

Миграции стрекоз (Odonata) в Средней Азии: обзор. Часть 1. Широтные миграции

Migrations of dragonflies (Odonata) in Central Asia: a review. Part 1. Latitudinal migrations

С. Н. Борисов
S. N. Borisov

Институт систематики и экологии животных СО РАН, ул. Фрунзе 11, Новосибирск 630091 Россия. E-mail: borisov-s-n@yandex.ru.

Institute of Systematics and Ecology of Animals, Russian Academy of Sciences, Siberian Branch, Frunze Street 11, Novosibirsk 630091 Russia.

Ключевые слова: Odonata, миграции, *Anax ephippiger*, *A. parthenope*, *Sympetrum fonscolombii*, *Pantala flavescens*, Средняя Азия.

Key words: Odonata, migrations, *Anax ephippiger*, *A. parthenope*, *Sympetrum fonscolombii*, *Pantala flavescens*, Central Asia.

Резюме. В первой части сообщения приводится обзор исследований широтных миграций четырёх видов стрекоз в Средней Азии. У *S. fonscolombii*, *P. flavescens* и *A. ephippiger* миграционные стратегии схожие: весной стрекозы прилетают для репродукции на территорию Средней Азии из более южных участков ареала, осенью их потомки мигрируют на юг. Стратегия *A. p. parthenope* остается неясной. Предполагается существование в популяциях этого вида двух различных по жизненному циклу сезонных когорт — мигрирующей и резидентной. В весенний период каких-либо скоплений мигрирующих стрекоз не отмечено. Массовые осенние миграции в южном направлении установлены на перевале Чокпак в Западном Тянь-Шане (42°31' с.ш., 70°36' в.д.). Предполагается, что основные перелёты происходят здесь с попутным ветром на больших высотах. Интенсивность миграций возрастает с приходом холодных воздушных фронтов.

Abstract. In the first part of the message the review of researches latitudinal migrations of dragonflies in Central Asia is resulted. They are established at 4 species. At *S. fonscolombii*, *P. flavescens* and *A. ephippiger* migratory strategy similar. In the spring of a dragonfly arrive for a reproduction on territory of Central Asia from more southern sites of an area. In the autumn their descendants migrate on the south. Strategy *A. p. parthenope* remains not clear. Existence in populations of this species of two various on life cycles of seasonal cohorts — migrating and resident is supposed. During the spring period of any congestions of migrating dragonflies it is noted. Mass autumn migrations in a southern direction are established on pass Chokpak in Western Tian-Shan (42°31' N, 70°36' E). It is supposed that the basic flights occur here to a fair wind at the big heights. Intensity of migrations increases with arrival of cold air fronts.

Введение

Многогранная проблема миграций стрекоз привлекает всё большее внимание исследователей. Этому вопросу посвящено множество публикаций, в

том числе обобщающие работы с анализом этого интереснейшего феномена [Dumont, Hannekin, 1973; Miyakawa, 1994; Russel et al., 1998; Samraoui et al., 1998; Corbet, 1999; May, Corbet, 2003; Matthews, 2005, 2007; Holland et al., 2006; May, Matthews, 2008; Samraoui, 2009; Харитонов, Попова, 2010 (Haritonov, Popova, 2010); May, 2013 и др.]. Благодаря применению новых методов в этой области уже достигнуты значительные успехи. Установлено, что мигрирующие стрекозы могут преодолевать океаны [Corbet, 1999; Anderson, 2009; Hobson et al., 2012] и высочайшие горные хребты [Wojtuskiak, 1974; Corbet, 1999; Brockhaus, 2001; Борисов, Харитонов, 2004 (Borisov, Haritonov, 2004); Борисов, 2012a (Borisov, 2012a)]. Использование радаров позволило установить, что эти насекомые способны совершать перелёты ночью и на большой высоте [Feng et al., 2006], а применение изотопного метода позволяет определить «место происхождения» мигрантов [Matthews, 2007; May, Matthews, 2008; Hobson et al., 2012; Hobson, Soto et al., 2012]. Удалось даже прикрепить микропередатчики к стрекозам-мигрантам и проследить их путь, хотя и на небольших расстояниях [Wickelski et al., 2006]. Несмотря на обширные исследования, загадок и вопросов в изучении миграций стрекоз остаётся немало [Corbet, 1999; Holland et al., 2006; May, Matthews, 2008; Борисов, 2010a, 2012b (Borisov, 2010a, 2012b); Parr, 2010a; May, 2013 и др.].

