata. Dragonflies / P. S. Corbet – Colchester, England: Harley Books, 1999. – 829 pp.– ISBN 978-0-946589-64-7.

77. Corbet, P.S. Voltinism of Odonata: a review / P.S. Corbet, F. Suhling, D. Soendgerath // International Journal of Odonatology. 2006. Vol. 9. № 1. – P. 1-44.

78. De Knijf, G. When south goes north: Mediterranean dragonflies (Odonata) conquer Flanders (North-Belgium) / G. De Knijf, A. Anselin // BioRisk. 2010. Vol. 5. – P. 141-153.

79. Devaud, M. First record of *Pantala flavescens* (Anisoptera: Libellulidae) from the remote Amsterdam Island, southern Indian Ocean / M. Devaud, M. Lebouvier // Polar Biology. 2019. Vol. 42. № 5. – P. 1041-1046.

80. Dijkstra, K.D. De Zwervende heidelibel (*Sympetrum fonscolombii* (Sélys)) in Nederland in 1996 / K.D. Dijkstra, M. Van Der Weide // Brachytron. 1997. Vol. 1. № 1. – P. 16-21.

81. Dijkstra, K.D. Early spring records of Odonata from southern Turkey, with special reference to the sympatric occurrence of *Crocothemis erythraea* (Brulle) and *C. servilia* (Drury) (Anisoptera: Libellulidae) / K.-D. Dijkstra, V.J. Kalkman // Notulae odonatologicae. 2001. Vol. 5. № 7. – P. 86-88.

82. Dingle, H. What is migration? / H. Dingle, V.A. Drake // Bioscience. 2007. Vol. 57. № 2. – P. 113-121.

83. Drake, V.A. Insect migration: a holistic conceptual model / V.A. Drake, A.G. Gatehouse, R.A. Farrow // Insect migration: tracking resources through space and time. 1995. – P. 427-457.

84. Dumont, H. C.E.J. Atypical ecology of *Pantala flavescens* (Fabr.) on Easter Island (Anisoptera: Libellulidae) / H.J. Dumont, D. Verschuren // Odonatologica. 1991. Vol. 20. № 1. – P. 45-51.

85. Dumont, H.J. *Hemianax ephippiger* (Burmeister) in the northern Algerian Sahara in winter (Anisoptera: Aeshnidae) / H.J. Dumont // Notulae odonatologicae. 1988. Vol. 3. № 2. – P. 20-22.

86. Dumont, H.J. Mass migration in dragonflies, especially in *Libellula quadrimaculata* L.: a review, a new ecological approach and a new hypothesis / H.J. Dumont, B.O.N. Hinnekint // Odonatologica. 1973. Vol. 2. № 1. – P. 1-20.

87. Dumont, H.J. On migrations of *Hemianax ephippiger* (Burmeister) and *Tramea basilaris* (P. de Beauvois) in west and north-west Africa in the winter of 1975/1976 (Anisoptera: Aeshnidae, Libellulidae) / H.J. Dumont // Odonatologica. 1977. Vol. 6. № 1. – P. 13-17.

88. Dumont, H.J. On the composition and palaeoecological significance of the odonate fauna of Darfur, Western Sudan / H.J. Dumont // Odonatologica. 1988. Vol. 17. № 4. – P. 385-392.

89. Dumont, H. J. Transsahara and transmediterranean migratory activity of *Hemianax ephippiger* (Burmeister) in 1988 and 1989 (Anisoptera: Aeshnidae) / H.J. Dumont, K. Desmet // Odonatologica. 1990. Vol. 19. № 2. – P. 181-185.

90. Dumont, H. Odonata from the Tibesti Mountains and the Ounianga Lakes in Chad, with notes on *Hemianax ephippiger* accumulating in the desert / H. Dumont // Odonatologica. 2014. Vol. 43. № 1-2. – P. 13-24.

91. Dyatlova, E. S. Massive migration of *Aeshna mixta* and *Sympetrum meridionale* in the ukrainian Danube delta (Odonata-Anisoptera: Aeschnidae, Libellulidae) / E.S. Dyatlova, V.J. Kalkman // Entomologische berichten. 2008. Vol. 68. № 5. – P. 188-190.

92. Everling, S. The effect of temperature and behaviour on the interaction between two dragonfly larvae species within the native and expanded range / S. Everling, F. Johansson // Ecological Entomology. 2022. Vol. 47. № 3. – P. 460-474.

93. Faton, J.-M. Avancement de la prospection dans la Drôme et découverte de trois nouvelles espèces dans le département: *Coenagrion caerulescens* (Fonscolombe, 1838), *Gomphus graslinii* Rambur, 1842 et *Hemianax ephippiger* (Burmeister, 1839) / J.-M. Faton // Martinia. 2003. Vol. 19. № 2. – P. 61-64.

94. Feng, H.-Q. Nocturnal migration of dragonflies over the Bohai Sea in northern China / H.-Q. Feng, K.-M. Wu, Y.-X. Ni, D.-F. Cheng, Y.-Y. Guo // Ecological Entomology. 2006. Vol. 31. № 5. – P. 511-520.

95. Flint, P. Observations of dragonflies (Odonata) from northern Cyprus / Flint P. // Libellula. 2019. Vol. 38. – P. 1-28.

96. Florio, J. Diversity, dynamics, direction, and magnitude of high-altitude migrating insects in the Sahel / J. Florio // Scientific Reports. 2020. Vol. 10. № 1. – P. 20523.

97. Fraser, F.C. The Fauna of British India Including Ceylon and Burma. Odonata, Vol. III / F.C. Fraser // Taylor and Francis, London, U.K., 1936. – 461 p.

98. Hagen, H. Über Insektenzuge / H. Hagen // Stettin Entomologische Zeitschrift. 1861. Vol. 22. – P. 73-83.

99. Hallworth, M.T. Tracking dragons: stable isotopes reveal the annual cycle of a long-distance migratory insect / M.T. Hallworth, P.P. Marra, K.P. McFarland, S. Zahendra, C.E. Studds // Biology Letters. 2018. Vol. 14. № 12. – P. 20180741.

100. Hammer, Ø. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis / Ø. Hammer, D.A.T. Harper, P.D. Ryan // Palaeontologia Electronica. 2001. T. 4. № 1.

101. Haritonov, A. Spatial displacement of Odonata in south-west Siberia / A. Haritonov, O. Popova // International Journal of Odonatology. 2011. Vol. 14. № 1. – P. 1-10.

102. Hassall, C. The effects of environmental warming on Odonata: a review / C. Hassall, D.J. Thompson // International Journal of Odonatology. 2008. Vol. 11. № 2. – P. 131-153.

103. Hawkes, W.L.S. Huge spring migrations of insects from the Middle East to Europe: quantifying the migratory assemblage and ecosystem services / W.L.S. Hawkes, E. Walliker, B. Gao, O. Forster, K. Lacey, T. Doyle, R. Massy, N.W. Roberts, D.R. Reynolds, Ö. Özden, J.W. Chapman, K.R. Wotton // Ecography. 2022. Vol. 2022. № 10. – P. e06288.

104. Hawking, J.H. Rate of larval development of *Pantala flavescens* (Fabricius) at its southern limit of range in Australia (Anisoptera: Libellulidae) / J.H. Hawking, B.A. Ingram // Odonatologica. 1994. Vol. 23. № 1. – P. 63-68.

105. Hedlund, J. New records of the Paleotropical migrant *Hemianax ephippiger* in the Caribbean and a review of its status in the Neotropics / J. Hedlund // International Journal of Odonatology. 2020. Vol. 23. № 4. – P. 315-325.

106. Hedlund, J. Unraveling the World’s Longest Non-stop Migration: The Indian Ocean Crossing of the Globe Skimmer Dragonfly / J. Hedlund, H. Lv, P. Lehmann, G. Hu, R.C. Anderson, J.W. Chapman // Frontiers in Ecology and Evolution. 2021. Vol. 9 – P. 698128.

107. Hefler, C. Aerodynamic characteristics along the wing span of a dragonfly Pantala Flavescens / C. Hefler, H. Qiu, W. Shyy // Journal of Experimental Biology. 2018. – P. jeb.171199.

108. Heino, J. Biodiversity of Aquatic Insects: Spatial Gradients and Environmental Correlates of Assemblage-Level Measures at Large Scales / J. Heino // Freshwater Reviews. 2009. Vol. 2. Biodiversity of Aquatic Insects. № 1. – P. 1-29.

109. Heymer, A. *Hemianax ephippiger* en Europe (Odon. Anisoptera) / Heymer A. // Annales de la Société Entomologique de France. 1967. Vol. 3. № 3. – P. 787-795.

110. Hobson, K.A. Tracking migratory insects using stable isotopes / K.A. Hobson // Bull. Entomol. Soc. Can. 2012, 44, – P. 127–132.

111. Hobson, K.A. Application of Isotopic Methods to Tracking Animal Movements / K.A. Hobson // Tracking Animal Migration with Stable Isotopes. Elsevier, 2019. – P. 85-115.

112. Hobson, K.A. Isotopic Evidence That Dragonflies (*Pantala flavescens*) Migrating through the Maldives Come from the Northern Indian Subcontinent / K.A. Hobson, R.C. Anderson, D.X. Soto, L.I. Wassenaar // PLoS ONE. 2012a. Vol. 7. № 12. – P. e52594.

113. Hobson, K.A. A dragonfly (δ^2H) isoscape for North America: a new tool for determining natal origins of migratory aquatic emergent insects / K.A. Hobson, D.X. Soto, D.R. Paulson, L.I. Wassenaar, J.H. Matthews // Methods in Ecology and Evolution. 2012b. Vol. 3. № 4. – P. 766-772.