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) [Kennedy, 1961; Southwood, 1962, 1977; Johnson, 1969; Taylor, 1986; Corbet, 1999; Харитонов, Попова, 2010 (Haritonov, Popova, 2010)]. Прежде всего, выделяются нерегулярные (аперiodические, факультативные) и регулярные (облигатные, закономерные) перелёты

ты. В первом случае стрекозы совершают миграции спорадически, изредка, лишь в отдельные годы. При этом они могут образовывать гигантские стаи, на которые просто невозможно не обратить внимание. Во втором случае миграции — это неотъемлемая часть жизненного цикла и стрекозы совершают их ежегодно, но при этом, их перемещения часто остаются незамеченными, так как их совершают отдельные разрозненные особи.

До недавнего времени о каких-либо массовых аperiодических миграциях стрекоз в среднеазиатском регионе ничего известно не было, пока А. Шрётер [Schröter, 2010, 2011] не описал крупномасштабные перелёты *Aeshna affinis* Vander Linden, 1820, которые происходили в июне 2009 г. в Джелалабадской области на юге Кыргызстана. После массового синхронного выплода были отмечены перемещающиеся стаи этих стрекоз в десятки тысяч особей. Это первый и пока единственный факт массовых аperiодических перелётов стрекоз в Средней Азии. Следует отметить, что это вообще единственный известный случай массовой миграции этого вида на всём протяжении его обширного западно-палеарктического ареала.

Необходимо упомянуть и о грандиозном перелёте *Libellula quadrimaculata* Linnaeus, 1758 в Северном Казахстане (уже за пределами Средней Азии) [Попова, Харитонов, 2010 (Popova, Haritonov, 2010); Харитонов, Попова, 2010 (Haritonov, Popova, 2010); Haritonov, Popova, 2011]. Перелёт наблюдался 1 июля 1981 г. в степи на правом берегу реки Ишим. Гигантская стая стрекоз шириной не менее 1 км и высотой не менее 20 м по приблизительным оценкам состояла из 100 млн. особей [Попова, Харитонов, 2010 (Popova, Haritonov, 2010)]. У *L. quadrimaculata* массовые миграции описаны в европейской части ареала [Dumont, Hinnekint, 1973; Corbet, 1999; Харитонов, Попова, 2010 (Haritonov, Popova, 2010) и др.] и на юге Западной Сибири [Бельшев, 1973 (Belyshev, 1973); Попова, Харитонов, 2010 (Popova, Haritonov, 2010); Харитонов, Попова, 2010 (Haritonov, Popova, 2010)], но в Средней Азии пока не известны.

Оба описанных перелёта стрекоз относятся к типу нерегулярных, или спорадических массовых миграций [Харитонов, Попова, 2010 (Haritonov, Popova, 2010)]. Ф. Корбет [Corbet, 1999: р. 384] называет их факультативными миграциями (тип 4.2). Имеются самые разные предположения, объясняющие это явление [Бельшев, 1973 (Belyshev, 1973); Dumont, Hinnekint, 1973; Corbet, 1999 и др.]. Например, А.Ю. Харитонов и О.Н. Попова считают основной причиной таких миграций резкий рост численности популяций стрекоз: «Это выселение из мест обитания большого количества особей вида, сброс избытка популяции при сильном перенаселении без цели переселения в новые места. В итоге такой миграции абсолютное большинство мигрантов погибает» [Харитонов, Попова, 2010: с. 7 (Haritonov, 2010: р. 7)].

Что касается облигатных закономерных миграций, то в настоящее время в Средней Азии извест-

ны два их типа — две своеобразные стратегии, направленные на выбор благоприятных условий среды в пространстве и во времени. Первый тип — это сезонные высотные миграции унивольтинных видов, когда особи из равнинных популяций после выплода на лето улетают в горы, а осенью возвращаются на равнины для размножения. Ранее мы называли такие миграции сезонными вертикальными [Борисов, 2002, 2004, 2005, 2006а, б, 2009 (Borisov, 2002, 2004, 2005, 2006a, b, 2009)]. Ф. Корбет [Corbet, 1999] называет это явление «сезонные перелёты в рефугиумы» (Seasonal Refuge Flights) и относит их в своей классификации пространственных перемещений стрекоз к типу 3 [Corbet, 1999: р. 384]. А.Ю. Харитонов и О.Н. Попова [Haritonov, Popova, 2010] для обозначения этого типа миграций предлагают название «сезонные межстациональные миграции», что подчеркивает сезонное перемещение стрекоз между разными стациями.

Второй тип — широтные миграции разных поколений у бивольтинных и мультивольтинных видов стрекоз (весной — на север, осенью — на юг); по классификации Ф. Корбета это облигатные миграции (тип 4.1), делящиеся на два подтипа: миграции, связанные «с избеганием засухи» (тип 4.1.1) и «с избеганием холода» (тип 4.1.2) [Corbet, 1999: р. 384]. Миграции, которые мы обозначаем как «широтные», соответствуют типу 4.1.2 («избегание холода») по схеме Ф. Корбета. Ранее мы обозначали этот тип миграций как «трансширотные» [Борисов, 2011б, 2012а, б, с, 2014 (Borisov, 2011b, 2012 a, b, c, 2014)], чему следовали и некоторые другие авторы [Харитонов, Попова, 2010 (Haritonov, Popova, 2010)]. В настоящей работе по рекомендации О.Э. Костерина [Kosterin, pers. comm.] мы используем название «широтные миграции», так как оно (как и название «трансширотные») однозначно понимается как миграции со сменой географической широты. При этом появляется грамматически унифицированная пара терминов — «широтные» и «высотные» миграции.

В целом, лишь эти два типа перемещений (широтные и сезонные высотные) между географически разобъединёнными территориями в полной мере соответствуют термину «миграция» [Харитонов, Попова, 2010 (Haritonov, Popova, 2010)].

Сезонные высотные миграции стрекоз в Средней Азии были установлены автором у семи видов. В их число входят 3 вида рода *Sympetrum* Newman, 1833 — *S. arenicolor* Jödicke 1994, *S. striolatum pallidum* (Selys 1887), *S. meridionale* (Selys 1841), *Aeshna mixta* Latreille 1805 и 3 вида рода *Sympetma* Burmeister, 1839 — *S. paedisca* (Brauer, 1877), *S. fusca* (Vander Linden, 1820) и *S. gobica* Foerster, 1900 [Борисов, 2002, 2004, 2005, 2006а, б, 2009 (Borisov, 2002, 2004, 2005, 2006a, b, 2009)]. В дальнейшем об особенностях эстивации этих видов в Кыргызстане приводит данные А. Шрётер [Schröter, 2010, 2011].

О широтных миграциях стрекоз впервые для среднеазиатского региона (перевал Чокпак, Западный Тянь-Шань) сообщает В.Н. Крылова [Krylova, 1969a, b]. Крат-

кие сведения о миграциях стрекоз в разных местах Тянь-Шаня приводит П.И. Мариковский [Marikovskiy, 2001]. В дальнейшем специальные исследования миграций стрекоз этого типа в регионе были проведены автором [Борисов, 1985, 2002, 2008, 2009, 2010а, 2011а, б, 2012а, б, в, 2014 (Borisov, 1985, 2002, 2008, 2009, 2010а, 2011а, б, 2012а, б, в, 2014); Борисов, Харитонов, 2004 (Borisov, Haritonov, 2004)].

Цель настоящего обзора — обобщить имеющиеся сведения о закономерных миграциях стрекоз в Средней Азии. Первая часть обзора посвящена проблеме широтных миграций этих насекомых, вторая — сезонным высотным миграциям.

Среднеазиатские стрекозы-мигранты: распространение и особенности миграционных стратегий

Широтные миграции в Средней Азии установлены у четырёх видов стрекоз: *Sympetrum fonscolombii* (Selys, 1840) (рис. 1), *Pantala flavescens* (Fabricius, 1798) (рис. 2), *Anax ephippiger* (Burmeister, 1839) и *A. p. parthenope* (Selys, 1839) (рис. 3) [Борисов, 2011а, б, 2012а, б, в (Borisov, 2011а, б, 2012а, б, в)]. Все четыре вида обладают обширными ареалами, охватывающими разные природно-климатические зоны. Для первых трёх видов характерна следующая стратегия: весной половозрелые стрекозы прилетают из южных участков ареала на территорию Средней Азии, где развиваются их летние поколения, осенью потомки иммигрантов совершают обратные миграции на юг. Стратегия ещё одного вида — *A. p. parthenope* — остаётся неясной. В настоящее время можно лишь констатировать облигатный характер осенних миграций этих стрекоз в южном направлении.