114. Hobson, K.A. Inferring origins of migrating insects using isoscapes: a case study using the true armyworm, Mythimna unipuncta, in North America / K.A. Hobson, K. Doward, K.J. Kardynal, J.N McNeil // Ecological Entomology. 2018. Vol. 43. № 3. – P. 332-341.

115. Hobson, K.A. Long-Distance Migration of the Globe Skimmer Dragonfly to Japan Revealed Using Stable Hydrogen (δ^2H) Isotopes / K.A. Hobson, H. Jinguji, Y.

Ichikawa, J. W. Kusack, R.C. Anderson // Environmental Entomology. 2021a. Vol. 50. № 1. – P. 247-255.

116. Hobson, K. A. Origins of Six Species of Butterflies Migrating through Northeastern Mexico: New Insights from Stable Isotope (δ^2H) Analyses and a Call for Documenting Butterfly Migrations / K.A. Hobson, J.W. Kusack, B.X. Mora-Alvarez // Diversity. 2021b. Vol. 13. № 3. – P. 102.

117. Hobson, K.A. Tracking animal migration with stable isotopes / K.A. Hobson, L.I. Wassenaar // Academic Press, 2018.

118. Holland, R. A. How and Why Do Insects Migrate? / R.A. Holland, M. Wikelski, D.S. Wilcove // Science. 2006. Vol. 313. № 5788. – P. 794-796.

119. Hu, G. Mass seasonal bioflows of high-flying insect migrants / K.S. Lim, N. Horvitz, S.J. Clark, D.R. Reynolds, N. Sapir *et al*. // Science (New York, N.Y.). 2016. Vol. 354. № 6319. – P. 1584-1587.

120. Hunger, H. Massenentwicklung von *Sympetrum fonscolombii* (Selys) und Entwicklungsnachweis von *Anax ephippiger* (Burmeister) in Überschwemmungsflächen am südlichen Oberrhein (Anisoptera: Libellulidae, Aeshnidae) / Hunger H., Schiel F.J. // Libellula. 1999. Vol. 18. № 3/4. – P. 189-195.

121. Ichikawa, Y. Thermal factors affecting egg development in the wandering glider dragonfly, *Pantala flavescens* (Odonata: Libellulidae) / Y. Ichikawa, T. Yokoi, M. Watanabe // Applied Entomology and Zoology. 2017. Vol. 52. № 1. – P. 89-95.

122. Ikemeyer, D. Records of Odonata in North- and North-East Iran including *Sympecma gobica* (Förster, 1900) as a new species for Iran / D. Ikemeyer, E. Schneider, J. Schneider, T. Schneider, // Entomologische Zeitschrift. 2015. Vol. 125. – P. 147-152.

123. iNaturalist – 2025: [Электронный ресурс]. – URL: https://www.inaturalist.org (дата обращение: 9.11.2025).

124. Jacquemin, G. Les libellules (odonates) du Maroc / G. Jacquemin, J.P. Boudot, G. Balança // Société française d'odonatologie 1999.

125. Jacquemin, G. Comportement de ponte chez *Hemianax ephippiger* (Burm.) (Anisoptera: Aeshnidae) / G. Jacquemin, J.-P. Boudot // Notulae odonatologicae. 1986. Vol. 2 № 7. – P. 112-113.

126. Jacquemin, G. Odonata of the Rif, northern Morocco / G. Jacquemin // Odonatologica. 1994. Vol. 23. № 3. – P. 217-237.

127. Jödicke, R. Die Odonatenfauna der Provinz Tarragona (Catalunya, Spanien) / R. Jödicke // Advances in odonatology. 1996. Vol. 1A. № 1. – P. 77-111.

128. Jödicke, R. Mid-winter occurrence of dragonflies in southern Tunisia (Insecta: Odonata) / R. Jödicke // Kaupia. 2003. Vol. 12. – P. 119-128.

129. Jödicke, R. *Sympetrum fonscolombii* in Niedersachsen: ein Modell zu Immigration und Reproduktion am Nordrand des transalpinen Invasionsraums (Odonata: Libellulidae). / R. Jödicke, A. Borkenstein // Libellula. 2022. Vol. 41. – P. 1-24.

130. Jödicke, R. The Odonata of Tunisia / R. Jödicke, J. Arlt, B. Kunz, W. Lopau, R. Seidenbusch // International journal of Odonatology. 2000. Vol. 3. № 1. – P. 41-71.

131. Johansson, F. Wing shape differences along a migration route of the long-distance migrant Globe Skimmer Dragonfly Pantala flavescens / F. Johansson // Journal of Tropical Ecology. 2022. Vol. 38. № 1. – P. 17-24.

132. Johnson, C. G. Migration and dispersal of insects by flight. / C.G. Johnson London, Methuen & Co. Ltd., 1969. – 763 p.

133. Jourde, P. Nouvelles données sur *Hemianax ephippiger* (Burmeister, 1839) et données précoces pour quelques Odonates de Charente Maritime. / P. Jourde, J.-M.Thirion // Martinia. 1999. Vol. 15. № 2. – P. 1-46.

134. Jurzitza, G. A propos de quelques espèces rares d'Odonates en Camargue / G. Jurzitza // Annales de la Société d'Horticulture et d'Histoire Naturelle de l'Hérault. 1964. Vol. 104. – P. 261-267.

135. Jusys, V. First records of *Pantala flavescens* and *Anax ephippiger* (Odonata, Libellulidae) in Lithuania / V. Jusys, V. Eigirdas, B. Gliwa // Lietuvos Entomologu Dragijos Darbai. 2019. Vol. 3. – P. 5-7.

136. Kalkman, V.J. *Anax ephippiger* (Burmeister, 1839) / V.J. Kalkman, C.T. Monnerat // Atlas of the European dragonflies and damselflies. – Netherlands: KNNV publishing, 2015b. – P. 169-171.

137. Kalkman, V.J. *Anax parthenope* (Selys, 1839) / V.J. Kalkman, R.C. Proess T. // Atlas of the European dragonflies and damselflies. – Netherlands: KNNV publishing, 2015. – P. 177-179.

138. Kalkman, V.J. *Pantala flavescens* (Fabricius, 1798) / V.J. Kalkman, C.T. Monnerat // Atlas of the European dragonflies and damselflies. – Netherlands: KNNV publishing, 2015a. – P. 289-291.

139. Kalkman, V.J. *Sympetrum fonscolombii* (Selys, 1840) / V.J. Kalkman, T. Bogdanovic // Atlas of the European dragonflies and damselflies. – Netherlands: KNNV publishing, 2015. – P. 299-300.

140. Kalkman, V. J. Records of dragonflies from western Bhutan collected in October 2015 / V.J. Kalkman, T. Gyeltshen // International Dragonfly Fund: Report. 2016. – P. 1-16.

141. Kennedy, J.S. A Turning Point in the Study of Insect Migration / J.S. Kennedy // Nature. 1961. Vol. 189. № 4767. – P. 785-791.

142. Kimura, M.T. Altitudinal migration of insects / M.T. Kimura // Entomological Science. 2021. Vol. 24. № 1. – P. 35-47.

143. Knight, S.M. Radio-tracking reveals how wind and temperature influence the pace of daytime insect migration / S.M. Knight, G.M. Pitman, D.T. Flockhart, D.R. Norris // Biology Letters. 2019. Vol. 15. № 7. – P. 20190327.

144. Knoblauch, A. Autumn southward migration of dragonflies along the Baltic coast and the influence of weather on flight behaviour / A. Knoblauch, M. Thoma, M.H.M. Menz // Animal Behaviour. 2021. Vol. 176. – P. 99-109.

145. Kohama, T. Three interesting *Sympetrum* species from the Sakshima Islands, the Ryukyus, Japan (Anisoptera: Libelluidae) / T. Kohama // Notulae odonatologicae. 1978. Vol. 1. № 2. – P. 23-24.

146. Kosterin, O.E. New records and migration strategy of *Anax ephippiger* (Burmeister, 1839) (Odonata, Aeshnidae) in the territory of the Russian Federation / O.E. Kosterin, S.N. Borisov // Euroasian Entomological Journal. 2018. Vol. 17. № 1. – P. 73-79.

147. Kosterin, O.E. Odonata of Tuva, Russia / O.E. Kosterin, V.V. Zaika // International Journal of Odonatology. 2010. Vol. 13. № 2. – P. 277-328.

148. Kosterin, O.E. The first record of *Anax* on the West Siberian Plain: *A. p. parthenope* Selys in Omsk (Anisoptera: Aeshnidae) / O.E. Kosterin // Notulae odonatologicae. 2007. Vol. 6. № 10. – P. 112-115.

149. Kosterin, O.E. Updates to the fauna of dragonflies (Odonata) of Novosibirskaya Oblast of Russia and Novosibirsk City, with the first record of *Pantala flavescens* (Fabricius, 1798) (Libellulidae) in West Siberia / O.E. Kosterin, V.V. Onishko // Euroasian Entomological Journal. 2025. Vol. 24. № 3. – P. 147-152.

150. Krivokhatsky, V. A. Antlions (Neuroptera, Myrmeleontidae) from ornithological traps on the Curonian Spit: A three-species community containing a new species / V.A. Krivokhatsky, N.A. Shapoval, A.P. Shapoval // Entomological Review. 2014. Vol. 94. № 4. – P. 605-612.

151. Kulkarni, A. S. Habitat and seasonal distribution of Odonata (Insecta) of Mula and Mutha river basins, Maharashtra, India / A.S. Kulkarni, K.A. Subramanian // Journal of threatened Taxa. 2013. – P. 4084-4095.

152. Kumar, A. On the life history of Pantala flavescens (Fabricius)(Libellulidae: Odonata). / A. Kumar // Annals of Entomology. 1984. – P. 43-50.