SYMPETRUM FONSCOLOMBII

Ареал этого вида нетипичен для других представителей рода *Sympetrum* Newman. Он охватывает южную, восточную, северную и северо-восточную Африку, исключая центральную и западную части этого континента [Dumont, 1988а, б] и южную половину Евразии. Наиболее северные местонахождения в Европе известны в Шотландии [Бартенев, 1915 (Bartenev, 1915); Askew, 1988], на острове Гельголанд в Северном море [Lempert, 1998], у южного побережья Балтийского моря [Lempert, 1997; Bertram, Naacks, 1999; Sharoval, Buczyński, 2012], в среднем течении р. Волги (примерно, 53° с.ш.) [Бартенев, 1915 (Bartenev, 1915)]. В азиатской части ареала наиболее северные находки зафиксированы на Южном Урале (оз. Увильды, 55°34' с.ш., 60°34' в.д.) [Харитонов, Ерёмина, 2010 (Haritonov, Eremina, 2010)] и в Восточном Казахстане (г. Усть-Каменогорск, 49°57' с.ш., 82°43' в.д.) [Chaplina et al., 2007]. Далее на восток *S. fonscolombii* известен из провинции Шанси в Северо-Восточном Китае [Asahina, 1949]. Известны единичные залёты этих стрекоз на юге [Kohama, 1979] и севере Японии [Naraoka, 2005].



1



2



3

Рис. 1–3. Стрекозы в орнитологической ловушке. 1. *Sympetrum fonscolombii*. 2. *Pantala flavescens* (фото А.Э. Гаврилова). 3. *Anax parthenope* в окружении *Sympetrum fonscolombii*.

Figs 1–3. Dragonflies in the ornithological traps. 1. *Sympetrum fonscolombii*. 2. *Pantala flavescens* (foto by A.E. Gavrilov). 3. *Anax parthenope* with *Sympetrum fonscolombii*.

Наиболее высокогорные местонахождения залётных особей *S. fonscolombii* установлены на Восточном Памире на абсолютных высотах 3700 и 4100 м. [Борисов, Харитонов, 2004 (Borisov, Haritonov, 2004)]. В Гималаях (Непал) эти стрекозы найдены на высоте 3500 м [Vick, 1989], в Гиндукуше — 2700–2800 м [Schmidt, 1961], в Кашмире — 2200 м [Asahina, 1988]. Наиболее высокогорные находки личинок зарегистрированы на плато Руйдашт в Центральном Таджикистане.

кистане на высоте 2600 м [Попова, 1951 (Порова, 1951)].

В Европе наиболее северное местонахождение, где известно развитие преимагинальных фаз, находится на острове Гельголанд в Северном море (54°11' с.ш., 07°53' в.д.) [Lempert, 1998].

Наиболее северные места зимовок личинок *S. fonscolombii* лежат на юге Испании (37° с.ш.) [Pix, 1994 in Corbet, 1999] и на юге Турции (36°17' с.ш.) [Dijkstra, Kalkmann, 2001].

В Средней Азии *S. fonscolombii* является одним из массовых видов стрекоз и населяет всю её территорию. Самое северное местонахождение, где по коллекционным материалам известны ювенильные особи (то есть развитие преимагинальных фаз), лежит за пределами среднеазиатского региона — на северо-востоке Казахстана (г. Усть-Каменогорск) [Борисов, 2011б (Borisov, 2011b)].

На исследуемой территории у стрекоз этого вида выражены предпочтения в выборе для развития личинок различных эфемерных водоёмов, находящихся на ранних стадиях формирования гидробиоценозов, что, по-видимому, в значительной степени позволяет избегать сопротивления аборигенной биоты. Наиболее высокой численности достигает на водоёмах антропогенного происхождения — рисовых чеках. В Европе населяет аналогичные водоёмы [Hunger, Schiel, 1999; Lempert, 1997; Rehfeldt, 1999; Schnapauff et al., 2000 и др.], а также развивается в лагунах с солёной водой, где другие виды стрекоз не встречаются [Jödicke, 1996].

Для *S. fonscolombii* в Средней Азии характерной особенностью является массовое появление в весенний период уже половозрелых стрекоз — иммигрантов с юга. Их приток продолжается непрерывно, вплоть до появления стрекоз летней генерации в июне и, по-видимому, даже позже. После этого одновременно летают ювенильные и половозрелые особи, происходит яйцекладка и выплод.

Развитие преимагинальных фаз летней генерации у *S. fonscolombii* происходит быстро и, по нашим данным, занимает около двух месяцев. По литературным сведениям этот этап онтогенеза может занимать 54 дня [Hunger, Schiel, 1999], 62 дня [Brockhaus, 2004], 66 дней [Schnapauff et al., 2000] или 62–75 дней [Lempert, 1997]. При таких темпах в условиях юга Средней Азии возможно развитие как минимум двух поколений. Бивольтинное развитие *S. fonscolombii* известно на юге Франции [Katzur in Rehfeldt, 1999], а также предполагается в Германии [Brockhaus, 2004.], а в Испании [Ferrerias-Romero, 1991; Jödicke, 1996] и на рисовых полях в Греции [Ullmann, 1995 in Busse, Jödicke, 1996] успевают развиться даже три поколения.

В случае зимовки личинок, выплод *S. fonscolombii* происходит весной — то есть стрекозы переходят к «длительному типу» личиночного развития. Известно, что в лабораторных условиях личинки, выплывшие из отложенных поздней осенью яиц, зимуют, и развитие преимагинальных фаз в этом случае занимает 217 дней [Gardner, 1951]. Весенний выплод

стрекоз этого вида наблюдался на юге Турции, где 5 и 9 апреля были отмечены экзувии и только что выплывшие имаго [Dijkstra, Kalkmann, 2001].

Данных о зимовке личинок *S. fonscolombii* на территории Средней Азии нет. Наиболее ранние находки ювенильных особей 16 мая на юго-западе Таджикистана и 18 мая на севере Туркменистана можно интерпретировать и как выплод из перезимовавших гемипопуляций личинок, и как первое появление потомства ранневесенних мигрантов [Борисов, 2012б (Borisov, 2012b)].

Общий период находок имаго *S. fonscolombii* в Средней Азии составляет, примерно 8 месяцев — с конца марта по октябрь, выплод отмечен с 16 мая по 12 октября. При благоприятных погодных условиях имаго на исследуемой территории, по-видимому, могут пребывать и в более позднее время. Об этом свидетельствуют массовые миграции этих стрекоз в Южном Казахстане в самом конце октября [Борисов, 2012а, б (Borisov, 2012 a, b)].

PANTALA FLAVESCENS

Этот вид имеет самый обширный среди стрекоз, циркумтропическо-суббореальный ареал. Миграции отмечены по всему ареалу как над сушей, так и над океанами, где стрекозы населяют многие острова [Corbet, 1999; Anderson, 2009].

Северная граница ареала *P. flavescens*, как и у других видов-мигрантов, отражает широтные пределы, до которых отмечены залёты стрекоз из более южных участков ареала. В Старом Свете вид населяет большую часть Африки, за исключением северо-запада, где он лишь единично отмечен в Марокко [Jödicke, 1995]. В Европе находки *P. flavescens* редки. В Западной Европе наиболее северное местонахождение лежит в Хорватии на о. Крк в Адриатическом море (44°58' с. ш.) [Finkenzeller, 2010]. Несколькo южнее вид найден на западе Балканского полуострова [Ober, 2008]. Для Восточной Европы несколько местонахождений на широте примерно 43° приводит В.Э. Скворцов [Skvotsov, 2010] — два на черноморском побережье Кавказа, одно в Кабардино-Балкарии. Этот же автор со знаком вопроса указывает *P. flavescens* для окрестностей Москвы. Наконец, этот вид недавно был отмечен на Балтийском побережье. 29 мая 2013 г. один самец попал в орнитологическую ловушку на Куршской Косе (55°05' с.ш., 20°44' в.д.) [Buczyński et al., 2014]. В настоящее время это наиболее северное, из известных, местонахождение *P. flavescens* в Евразии.