153. Kumar, A. The phenology of dragonflies in the Dehra Dun Valley, India / A. Kumar // Odonatologica. 1972. Vol. 1. № 4. – P. 199-207.

154. Lambret, P. *Hemianax ephippiger* (Burmeister, 1839)(Odonata, Anisoptera: Aeshnidae): présentation générale / P. Lambret, J.-P. Boudot // Martinia. Hors-série, *Hemianax ephippiger*-migration. 2013. Vol. 2011. – P. 13-27.

155. Lambret, P. Odonata surveys 2010-2016 in the United Arab Emirates and the Sultanate of Oman, with emphasis on some regional heritage species. / P. Lambret, J.-P. Boudot, D. Chelmick, G. De Knijf, É. Durand, J. Judas, A. Stoquert // Odonatologica. 2017. Vol. 46. – P. 153-205.

156. Lempert, J. *Anax parthenope* Selys im Braunkohlenrekultivierungsgebiet südlich von Köln / J. Lempert // Erstfund für Nordrhein-Westfalen. Libellula. 1984. Vol. 3. № 3/4. – P. 89-90.

157. Lempert, J. Die Einwanderung von *Sympetrum fonscolombii* (Selys) nach Mitteleuropa im Jahre 1996 (Anisoptera: Libellulidae) / J. Lempert // Libellula. 1997. Vol. 16. № 3/4. – P. 143-168.

158. Liao, J. Projected Effects of Climate Change on Species Range of *Pantala flavescens*, a Wandering Glider Dragonfly / J. Liao, Z. Wu, H. Wang, S. Xiao, P. Mo, X. Cui // Biology. 2023. Vol. 12. № 2. – P. 226.

159. Liu, X. The Importance of Flapping Kinematic Parameters in the Facilitation of the Different Flight Modes of Dragonflies / X. Liu, C. Hefler, W. Shyy, H. Qiu // Journal of Bionic Engineering. 2021. Vol. 18. № 2. – P. 419-427.

160. Lohr, M. *Anax parthenope* – Kleine Königslibelle / M. Lohr, A. Bruens // Atlas der Libellen in Niedersachsen. 2021. – P. 188-190.

161. Lopau, W. Verbreitungsatlas der Libellen in Griechenland (Odonata) / W. Lopau Gesellschaft deutschsprachiger Odonatalogen, 2010.

162. Manger, R. Massale voortplanting van de Zadellibel (*Anax ephippiger*) in België en Nederland in de zomer van 2019 / R. Manger, G. De Knijf // Brachytron. 2022. Vol. 23. № 1. – P. 7-21.

163. Márquez-Rodríguez, J. Observation of swarming behaviour in *Anax parthenope* on the island of Formentera, Spain (Odonata: Aeshnidae) / J. Márquez-Rodríguez // Libellula. 2019. Vol. 38. – P. 111-116.

164. Mauersberger, R. *Anax parthenope* in Seenlandschaften entlang der Pommerschen Eisrandlage in Nordost-Deutschland (Odonata: Aeshnidae) / R. Mauersberger, A. Bönsel, H. Matthes // Libellula. 2002. Vol. 21. № 3/4. – P. 145-165.

165. May, M. Gathering useful information about the seasonal ecology of *Anax junius* / M. May, P.S. Corbet // Argia. 2003. Vol. 15. № 2. – P. 15-16.

166. May, M.L. A critical overview of progress in studies of migration of dragonflies (Odonata: Anisoptera), with emphasis on North America / M.L. May // Journal of Insect Conservation. 2013. Vol. 17. № 1. – P. 1-15.

167. May, M.L. Migration in Anisoptera / M.L. May, J.H. Matthews // Dragonflies and damselflies. Model organisms for ecological and evolutionary research. 2023. – P. 141-154.

168. May, M.L. Migration in Odonata: a case study of *Anax junius* / M.L. May, J.H. Matthews // Dragonflies and damselflies: model organisms for ecological and evolutionary research / ed. A. Córdoba-Aguilar DOI: 10.1093/acprof:oso/9780199230693.003.0006. Oxford University PressOxford, 2008. Vol. 1. Migration in Odonata. – P. 63-78.

169. May, M.L. Odonata: Who They Are and What They Have Done for Us Lately: Classification and Ecosystem Services of Dragonflies / M.L. May // Insects. 2019. Vol. 10. Odonata. № 3. – P. 62.

170. May, M.L. Emergence phenology, uncertainty, and the evolution of migratory behavior in *Anax junius* (Odonata: Aeshnidae) / M.L. May, J.S. Gregoire, S.M. Gregoire, M. Aliberti Lubertazzi, J.H. Matthews // PLOS ONE. 2017. Vol. 12. № 9. – P. e0183508.

171. Mediani, M. Two dragonfly species (Insecta: Odonata) migrating at Dakhla (region of Oued Ad-Dahab Lagouira, Morocco) / M. Mediani, J.-P. Boudot, B.

Benazzouz, T.E. Bella // International Journal of Odonatology. 2012. Vol. 15. Insecta. № 4. – P. 293-298.

172. Meurgey, F. *Anax ephippiger* (Burmeister, 1839), a new species for the West Indies / F. Meurgey // Argia. 2006. Vol. 18. № 1. – P 21-22.

173. Mikkola, K. *Hemianax ephippiger* (Burm.)(Odonata) carried to Iceland from the Eastern Mediterranean by an aircurrent / K. Mikkola // Opusc. Entomol. 1968. Vol. 33. – P. 111-113.

174. Monnerat, C. Odonata records from southwestern Saudi Arabia / C. Monnerat, H.M. Al Dhafer // Not. Odonatol. 2016. Vol. 8. – P. 203-245.

175. Naraoka, H. *Sympetrum fonscolombei* recorded from Shariki-mura. Aomori pref., northern Japan / H. Naraoka // Journal of the Natural History of Aomori. 2005. Vol. 10. – P. 15.

176. Norling, U. *Hemianax ephippiger* (burm.) found in Iceland (Odonata) / U. Norling // Opusc. ent. 1967. Vol. 32. – P. 99-100.

177. Noskov, A. A Review of Insect Monitoring Approaches with Special Reference to Radar Techniques / A. Noskov, J. Bendix, N. Friess // Sensors. 2021. Vol. 21. № 4. – P. 1474.

178. Observation: портал наблюдений биоразнообразия [Электронный ресурс]. – 2024. – URL: https://www.observation.org

179. Onishko, V.V. Results of odonatological studies in southern Primorye, Russia, in 2011–2020 / V.V. Onishko, O.E. Kosterin, I.O. Voinov // Int. Dragonfly Fund Rep. 2023. Vol. 177. – P. 1-59.

180. Ott, J. Dragonflies and climatic change - recent trends in Germany and Europe / J. Ott // BioRisk. 2010. Vol. 5. – P. 253-286.

181. Papazian, M. Contribution à l'étude des migrations massives en Europe de *Hemianax ephippiger* (Burmeister, 1839) (Odon., Anisoptera Aeshnidae) / M. Papazian // Entomologica gallica. 1992. Vol. 3. № 1. – P. 15-21.

182. Parr, A.J. The Vagrant Emperor *Anax ephippiger* in Britain and Europe during early 2011 / Parr A.J. // Journal of the British Dragonfly Society. 2011. Vol. 27. № 2. – P. 80-87.

183. Parr, A. J. Migrant Dragonflies in the UK: Distributions are flexible, especially in times of climate change / A.J. Parr // 1st European Congress on Odonatology. 2010. – P. 2-5.

184. Parr, A.J. Monitoring of Odonata in Britain and possibleinsights into climate change / A.J. Parr // BioRisk. 2010. Vol. 5. – P. 127-139.

185. Parr, A.J. Recent appearances of the Lesser Emperor *Anax parthenope* (Sélys) in north-western Europe / A.J. Parr, G. De Knijf, M. Wassher // Journal of the British Dragonfly Society. 2004. Vol. 20. № 1. – P. 5-16.

186. Paulson, D.R. Odonata of Curaçao, southern Caribbean, with an update to the fauna of the ABC islands / D.R. Paulson, C. De Haseth, A.O. Debrot // International Journal of Odonatology. 2014. Vol. 17. № 4. – P. 237-249.

187. Peters, G. Frühjahrsbeobachtungen an *Anax ephippiger* auf Rhodos nebst Anmerkungen über den Invasionsraum der Art (Odonata: Aeshnidae) / G. Peters, A. Günther // Libellula Supplement. 2000. Vol. 3. – P. 49-61.

188. Pierce, A. J. The first record of *Anax ephippiger* for Thailand and Southeast Asia (Odonata: Aeshnidae) / A.J. Pierce // Notulae odonatologicae. 2017. Vol. 8. № 9. – P. 365-368.

189. Popova, O. N. Export of aquatic productivity, including highly unsaturated fatty acids, to terrestrial ecosystems via Odonata / O.N. Popova, A.Y. Haritonov, N.N. Sushchik, O.N. Makhutova, G. S. Kalachova, A.A. Kolmakova, M.I. Gladyshev // Science of The Total Environment. 2017. Vols. 581-582. – P. 40-48.

190. R Core Team. R: a language and environment for statistical computing / R Core Team. – – Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing, 2025.

191. Ranjan, K.S. Transoceanic migration network of dragonfly *Pantala flavescens*: origin, dispersal and timing / K.S. Rajah, A.A. Pawed, A. Roy, S. Saha // Frontiers in Ecology and Evolution. 2023. Vol. 11.

192. Reels, G. T. Emergence patterns and adult flight season of Anisoptera at a managed wetland site in Hong Kong, southern China / G.T. Reels // International Journal of Odonatology. 2011. Vol. 14. № 1. – P. 33-48.