В азиатской части ареала вид известен с острова Родос у малоазиатского побережья [Laister, 2005], из Южной Турции [Dumont, 1977; Arlt, 1999; Kalkman et al., 2003; Hacet, Aktaç, 2004 и др.], из Ленкорани на южном побережье Каспийского моря [Акрамовский, 1964 (Akramovskiy, 1964)]. В Средней Азии наиболее северные местонахождения лежат на плато Устюрт (42°36' с. ш.) [Kosterin, Gorbunov, 2010], в низовьях реки Сырдарья (44° 50' с. ш.) [Chaplina et al.,

2007] и в Прибалхашье (44°37' с.ш.) [Борисов, 2012а (Borisov, 2012a)]. Восточнее вид известен в Забайкалье на 52°11' с.ш. [Kosterin, Korsun, 2006]. Немного севернее *P. flavescens* отмечен на Камчатке (53°18' с.ш.) [Dumont et al., 2005].

В Средней Азии большинство находок *P. flavescens* приурочено к предгорным и горным районам Памиро-Алая. Здесь же во многих местах отмечена высокая численность этих стрекоз. Возможно, это связано с тем, что в одонатологическом отношении этот регион изучен более полно. Севернее Тянь-Шаня известны лишь единичные находки [Борисов, 2012а (Borisov, 2012a)].

Имаго отмечены в высокогорьях Восточного Памира на абсолютных высотах до 5000 м, в Тянь-Шане — 3100 м, а развитие личинок в Памиро-Алае лишь на высоте 1300 м [Борисов, 2002, 2012а (Borisov, 2002, 2012a); Борисов, Харитонов, 2004 (Borisov, Haritonov, 2004)].

На равнинах и в предгорьях большую роль как местообитания для *P. flavescens* играют искусственные водоемы, в частности отмечена его приуроченность к рисовым чекам в Таджикистане, Узбекистане и в Юго-Восточном Казахстане. Стрекозы этого вида также заселяют различные временные водоемы, пересыхающие к осени. Подобные предпочтения в выборе местообитаний отмечены и в других частях ареала вида [Corbet, 1999].

В Средней Азии, также как и у *A. ephippiger* [Борисов, 2011а (Borisov, 2011a)] и *S. fonscolombii* [Борисов, 2011б (Borisov, 2011b)], первое поколение *P. flavescens* представлено иммигрантами с юга. На юго-западе Таджикистана первые прилетевшие весной имаго отмечаются в конце апреля (наиболее ранняя дата — 26.04.1981). Интересно отметить, что численность весенних мигрантов из года в год невысокая — как правило, наблюдаются только отдельные особи. Поэтому очень контрастно выглядит массовое появление имаго второй летней генерации. Развитие преимагинальных фаз *P. flavescens* в рисовых чеках, по нашим данным, происходит примерно за 2 месяца. По литературным сведениям, длительность этого этапа онтогенеза составляет 38–65 дней [Suhling et al., 2004]. В предгорьях Таджикистана (600–800 м н.у.м.) начало массового выплода на рисовых чеках приходится на начало июля, в низкогорье (1100–1300 м н.у.м.) на временных водоемах — в конце июля – начале августа. В Юго-Западном Копетдаге экзувии *P. flavescens* найдены 6 июня [Борисов, 2012а (Borisov, 2012a)].

Репродуктивных действий для особей второго поколения *P. flavescens* не отмечено. По-видимому, в Средней Азии этот вид в основном развивается по бивольтинному типу. Известны лишь две позднеосенние находки имаго — 16.10.2009 на плато Устюрт [Kosterin, Gorbunov, 2010] и 04.10.2010 на перевале Чокпак, которые по срокам соответствуют особям третьего поколения. Общий период находок имаго в Средней Азии — 4 апреля – 16 октября [Борисов, 2012а, б (Borisov, 2012a, b)].

Начиная примерно с середины июля, в предгорьях Памиро-Алая и Тянь-Шаня наблюдаются скопления имаго второго поколения, для которых характерно «роевое» питание в дневные часы. Гигантские стаи этих стрекоз отмечены в Гиссарской долине (720–900 м н.у.м.) в июле 1987 и 1988 гг. и в горле Ферганской долины (окрестности г. Бекабада, 300 м н.у.м.) в середине августа 1980 г. При таких скоплениях «роящихся» стрекоз одновременно в поле зрения находятся сотни особей. Отдельные парящие (немигрирующие) особи в это же время отмечены во многих районах Восточного Памира — до 5000 м н.у.м. Здесь же в начале августа отмечены перелёты этих стрекоз в южном направлении [Борисов, Харитонов, 2004 (Borisov, Haritonov, 2004); Борисов, 2012а (Borisov, 2012a)].

ANAX EPHIPPIGER

Этот вид населяет аридные и семиаридные области Африки, Аравийского полуострова и Индостана [Dumont, Desmet, 1990]. Отсюда эти стрекозы совершают миграции в умеренные широты Европы [Dumont, Desmet, 1990; Mediani et al., 2012] и Азии [Борисов, 2011 (Borisov, 2011)], на восток вплоть до Японии [Ugai, 1996], где при благоприятных условиях развивается их летнее поколение. Известны залёты *A. ephippiger* далеко на север — в Исландию, где никакие другие виды стрекоз не обитают [Norling, 1967; Mikkola, 1968; Olafsson, 1975 in Corbet, 1999], а неоднократные находки этих стрекоз в Америке [Meurgey, 2006; Sybley, 2007; Paulson et al., 2014] свидетельствуют о том, что они способны перелетать Атлантический океан. Наряду с *P. flavescens*, *A. ephippiger*, по-видимому, совершает трансокеанические перелёты между Индостаном и Африкой [Anderson, 2009].

В Средней Азии, по сравнению с другими видами-мигрантами, *A. ephippiger* довольно редок [Борисов, 2011а (Borisov, 2011a)]. Самые северные точки ареала лежат в Казахстане на плато Устюрт, примерно у 43° с.ш. [Kosterin, Gorbunov, 2010] и в Усть-Каменогорске — 50° с.ш. [Chaplina et al., 2007]. Последнее местонахождение лежит уже за пределами среднеазиатского региона.

Наиболее многочисленны находки стрекоз этого вида в Центральном и Юго-Западном Таджикистане, что, по-видимому, связано с большей изученностью одонатофауны этих регионов [Борисов, 2011а (Borisov, 2011a)]. Для территории Кыргызстана А. Шрётер [Schröter, 2010] указывает, что в киргизской части Ферганской долины (Джелалабадская область) летом 2009 г. стрекозы этого вида были довольно обычными.

В Средней Азии общая схема жизненного цикла *A. ephippiger*, как и двух предыдущих видов, представляется в следующем виде. Весной уже половозрелые стрекозы прилетают из более южных участков ареала и приступают к размножению; потомство этих иммигрантов появляется летом. Репродуктив-

ных действий у стрекоз этого поколения не отмечено. В конце лета – осенью они мигрируют в южном направлении [Борисов, 2011а, 2012б (Borisov, 2011a, 2012b)].

На самом юге исследуемого региона в Вахшской долине прилетевшие особи отмечены с 31 марта по 9 мая, севернее, в горле Ферганской долины, старая самка с сильно оббитыми крыльями поймана 30 мая [Борисов, 2011а (Borisov, 2011a)], ещё севернее, на плато Устюрт, также очень старые особи отмечены 15 мая [Kosterin, Gorbunov, 2010] и 15–17 июня. В Усть-Каменогорске самец и самка с сильно обтрепанными крыльями были собраны 19 мая [Борисов, 2011а (Borisov, 2011a)]. Таким образом, весенний прилёт стрекоз и период яйцекладки (по имеющимся данным) охватывает как минимум 2,5 месяца — с апреля до середины июня.

Наиболее северные местонахождения, где отмечено развитие *A. ephippiger*, находятся в горных районах Центрального Таджикистана, около 39° с.ш. Учитывая, что осенью эти стрекозы летят на юг в Западном Тянь-Шане, можно с большой долей вероятности предположить, что их развитие произошло севернее. Температурные условия даже в Северном Казахстане для этого вполне приемлемы [Борисов, 2011а (Borisov, 2011a)].