193. Reichholf, J. A migration of *Pantala flavescens* (Fabricius, 1798) along the shore of Santa Catarina, Brazil (Anisoptera: Libellulidae) / J. Reichholf // Odonatologica. 1973. Vol. 2. № 2. – P. 121-124.

194. Russell, R.W. Massive Swarm Migrations of Dragonflies (Odonata) in Eastern North America / R.W. Russell, M.L. May, K.L. Soltesz, J.W. Fitzpatrick // The American Midland Naturalist. 1998. Vol. 140. № 2. – P. 325-342.

195. Samraoui, B. Seasonal ecology of Algerian Lestidae (Odonata) / B. Samraoui // International Journal of Odonatology. 2009. Vol. 12. № 2. – P. 383-394.

196. Samraoui, B. Postponed reproductive maturation in upland refuges maintains life-cycle continuity during the hot, dry season in algerian dragonflies (anisoptera) / B. Samraoui, S. Bouzid, R. Boulahbal, P.S. Corbet // International Journal of Odonatology. 1998. Vol. 1. № 2. – P. 119-135.

197. Samraoui, B. The Odonata of Numidia, Northeastern Algeria Part I Status and Distribution / B. Samraoui, P.S. Corbet // International Journal of Odonatology. 2000. Vol. 3. № 1. – P. 11-25.

198. Satterfield, D.A. Seasonal insect migrations: massive, influential, and overlooked / D.A. Satterfield, T.S. Sillett, J.W. Chapman, S. Altizer, P.P. Marra // Frontiers in Ecology and the Environment. 2020. Vol. 18. № 6. – P. 335-344.

199. Schilling, E. G. Phenological and isotopic evidence for migration as a life history strategy in *Aeshna canadensis* (family: Aeshnidae) dragonflies / E. G. Schilling, K.J. Kardynal, H. Kundel, Z. Crews-Erjaveck, J.M. Zobitz, K.A. Hobson // Ecological Entomology. 2021. Vol. 46. № 2. – P. 209-219.

200. Schnapauff, I. Die Libellen-Lebensgemeinschaft griechischer Reisfelder (Odonata): Auswirkungen von Habitatdauer, Anbaumethode und Vegetationsdichte / I. Schnapauff, K. Ullmann, F. Suhling // Libellula Supple ment. 2000. Vol. 3. – P. 63-80.

201. Schneider, T. Dragonflies of Oman–a revised illustrated checklist (Odonata) / T. Schneider, D. Ikemeyer / T. Schneider, D. Ikemeyer // Entomologische Zeitschrift. 2016. Vol. 126. № 3. – P. 137-147.

202. Schneider, T. Checklist of the dragonflies (Odonata) of Iran with new records and notes on distribution and taxonomy / T. Schneider, D. Ikemeyer, O. Müller, H. Dumont // Zootaxa. 2018. Vol. 4394. № 1. – P. 1-40.

203. Schneider, W. Dragonflies (Odonata) of the Wahiba Sands and adjacent areas, eastern Oman / W. Schneider // Journal of Oman Studies. Special Report. 1988. Vol. 3. – P. 377-388.

204. Schröter, A.A mass migration of *Aeshna affinis* in southern Kyrgyzstan: attempt to provide a spatial and temporal reconstruction (Odonata: Aeshnidae) / A. Schröter // Libellula. 2011. Vol. 30. – P. 203-232.

205. Sentis, A. Odonata trophic ecology: from hunting behavior to cross-ecosystem impact // Dragonflies and Damselflies / eds. A. Cordoba-Aguilar, C. Beatty, J. Bried. Oxford University PressOxford, 2022. Odonata trophic ecology. – P. 219-232.

206. Shapoval, A.P. Remarkable Odonata caught in ornithological traps on the Courish Spit, Kaliningrad Oblast, Russia / A.P. Shapoval, P. Buczyński // Libellula. 2012. Vol. 31. № 1/2. – P. 97-109.

207. Shapoval, N.A. Annotated checklist of the dragonflies (Insecta: Odonata) of the Kaliningrad region, north-western Russia / N.A. Shapoval, A.P. Shapoval // Ukrainian Journal of Ecology. 2017. Vol. 7. № 4. – P. 157-168.

208. Shapoval, N.A. Butterflies (Lepidoptera, Rhopalocera) of the Curonian Spit in the Baltic Sea / N.A. Shapoval, A.P. Shapoval // Entomological Review. 2008. Vol. 88. № 1. – P. 42-45.

209. Sharma, G. Studies on the reproductive behaviour of dragonfly, *Pantala flavescens* (Fabricius, 1798)(Odonata: Insecta: Arthropoda) in Aravalli Range and desert ecosystem of Rajasthan, India / G. Sharma // Bio bulletin. 2017. Vol. 3. № 1. – P. 67-73.

210. Sibley, F. Second record of *Anax ephippiger* (Vagrant Emperor) from the West Indies / F. Sibley // Argia. 2007. Vol. 18. № 4. – P. 17.

211. Silsby, J. A review of *Hemianax ephippiger*, the Vagrant Emperor / J. Silsby // Journal of the British Dragonfly Society. 1993. Vol. 9. № 2. – P. 47-50.

212. Southwood, T.R.E. Habitat, the Templet for Ecological Strategies? / T.R.E. Southwood // The Journal of Animal Ecology. 1977. Vol. 46. № 2. – P. 336.

213. Southwood, T. R. E. Migration of terrestrial arthropods in relation to habitat / T.R.E. Southwood // Biological Reviews. 1962. Vol. 37. № 2. – P. 171-211.

214. Srygley, R. B. Wind Drift Compensation in Migrating Dragonflies *Pantala flavescens* (Odonata: Libellulidae) / R.B. Srygley // Journal of Insect Behavior. 2003. Vol. 16. № 2. – P. 217-232.

215. Stefanescu, C. Long-distance autumn migration across the Sahara by painted lady butterflies: exploiting resource pulses in the tropical savannah / C. Stefanescu, D.X. Soto, G. Talavera, R. Vila, K.A. Hobson // Biology Letters. 2016. Vol. 12. № 10. – P. 20160561.

216. Sternberg, K. *Hemianax ephippiger* (Burmeister, 1839)– Schabrackenlibelle / K. Sternberg // Die Libellen Baden-Württembergs. 2000. Vol. 2. – P. 158-172.

217. Stinner, R.E. Dispersal and Movement of Insect Pests / R.E. Stinner, C. Barfield, J.L. Stimac, L. Dohse // Annual Review of Entomology. 1983. Vol. 28. № 1. – P. 319-335.

218. Suhling, F. A field study of larval development in a dragonfly assemblage in African desert ponds (Odonata) / F. Suhling, K. Schenk, T. Padeffke, T. Martens // Hydrobiologia. 2004. Vol. 528. № 1-3. – P. 75-85.

219. Suhling, F. Effects of insecticide applications on macroinvertebrate density and biomass in rice-fields in the Rhône-delta, France / F. Suhling, S. Befeld, M. Häusler, K. Katzur, S. Lepkojus, F. Mesléard // Hydrobiologia. 2000. Vol. 431. № 1. – P. 69-79.

220. Taylor, L. R. The Four Kinds of Migration / L.R. Taylor // Insect Flight: Proceedings in Life Sciences / W. Danthanarayana. – Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg, 1986. – P. 265-280.

221. Terzer, S. Global isoscapes for δ18 O and δ2H in precipitation: improved prediction using regionalized climatic regression models / S. Terzer, L.I. Wassenaar, L.J. Araguás-Araguás, P.K. Aggarwal, // Hydrology and Earth System Sciences. 2013. Vol. 17. – P. 4713-4728.

222. Thoma, M. Beobachtungen von Libellen (Odonata) auf dem Col de Bretolet (VS) / M. Thoma, S. Althaus // Entomo Helvetica. 2015. Vol. 8. – P. 97-109.

223. Tyagi, B.K. Odonata Biology of Dragonflies / Tyagi B.K. // Scientific Publishers 2007. – 366 p.

224. Ugai, S. The first migrate record of *Hemianax ephippiger* from Japan / Ugai S. // Tombo. 1996. Vol. 39. – P. 45.

225. Van Hardenbroek, M. North American transect of stable hydrogen and oxygen isotopes in water beetles from a museum collection / M. Van Hardenbroek, D.R. Gröcke, P.E. Sauer, S.A. Elias, // Journal of Paleolimnology. 2012. Vol. 48. № 2. – P. 461-470.

226. von Rintelen, T. Eine vogelreuse als libellenfalle: Beobachtungen in der Vogelwarte Pape, lettland / von Rintelen T. // Libellula. 1997. Vol. 16. № 1/2. – P. 61-64.

227. Ware, J. Evidence for widespread gene flow and migration in the Globe Skimmer dragonfly *Pantala flavescens* / J. Ware, M.K. Kohli, C.M. Mendoza, D. Troast, H. Jinguji, K.A. Hobson, G. Sahlén, R.Ch. Anderson, F. Suhling // International Journal of Odonatology. 2022. Vol. 25. – P. 43-55.

228. Wassenaar, L. I. Comparative equilibration and online technique for determination of non-exchangeable hydrogen of keratins for use in animal migration studies / L.I. Wassenaar, K.A. Hobson // Isotopes in Environmental and Health Studies. 2003. Vol. 39. № 3. – P. 211-217.

229. Waterston, A.R. Insects of southern Arabia. Odonata from the Yemens and Saudi Arabia / Waterston A.R. // Fauna of Saudi Arabia. 1984. Vol. 6. – P. 451-472.

230. Waterston, A.R. The Odonata or dragonflies of Oman and neighbouring territories / Waterston A.R., Pittaway A.R. // Journal of Oman Studies. 1989. – P. 131-168.

231. Weihrauch, F. Spring Odonata records from Alentejo (Portugal), Andalusia and Extremadura (Spain) / Weihrauch F., Weihrauch S. // Opuscula zoologica fluminensia. 2003. Vol. 207. – P. 1-18.

232. Werzinger, S. Ganz schön flexibel! Zur Entwicklung von *Anax parthenope* in Bayern (Odonata: Aeshnidae) / Werzinger S., Werzinger J. // Libellula. 2001. Vol. 20. № 3/4. – P. 131-148.

233. Wikelski, M. Simple rules guide dragonfly migration / M. Wikelski, D. Moskowitz, J.S. Adelman, J. Cochran, D.S. Wilcove, M.L. May // Biology Letters. 2006. Vol. 2. № 3. – P. 325-329.

234. Williams, C. B. Some records of dragonfly migration / C.B. Williams // Entomologist. 1929. Vol. 62. № 794. – P. 145-148.

235. Wojtusiak, J. A dragonfly migration in the High Hindu Kush (Afghanistan), with a note on high altitude records of *Aeshna juncea mongolica* Bartenev, and *Pantala flavescens* (Fabricius) (Anisoptera: Aeshnidae, Libellulidae) / J. Wojtusiak // Odonatologica. 1974. Vol. 3. № 2. – P. 137-142.

236. Zhang, Z.-Q. Animal biodiversity: An update of classification and diversity in 2013 / Z.-Q. Zhang // Zootaxa. 2013.

ПРИЛОЖЕНИЕ

Программный код для обработки данных в R

```
    library(raster)
library(sp)
library(sf)

# Параметры
n_files <- 54
threshold <- 0.67

# Обработка файлов
for (i in 1:n_files) {
  # Загрузка и нормализация
  r <- raster(sprintf("pr%02d.tiff", i))
  r_norm <- (r - min(r[], na.rm = TRUE)) / (max(r[], na.rm = TRUE) - min(r[], n
a.rm = TRUE))

  # Сохранение нормализованного
  writeRaster(r_norm, sprintf("n_pr%d.tif", i), format = "GTiff", overwrite = TR
UE)

  # Бинаризация и сохранение
  binary_map <- r_norm >= threshold
  writeRaster(binary_map, sprintf("binary_map_pr%d.tif", i), format = "GTiff", o
verwrite = TRUE)

  # Визуализация
  plot(r_norm, main = sprintf("Normalized pr%02d", i))
  plot(binary_map, main = sprintf("Binary pr%02d (>= %.2f)", i, threshold))
}

# Загрузка бинарных карт и создание суммы
binary_files <- sprintf("binary_map_pr%d.tif", 1:n_files)
binary_stack <- stack(binary_files)
sum_map <- calc(binary_stack, sum, na.rm = TRUE)

# Визуализация и сохранение
plot(sum_map, main = sprintf("Sum Map (0-%d)", n_files))
writeRaster(sum_map, "sum_map_pr.tif", format = "GTiff", overwrite = TRUE)
```

Таблица 1. Образцы *Pantala flavescens* из Средней Азии и изотопные значения (δ^2H).

Лок.	Статус	Дата сбора	Место сбора	Высота, м н.у.м.	Широта, с.ш.	Долгота, в.д.	δ^2H, ‰
1	иммигрант	22.05.1976	Казахстан, Кызылорда	170	44°50’	64°55’	-55.77
1	резидент	18.08.1976	Казахстан, Кызылорда	170	44°50’	64°55’	-114.75
1	резидент	18.08.1976	Казахстан, Кызылорда	170	44°50’	64°55’	-128.38
1	резидент	18.08.1976	Казахстан, Кызылорда	170	44°50’	64°55’	-122.21
1	резидент	18.08.1976	Казахстан, Кызылорда	170	44°50’	64°55’	-125.01
1	резидент	18.08.1976	Казахстан, Кызылорда	170	44°50’	64°55’	-131.91
2	резидент	14.08.1973	Казахстан, Кызылорда	1183	42°31’	70°36’	-122.32
2	резидент	04.10.2010	Казахстан, Кызылорда	1183	42°31’	70°36’	-113.46
3	резидент	05.06.1978	Таджикистан, Т. Балка	340	37°25’	68°30’	-117.56
3	резидент	05.06.1978	Таджикистан, Т. Балка	340	37°25’	68°30’	-104.23
3	резидент	08.06.1978	Таджикистан, Т. Балка	340	37°25’	68°30’	-102.64
3	резидент	12.06.1979	Таджикистан, Т. Балка	340	37°25’	68°30’	-136.25
3	резидент	12.06.1979	Таджикистан, Т. Балка	340	37°25’	68°30’	-114.49
3	резидент	12.06.1979	Таджикистан, Т. Балка	340	37°25’	68°30’	-133.49
3	резидент	12.06.1979	Таджикистан, Т. Балка	340	37°25’	68°30’	-118.52
3	резидент	24.06.1978	Таджикистан, Т. Балка	340	37°25’	68°30’	-124.15
3	резидент	24.06.1978	Таджикистан, Т. Балка	340	37°25’	68°30’	-123.29
3	резидент	28.06.1982	Таджикистан, Т. Балка	340	37°25’	68°30’	-101.01
3	резидент	10.07.1984	Таджикистан, Т. Балка	340	37°25’	68°30’	-127.75
3	резидент	27.07.1977	Таджикистан, Т. Балка	340	37°25’	68°30’	-138.26
3	резидент	05.08.1978	Таджикистан, Т. Балка	340	37°25’	68°30’	-135.79
3	резидент	05.08.1978	Таджикистан, Т. Балка	340	37°25’	68°30’	-142.06
3	резидент	06.08.1979	Таджикистан, Т. Балка	340	37°25’	68°30’	-122.82
3	резидент	06.08.1979	Таджикистан, Т. Балка	340	37°25’	68°30’	-147.56

Лок.	Статус	Дата сбора	Место сбора	Высота, м н.у.м.	Широта, с.ш.	Долгота, в.д.	δ^2H, ‰
4	иммигрант	06.05.2019	Таджикистан, Регар	732	38°32’	68°13’	-49.56
4	иммигрант	06.05.2019	Таджикистан, Регар	732	38°32’	68°13’	-54.84
4	иммигрант	06.05.2019	Таджикистан, Регар	732	38°32’	68°13’	-57.71
4	иммигрант	07.05.2019	Таджикистан, Регар	732	38°32’	68°13’	-78.74
4	иммигрант	11.05.2019	Таджикистан, Регар	732	38°32’	68°13’	-74.18
4	иммигрант	11.05.2019	Таджикистан, Регар	732	38°32’	68°13’	-64.73
4	иммигрант	11.05.2019	Таджикистан, Регар	732	38°32’	68°13’	-71.64
4	иммигрант	11.05.2019	Таджикистан, Регар	732	38°32’	68°13’	-64.08
4	иммигрант	11.05.2019	Таджикистан, Регар	732	38°32’	68°13’	-72.42
4	иммигрант	11.05.2019	Таджикистан, Регар	732	38°32’	68°13’	-74.41
4	иммигрант	11.05.2019	Таджикистан, Регар	732	38°32’	68°13’	-54.98
5	резидент	17.07.1988	Таджикистан, Шахринау	850	38°34’	68°20’	-110.20
5	резидент	17.07.1988	Таджикистан, Шахринау	850	38°34’	68°20’	-116.18
5	резидент	17.07.1988	Таджикистан, Шахринау	850	38°34’	68°20’	-121.73
5	резидент	17.07.1988	Таджикистан, Шахринау	850	38°34’	68°20’	-99.26
5	резидент	17.07.1988	Таджикистан, Шахринау	850	38°34’	68°20’	-124.46
6	резидент	07.07.1988	Таджикистан, Гиссар	712	38°28’	68°36’	-119.30
6	резидент	07.07.1988	Таджикистан, Гиссар	712	38°28’	68°36’	-113.64
6	резидент	07.07.1988	Таджикистан, Гиссар	712	38°28’	68°36’	-126.99
6	резидент	07.07.1988	Таджикистан, Гиссар	712	38°28’	68°36’	-119.68
6	резидент	07.07.1988	Таджикистан, Гиссар	712	38°28’	68°36’	-117.93
6	резидент	22.09.1991	Таджикистан, Гиссар	712	38°28’	68°36’	-110.94
7	резидент	27.09.1981	Таджикистан, Рамит	1195	38°44’	69°19’	-113.37
7	резидент	27.06.1981	Таджикистан, Рамит	1195	38°44’	69°19’	-116.05
7	резидент	27.06.1981	Таджикистан, Рамит	1195	38°44’	69°19’	-99.71
7	резидент	27.06.1981	Таджикистан, Рамит	1195	38°44’	69°19’	-109.22
7	резидент	27.06.1981	Таджикистан, Рамит	1195	38°44’	69°19’	-108.09

Лок.	Статус	Дата сбора	Место сбора	Высота, м н.у.м.	Широта, с.ш.	Долгота, в.д.	δ^2H, ‰
7	резидент	27.06.1981	Таджикистан, Рамит	1195	38°44’	69°19’	-111.01
7	резидент	27.06.1981	Таджикистан, Рамит	1195	38°44’	69°19’	-105.81
8	резидент	22.08.1987	Таджикистан, Гарм	1300	39°00’	70°18’	-163.84
8	резидент	22.08.1987	Таджикистан, Гарм	1300	39°00’	70°18’	-168.51
8	резидент	22.08.1987	Таджикистан, Гарм	1300	39°00’	70°18’	-170.90
8	резидент	22.08.1987	Таджикистан, Гарм	1300	39°00’	70°18’	-167.37
8	резидент	29.08.1987	Таджикистан, Гарм	1300	39°00’	70°18’	-127.24
8	резидент	29.08.1987	Таджикистан, Гарм	1300	39°00’	70°18’	-126.48
8	резидент	29.08.1987	Таджикистан, Гарм	1300	39°00’	70°18’	-113.49
8	резидент	29.08.1987	Таджикистан, Гарм	1300	39°00’	70°18’	-120.05
9	мигрант	03.08.1980	Таджикистан, Ай-Булак	4260	39°12’	73°26’	-120.36
9	мигрант	03.08.1980	Таджикистан, Ай-Булак	4260	39°12’	73°26’	-130.23
9	мигрант	03.08.1980	Таджикистан, Ай-Булак	4260	39°12’	73°26’	-116.87
9	мигрант	03.08.1980	Таджикистан, Ай-Булак	4260	39°12’	73°26’	-139.86

Таблица 2. Образцы резидентных видов стрекоз из Эфиопии и изотопные значения образцов (δ^2H).

Виды стрекоз	Дата сбора	Место сбора	Высота, м н.у.м.	Широта, с.ш.	Долгота, в.д.	δ^2H, ‰
Anax imperator	02.08.2012	Озеро Зенгена	2521	10°54’	36°57’	-60,71
Ictinogomphus ferox	06.08.2012	Хайк	1911	11°19’	39°41’	-24
Crocothemis erythraea	04.08.2012	Бахр-Дар	1790	11°36’	37°24’	-60,9
Nesciothemis farinosa	02.08.2012	Озеро Зенгена	2521	10°54’	36°57’	-46,39
Nesciothemis farinosa	04.08.2012	Бахр-Дар	1790	11°36’	37°24’	-50,08
Nesciothemis farinosa	04.08.2012	Бахр-Дар	1790	11°36’	37°24’	-34,53
Orthetrum abboti	01.08.2012	Абай	1121	10°04’	38°11’	-44,4
Orthetrum abboti	01.08.2012	Абай	1121	10°04’	38°11’	-41,8
Orthetrum caffrum	30.07.2012	Дебре Либанос	2150	09°44’	38°49’	-60,4
Orthetrum chrysostigma	31.07.2012	Абай	1044	10°04’	38°11’	-86,7
Orthetrum chrysostigma	06.08.2012	Хайк	1911	11°19’	39°41’	-32,8
Orthetrum chrysostigma	31.07.2012	Абай	1044	10°04’	38°11’	-32
Orthetrum julia	01.08.2012	Абай	1121	10°04’	38°11’	-16,1
Orthetrum julia	01.08.2012	Абай	1121	10°04’	38°11’	-16,8
Trithemis dejoxi	31.07.2012	Абай	1044	10°04’	38°11’	-26,3
Trithemis dejoxi	31.07.2012	Абай	1044	10°04’	38°11’	-49,1
Zygonix natalensis	03.08.2012	Тис Абай	1636	11°29’	37°35’	-26,7
Zygonix torridus	31.07.2012	Абай	1044	10°04’	38°11’	-45,2

Таблица 3. Образцы *Anax ephippiger* с атлантического побережья Африки и из пустыни Сахара и изотопные значения (δ^2H).

Статус	Дата сбора	Место сбора	Высота, м н.у.м.	Широта, с.ш.	Долгота	δ^2H, ‰
мигрант	24.02.1964	Мавритания, Нуадибу	5	20°56’	16°59’ з.д.	-40,55
мигрант	24.03.1964	Мавритания, Нуадибу	5	20°56’	16°59’ з.д.	-16,77
мигрант	24.03.1964	Мавритания, Нуадибу	5	20°56’	16°59’ з.д.	-37,31
мигрант	24.03.1964	Мавритания, Нуадибу	5	20°56’	16°59’ з.д.	-76,84
мигрант	24.03.1964	Мавритания, Нуадибу	5	20°56’	16°59’ з.д.	-51,84
мигрант	24.03.1964	Мавритания, Нуадибу	5	20°56’	16°59’ з.д.	-49,65
мигрант	24.03.1964	Мавритания, Нуадибу	5	20°56’	16°59’ з.д.	-62,55
мигрант	24.03.1964	Мавритания, Нуадибу	5	20°56’	16°59’ з.д.	-61,45
мигрант	24.03.1964	Мавритания, Нуадибу	5	20°56’	16°59’ з.д.	-47,90
мигрант	24.03.1964	Мавритания, Нуадибу	5	20°56’	16°59’ з.д.	-50,51
мигрант	24.03.1964	Мавритания, Нуадибу	5	20°56’	16°59’ з.д.	-55,28
мигрант	январь 1976	Сенегал, Дакар	20	14°43’	17°28’ з.д.	-64,7
мигрант	январь 1976	Сенегал, Дакар	20	14°43’	17°28’ з.д.	-62,4
мигрант	02.02.1976	Сенегал, Дакар	20	14°43’	17°28’ з.д.	-65,2
мигрант	февраль 1999	Алжир, Уэд-эль-Аб	85	33°17’	06°51’ в.д.	-61,5
мигрант	07.03.2014	Чад, Тибести, Гуро	600	19°35’	19°29’ в.д.	-42
мигрант	11.03.2014	Чад, Тибести, Бардаи	1030	21°21’	17°00’ в.д.	-55,7
мигрант	март 2014	Чад, Тибести, Ебби-Бу	1440	20°58’	18°04’ в.д.	-36,7

Таблица 4. Образцы иммигрантов *Sympetrum fonscolombii* на юге Европейской части России и изотопные показатели (δ^2H).

Лок.	Статус	Дата сбора	Место сбора	Высота, м н.у.м.	Широта, с.ш.	Долгота, в.д.	δ^2H, ‰
1	иммигрант	29.V.2019	Москва, Химки	177	55°56’	37°22’	-56,4
1	иммигрант	29.V.2019	Москва, Химки	177	55°56’	37°22’	-47
2	иммигрант	04.VI.2019	Владимир, Аленино	131	56°06’	38°39’	-78,96
2	иммигрант	04.VI.2019	Владимир, Аленино	131	56°06’	38°39’	-95,80
2	иммигрант	04.VI.2019	Владимир, Аленино	131	56°06’	38°39’	-106,99
3	иммигрант	30.VI.2020	Узуново	144	54°31’	38°36’	-70,2
3	иммигрант	30.VI.2020	Узуново	144	54°31’	38°36’	-26,3
3	иммигрант	30.VI.2020	Узуново	144	54°31’	38°36’	-52,4
3	иммигрант	30.VI.2020	Узуново	144	54°31’	38°36’	-57,3
4	иммигрант	16.V.2019	Вожский	0	48°48’	44°43’	-109,03
4	иммигрант	16.V.2019	Вожский	0	48°48’	44°43’	-114,99
4	иммигрант	16.V.2019	Вожский	0	48°48’	44°43’	-110,78
5	иммигрант	01.V.2021	Астрахань	-5	46°21’	48°03’	-56,8
6	иммигрант	22.VI.2019	Бриньковская	4	46°03’	38°35’	-68,69
10	иммигрант	28.VI.2019	Горячий Ключ	60	44°38’	39°07’	-79,49
10	иммигрант	28.VI.2019	Горячий Ключ	60	44°38’	39°07’	-64,70
10	иммигрант	14.IV.2021	Горячий Ключ	60	44°38’	39°07’	-72,9
10	иммигрант	23.IV.2021	Горячий Ключ	60	44°38’	39°07’	-59,9
10	иммигрант	23.IV.2021	Горячий Ключ	60	44°38’	39°07’	-54,90
11	иммигрант	03.07.2019	Даусуз	1012	43°48’	41°32’	-30,86
12	иммигрант	09.07.2019	Учкекен	970	43°56’	42°31’	-91,85
12	иммигрант	09.07.2019	Учкекен	970	43°56’	42°31’	-97,26
12	иммигрант	09.07.2019	Учкекен	970	43°56’	42°31’	-66,19
12	иммигрант	09.07.2019	Учкекен	970	43°56’	42°31’	-51,53
12	иммигрант	09.07.2019	Учкекен	970	43°56’	42°31’	-69,10
12	иммигрант	09.07.2019	Учкекен	970	43°56’	42°31’	-70,05
13	иммигрант	10.07.2020	Пятигорск	519	44°02’	43°00’	-17,4
13	иммигрант	10.07.2020	Пятигорск	519	44°02’	43°00’	-74,6
13	иммигрант	10.07.2020	Пятигорск	519	44°02’	43°00’	-87,1
13	иммигрант	10.07.2020	Пятигорск	519	44°02’	43°00’	-46,8
13	иммигрант	10.07.2020	Пятигорск	519	44°02’	43°00’	-89,8
14	иммигрант	14.07.2020	Старый Челек	390	43°28’	43°41’	-61,7
14	иммигрант	14.07.2020	Старый Челек	390	43°28’	43°41’	-64,4
14	иммигрант	14.07.2020	Старый Челек	390	43°28’	43°41’	-78,8
14	иммигрант	14.07.2020	Старый Челек	390	43°28’	43°41’	-96,5
15	иммигрант	16.07.2020	Моздок	142	43°46’	44°36’	-55,6
15	иммигрант	16.07.2020	Моздок	142	43°46’	44°36’	-91,7
15	иммигрант	16.07.2020	Моздок	142	43°46’	44°36’	-73,9
15	иммигрант	16.07.2020	Моздок	142	43°46’	44°36’	-104,2

Таблица 5. Образцы местного (аборигенного) поколения трех видов стрекоз-мигрантов на юге России и изотопные значения (δ^2H).

Виды стрекоз	Дата сбора	Место сбора	Высота, м н.у.м.	Широта, с.ш.	Долгота, в.д.	δ^2H, ‰
Sympetrum fonscolombii	05.08.2015	Анапа	0	44°55’	37°20’	-124,74
Sympetrum fonscolombii	17.08.1988	Геленджик	40	44°35’	38°04’	-124,32
Sympetrum fonscolombii	27.07.2015	Геленджик	40	44°35’	38°04’	-107,37
Sympetrum fonscolombii	27.07.2015	Геленджик	40	44°35’	38°04’	-121,07
Anax ephippiger	17.08.1988	Геленджик	40	44°35’	38°04’	-109,1
Anax ephippiger	15.08.2000	Астрахань	0	46°21’	48°03’	-128,51
Anax ephippiger	07.09.1988	Краснодар	20	45°00’	39°04’	-130,78
Anax ephippiger	07.09.1988	Краснодар	20	45°00’	39°04’	-129,71
Anax ephippiger	07.09.1988	Краснодар	20	45°00’	39°04’	-116,76
Anax ephippiger	07.09.1988	Краснодар	20	45°00’	39°04’	-110,77
Pantala flavescens	16.07.2020	Моздок	140	43°46’	44°36’	-135,2

Таблица 6. Образцы резидентных видов стрекоз из Северо-Западного Ирана и изотопные значения (δ^2H).

Виды стрекоз	Дата сбора	Место сбора	Высота, м н.у.м.	Широта, с.ш.	Долгота ,в.д.	δ^2H, ‰
Epallage fatime	26.05.2017	Хоррамабад	1470	33°21’	48°52’	-83,8
Epallage fatime	25.05.2017	Боруджерд	1750	33°58’	48°45’	- 84,5
Aeshna mixta	25.05.2017	Боруджерд	1750	33°58’	48°45’	-54,7
Anax imperator	29.05.2017	Тафреш	2050	34°54’	50°02’	-83,0
Caliaeschna microstigma	25.05.2017	Боруджерд	1750	33°58’	48°45’	-64,6
Crocothemis erythraea	25.05.2017	Боруджерд	1690	33°48’	48°54’	-50,7
Orthetrum brunneum	29.05.2017	Тафреш	2050	34°54’	50°02’	-93,0
Orthetrum brunneum	25.05.2017	Боруджерд	1820	33°47’	48°56’	-53,3
Orthetrum brunneum	26.05.2017	Хоррамабад	1470	33°21’	48°52’	-52,2
Orthetrum taeniolatum	26.05.2017	Хоррамабад	1470	33°21’	48°52’	-34,1
Orthetrum taeniolatum	25.05.2017	Боруджерд	1690	33°48’	48°54’	-96,1
Sympetrum arenicolor	26.05.2017	Хоррамабад	1470	33°21’	48°52’	-76,7
Sympetrum arenicolor	26.05.2017	Хоррамабад	1470	33°21’	48°52’	-89,7
Sympetrum arenicolor	26.05.2017	Хоррамабад	1470	33°21’	48°52’	-89,5
Sympetrum arenicolor	26.05.2017	Хоррамабад	1470	33°21’	48°52’	-77,9
Sympetrum striolatum	25.05.2017	Боруджерд	1820	33°47’	48°56’	-73,5

Таблица 7. Образцы иммигрантов, резидентов и транзитных (мигрирующих с севера) *Sympetrum fonscolombii* в Средней Азии и изотопные показатели (δ^2H).

Лок.	Статус	Дата сбора	Место сбора	Высота, м н.у.м.	Широта, с.ш.	Долгота, в.д.	δ^2H, ‰
1	иммигрант	30.06.2013	Казахстан, Баянаул	464	50°49’	75°49’	-96,7
1	иммигрант	30.06.2013	Казахстан, Баянаул	464	50°49’	75°49’	-82, 8
1	иммигрант	30.06.2013	Казахстан, Баянаул	464	50°49’	75°49’	-92,3
2	иммигрант	29.05.1976	Казахстан, Кызылорда	170	44°50’	64°55’	-83,5
2	иммигрант	29.05.1976	Казахстан, Кызылорда	170	44°50’	64°55’	-72,6
2	иммигрант	25.05.1976	Казахстан, Кызылорда	170	44°50’	64°55’	-101,1
3	иммигрант	21.05.2018	Казахстан, Чокпак	1183	42°31’’	70°36’	-67,04
3	иммигрант	21.05.2018	Казахстан, Чокпак	1183	42°31’	70°36’	-43,09
3	иммигрант	21.05.2018	Казахстан, Чокпак	1183	42°31’	70°36’	-99,51
3	иммигрант	21.05.2018	Казахстан, Чокпак	1183	42°31’	70°36’	-74,05
3	иммигрант	21.05.2018	Казахстан, Чокпак	1183	42°31’	70°36’	-103,76
3	иммигрант	21.05.2018	Казахстан, Чокпак	1183	42°31’	70°36’	-41,65
3	иммигрант	21.05.2018	Казахстан, Чокпак	1183	42°31’	70°36’	-97,01
3	иммигрант	21.05.2018	Казахстан, Чокпак	1183	42°31’	70°36’	-99,77
3	иммигрант	21.05.2018	Казахстан, Чокпак	1183	42°31’	70°36’	-66,38
3	иммигрант	21.05.2018	Казахстан, Чокпак	1183	42°31’	70°36’	-93,61
4	иммигрант	04.06.1980	Узбекистан, Шоликор	270	40°29’	69°07’	-100,9
5	иммигрант	24.05.1980	Узбекистан, Бекабад	290	40°16’	69°15’	-97,8
5	иммигрант	24.05.1980	Узбекистан, Бекабад	290	40°16’	69°15’	-96,2
5	иммигрант	24.05.1980	Узбекистан, Бекабад	290	40°16’	69°15’	-86,6
5	иммигрант	24.05.1980	Узбекистан, Бекабад	290	40°16’	69°15’	-89,6
5	иммигрант	24.05.1980	Узбекистан, Бекабад	290	40°16’	69°15’	-97,2
5	иммигрант	28.05.1980	Узбекистан, Бекабад	290	40°16’	69°15’	-98,5
5	иммигрант	28.05.1980	Узбекистан, Бекабад	290	40°16’	69°15’	-100,3
7	иммигрант	09.05.1980	Таджикистан, Душанбе	740	38°30’	68°48’	-81,9

Лок.	Статус	Дата сбора	Место сбора	Высота, м н.у.м.	Широта, с.ш.	Долгота, в.д.	δ^2H, ‰
7	иммигрант	09.05.1980	Таджикистан, Душанбе	740	38°30’	68°48’	-88,8
7	иммигрант	09.05.1980	Таджикистан, Душанбе	740	38°30’	68°48’	-86,3
7	иммигрант	09.05.1980	Таджикистан, Душанбе	740	38°30’	68°48’	-95,9
7	иммигрант	09.05.1980	Таджикистан, Душанбе	740	38°30’	68°48’	-90,1
7	иммигрант	09.05.1980	Таджикистан, Душанбе	740	38°30’	68°48’	-85,6
8	иммигрант	26.04.1987	Таджикистан, Крылов	440	37°54’	68°51’	-102,9
8	иммигрант	26.04.1987	Таджикистан, Крылов	440	37°54’	68°51’	-77,1
8	иммигрант	01.05.2014	Таджикистан, Крылов	440	37°54’	68°51’	-101,1
2	резидент	18.08.1976	Казахстан, Кызылорда	170	44°50’	64°55’	-124,5
2	резидент	18.08.1976	Казахстан, Кызылорда	170	44°50’	64°55’	-114,5
2	резидент	18.08.1976	Казахстан, Кызылорда	170	44°50’	64°55’	-113,2
2	резидент	18.08.1976	Казахстан, Кызылорда	170	44°50’	64°55’	-120,1
2	резидент	18.08.1976	Казахстан, Кызылорда	170	44°50’	64°55’	-118,7
2	резидент	18.08.1976	Казахстан, Кызылорда	170	44°50’	64°55’	-120,7
2	резидент	18.08.1976	Казахстан, Кызылорда	170	44°50’	64°55’	-107,5
2	резидент	18.08.1976	Казахстан, Кызылорда	170	44°50’	64°55’	-114,1
2	резидент	18.08.1976	Казахстан, Кызылорда	170	44°50’	64°55’	-117,5
6	резидент	01.07.1987	Таджикистан, Кайрак-Кум	330	40°16’	69°47’	-128,1
6	резидент	01.07.1987	Таджикистан, Кайрак-Кум	330	40°16’	69°47’	-132,5
6	резидент	01.07.1987	Таджикистан, Кайрак-Кум	330	40°16’	69°47’	-137,4
6	резидент	01.07.1987	Таджикистан, Кайрак-Кум	330	40°16’	69°47’	-133,0
6	резидент	01.07.1987	Таджикистан, Кайрак-Кум	330	40°16’	69°47’	-114,5
9	резидент	10.07.1984	Таджикистан, Пархар	470	37°30’	69°23’	-152,0
9	резидент	10.07.1984	Таджикистан, Пархар	470	37°30’	69°23’	-155,5
9	резидент	10.07.1984	Таджикистан, Пархар	470	37°30’	69°23’	-149,5
9	резидент	10.07.1984	Таджикистан, Пархар	470	37°30’	69°23’	-146,4
9	резидент	10.07.1984	Таджикистан, Пархар	470	37°30’	69°23’	-147,8

Лок.	Статус	Дата сбора	Место сбора	Высота, м н.у.м.	Широта, с.ш.	Долгота, в.д.	δ^2H, ‰
9	резидент	10.07.1984	Таджикистан, Пархар	470	37°30’	69°23’	-146,4
9	резидент	10.07.1984	Таджикистан, Пархар	470	37°30’	69°23’	-139,7
9	резидент	10.07.1984	Таджикистан, Пархар	470	37°30’	69°23’	-156,2
9	резидент	10.07.1984	Таджикистан, Пархар	470	37°30’	69°23’	-150,7
9	резидент	10.07.1984	Таджикистан, Пархар	470	37°30’	69°23’	-144,8
9	резидент	10.07.1984	Таджикистан, Пархар	470	37°30’	69°23’	-140,4
9	резидент	10.07.1984	Таджикистан, Пархар	470	37°30’	69°23’	-108,8
3	транзит	26.09.2008	Казахстан, Чокпак	1183	42°31’	70°36’	-106,6
3	транзит	26.09.2008	Казахстан, Чокпак	1183	42°31’	70°36’	-109,7
3	транзит	26.09.2008	Казахстан, Чокпак	1183	42°31’	70°36’	-114,6
3	транзит	26.09.2008	Казахстан, Чокпак	1183	42°31’	70°36’	-129,4
3	транзит	26.09.2008	Казахстан, Чокпак	1183	42°31’	70°36’	-115,9
3	транзит	26.09.2008	Казахстан, Чокпак	1183	42°31’	70°36’	-99,8
3	транзит	26.09.2008	Казахстан, Чокпак	1183	42°31’	70°36’	-110,4
3	транзит	26.09.2008	Казахстан, Чокпак	1183	42°31’	70°36’	-135,3
3	транзит	26.09.2008	Казахстан, Чокпак	1183	42°31’	70°36’	-117,1
3	транзит	26.09.2008	Казахстан, Чокпак	1183	42°31’	70°36’	-112,6
3	транзит	26.09.2008	Казахстан, Чокпак	1183	42°31’	70°36’	-113,3
3	транзит	26.09.2008	Казахстан, Чокпак	1183	42°31’	70°36’	-131,1
3	транзит	26.09.2008	Казахстан, Чокпак	1183	42°31’	70°36’	-111,2
3	транзит	26.09.2008	Казахстан, Чокпак	1183	42°31’	70°36’	-113,9
3	транзит	26.09.2008	Казахстан, Чокпак	1183	42°31’	70°36’	-116,4
3	транзит	26.09.2008	Казахстан, Чокпак	1183	42°31’	70°36’	-108,1
3	транзит	26.09.2008	Казахстан, Чокпак	1183	42°31’	70°36’	-133,9
3	транзит	26.09.2008	Казахстан, Чокпак	1183	42°31’	70°36’	-125,7
3	транзит	11.10.2009	Казахстан, Чокпак	1183	42°31’	70°36’	-122,1
3	транзит	11.10.2009	Казахстан, Чокпак	1183	42°31’	70°36’	-126,8

Лок.	Статус	Дата сбора	Место сбора	Высота, м н.у.м.	Широта, с.ш.	Долгота, в.д.	δ^2H, ‰
3	транзит	11.10.2009	Казахстан, Чокпак	1183	42°31’	70°36’	-137,6
3	транзит	11.10.2009	Казахстан, Чокпак	1183	42°31’	70°36’	-151,9
3	транзит	11.10.2009	Казахстан, Чокпак	1183	42°31’	70°36’	-125,1
3	транзит	11.10.2009	Казахстан, Чокпак	1183	42°31’	70°36’	-169,4
3	транзит	11.10.2009	Казахстан, Чокпак	1183	42°31’	70°36’	-124,9
3	транзит	11.10.2009	Казахстан, Чокпак	1183	42°31’	70°36’	-119,0
3	транзит	11.10.2009	Казахстан, Чокпак	1183	42°31’	70°36’	-105,2
3	транзит	11.10.2009	Казахстан, Чокпак	1183	42°31’	70°36’	-132,9
3	транзит	11.10.2009	Казахстан, Чокпак	1183	42°31’	70°36’	-139,9
3	транзит	11.10.2009	Казахстан, Чокпак	1183	42°31’	70°36’	-128,2
3	транзит	11.10.2009	Казахстан, Чокпак	1183	42°31’	70°36’	-131,6
3	транзит	11.10.2009	Казахстан, Чокпак	1183	42°31’	70°36’	-132,1
3	транзит	11.10.2009	Казахстан, Чокпак	1183	42°31’	70°36’	-125,8
3	транзит	11.10.2009	Казахстан, Чокпак	1183	42°31’	70°36’	-120,3

Таблица 8. Образцы резидентных видов стрекоз рода *Sympetrum* с Южного Урала, юга Западной Сибири и Казахстана и изотопные значения (δ^2H).

Лок.	Место сбора стрекоз	Широта, с.ш.	Долгота, в.д.	Средняя δ^2H, ‰	Виды и число экз.	диапазон δ^2H, ‰
1	Южный Урал, Карабалыкты	53°37’	58°42’	-118	4 экз. *S. vulgatum*	от -141,9 до -100,2
2	Южный Урал, Юргамыш	55°22’	64°28’	-111	3 экз. *S. sanguineum*	от -120,8 до -104,0
3	Казахстан, Новоишимское	53°13’	66°49’	-113	3 экз *S. flaveolum*	от -114,9 до -104,2
4	Западная Сибирь, озеро Чаны	54°32’	77°43’	-127	4 экз. *S. flaveolum*	от -138,9 до -122,6
5	Казахстан, Баянаул	50°49’	75°45’	-136	3 экз. *S. vulgatum*	от -151,2 до -119,3
6	Казахстан, Усть-Каменогорск	49°58’	82°36’	-110	15 экз. *S. danae*, 15 экз. *S. flaveolum*	от -110,2 до -109,1
7	Казахстан, озеро Жарколь	48°40’	61°59’	-107	4 экз. *S. tibiale*	от -117,1 до -100,3
8	Казахстан, Кызылорда	44°50’	64°55’	-119	6 экз. *S. meridionale* 8 экз. *S. striolatum*	от -131,9 до -107,5
9	Казахстан, Борой	44°10’	75°50’	-102	7 экз. *S. striolatum*	от -113,6 до -93,5

Таблица 9. Образцы иммигрантов *Anax parthenope* на юге Европейской части России и изотопные показатели (δ²H).

Лок.	Дата сбора	Место сбора	Высота, м н.у.м.	Широта, с.ш.	Долгота, в.д.	δ²H, ‰
1	13.04.2021	Горячий Ключ	60	44°38’	39°07’	-63,5
1	23.04.2021	Горячий Ключ	60	44°38’	39°07’	-81,6
1	23.04.2021	Горячий Ключ	60	44°38’	39°07’	-62,3
1	23.04.2021	Горячий Ключ	60	44°38’	39°07’	-61,6
1	23.04.2021	Горячий Ключ	60	44°38’	39°07’	-43,6
1	23.04.2021	Горячий Ключ	60	44°38’	39°07’	-75,5
2	08.07.2019	Теберда	1450	43°20’	41°40’	-47,4
3	01.05.2021	Астрахань	0	46°26’	48°04’	-71,8
3	01.05.2021	Астрахань	0	46°26’	48°04’	-71,4
3	01.05.2021	Астрахань	0	46°26’	48°04’	-53,6
3	01.05.2021	Астрахань	0	46°26’	48°04’	-48,9
3	01.05.2021	Астрахань	0	46°26’	48°04’	-51,6

Таблица 10. Образцы резидентов *Anax parthenope* в Средней Азии (Юго-Западный Таджикистан) и изотопные показатели (δ²H).

Дата сбора	Место сбора	Высота, м н.у.м.	Широта, с.ш.	Долгота, в.д.	δ²H, ‰
15.04.1979	Заповедник Тигровая Балка	340	37°16’	68°27’	-101,99
20.04.1978	Заповедник Тигровая Балка	340	37°16’	68°27’	-106,21
26.04.1979	Заповедник Тигровая Балка	340	37°16’	68°27’	-110,44
26.04.1979	Заповедник Тигровая Балка	340	37°16’	68°27’	-110,07
06.05.1979	Заповедник Тигровая Балка	340	37°16’	68°27’	-89,35
21.05.1978	Заповедник Тигровая Балка	340	37°16’	68°27’	-97,7
21.05.1978	Заповедник Тигровая Балка	340	37°16’	68°27’	-92,52
28.051978	Заповедник Тигровая Балка	340	37°16’	68°27’	-112,12
26.05.1978	Заповедник Тигровая Балка	340	37°16’	68°27’	-81,21
06.06.1978	Заповедник Тигровая Балка	340	37°16’	68°27’	-101,23
27.04.2019	Заповедник Тигровая Балка	340	37°16’	68°27’	-97,5
27.04.2019	Заповедник Тигровая Балка	340	37°16’	68°27’	-122,46
27.04.2019	Заповедник Тигровая Балка	340	37°16’	68°27’	-125,81
27.04.2019	Заповедник Тигровая Балка	340	37°16’	68°27’	-115,04

Таблица 11. Образцы иммигрантов *Anax ephippiger* на юге России и изотопные показатели (δ²H).

Дата сбора	Место сбора	Высота, м н.у.м.	Широта, с.ш.	Долгота, в.д.	δ²H,‰
03.04.2015	Краснодарский Край, Большой Утриш	64	44°45’	37°23’	-53,54
03.04.2015	Краснодарский Край, Большой Утриш	64	44°45’	37°23’	-47,69
03.04.2015	Краснодарский Край, Большой Утриш	64	44°45’	37°23’	-61,18
03.04.2015	Краснодарский Край, Большой Утриш	64	44°45’	37°23’	-65,26
03.04.2015	Краснодарский Край, Большой Утриш	64	44°45’	37°23’	-73,84
23.04.2021	Краснодарский Край, Горячий Ключ	18	44°38’	39°07’	-43,2