Период выплода *A. ephippiger* в Средней Азии продолжительный. Наиболее ранняя находка только что выплывшей особи на самом юге Вахшской долины приходится на 20 мая, здесь же найдены экзувии 25 июня и 8 июля. По данным отловов ювенильных стрекоз светоловушками выплод *A. ephippiger* в Вахшской долине отмечен с 29 июля по 20 августа. В горах Центрального Таджикистана экзувии и ювенильные особи собраны 25–27 июля и 25–26 августа. К недавно окрылившимся также можно отнести «очень свежих» самок, собранных 9–11 сентября в окрестностях Ашхабада на юге Туркмении. Важно отметить, что даже в начале октября на перевале Чокпак в орнитологические ловушки попадали «очень свежие» особи с характерным блеском на крыльях. Таким образом, в Средней Азии период выплода *A. ephippiger* длится с третьей декады мая и, по-видимому, по сентябрь. Общий же период находок имаго — с 31 марта по 13 октября [Борисов, 2011а, 2012б (Borisov, 2011a, 2012b)].

ANAX PARTHENOPE

Ареал этого вида охватывает большую часть Европы, Северную Африку, Переднюю и Среднюю Азию, Северную Индию, юг Сибири, Монголию, Китай и Японию [Борисов, Харитонов, 2008 (Borisov, Haritonov, 2008)]. С конца прошлого века наблюдается расширение ареала в северном направлении. В Западной Европе он отмечен до северной оконечности Великобритании [Parr et al., 2004; Parr, 2010b], в Восточной — до побережья Балтики [Bertram, Haacks, 1999; Busch, Masius, 2011]. Интересно, что эти стрекозы довольно часто попадают в орнитологические

ловушки на Куршской Косе в Калининградской области [Shapoval, Buczyński, 2012]. В азиатской части ареала также прослеживается тенденция к продвижению вида на север. Здесь он известен далеко за пределами основного ареала — на Южном Урале [Yanybaeva et al., 2006; Харитонов, Еремина, 2010 (Haritonov, Eremina, 2010)], на юге Западной [Бельшев, Бельшев, 1976 (Belyshev, Belyshev, 1976); Kosterin, 2007; Дронзикова, 2011 (Dronzikova, 2011)] и Средней Сибири [Kosterin, Zaika, 2010].

В Средней Азии и на юге Сибири распространен номинативный подвид, а восточнее — *A. parthenope julius* Brauer, 1865. Граница между ними проходит между 94° и 104° в.д. [Борисов, 2012в (Borisov, 2012c)].

В Средней Азии *A. p. parthenope* — один из самых широко распространённых и массовых видов стрекоз [Борисов, Харитонов, 2008 (Borisov, Haritonov, 2008)]. Северная граница области сплошного распространения примерно совпадает с северной границей Средней Азии, которая условно проходит от Каспийского моря вдоль северного побережья Аральского моря, по южной окраине Казахского мелкосопочника и хребту Тарбагатай.

Наиболее многочислен *A. p. parthenope* на равнинах и в предгорьях, в горах выше 1100–1300 м н.у.м. встречается значительно реже. Развитие личинок отмечено как на равнинах, так и в горах, на Памиро-Алае — до 2225 м н.у.м. [Борисов, 2002, 2012с (Borisov, 2002, 2012c)].

Миграционная стратегия *A. p. parthenope* остается во многом неясной. В настоящее время можно лишь констатировать облигатный характер осенних миграций этих стрекоз в южном направлении [Борисов, 2009, 2012б, с, 2014 (Borisov, 2009, 2012b, с, 2014)]. Наличие регулярных миграций и в то же время развитие и зимовка личинок, как на всей территории Средней Азии, так и на севере Казахстана [Borisov, Kosterin, 2014], на Южном Урале [Харитонов, Еремина, 2010 (Haritonov, Eremina)] и на юге Западной Сибири [Бельшев, Бельшев, 1976 (Belyshev, Belyshev, 1976); Kosterin, 2007; Kosterin, Zaika, 2010; Дронзикова, 2011 (Dronzikova, 2011)] позволяют предположить существование в популяциях этих стрекоз двух различных по жизненному циклу сезонных когорт: мигрирующей и резидентной [Борисов, 2012б (Borisov, 2012c)]. Эти термины предложил Ф. Корбет [Corbet, 1999] для обозначения аналогичного явления у *Anax junius* (Drury, 1773) в Северной Америке. В настоящее время в изучении разных аспектов миграционной стратегии *A. junius* достигнуты значительные успехи [Trottier, 1971; Corbet, 1984, 1999; Russell et al., 1998; Freeland et al., 2003; May, Corbet, 2003; Matthews, 2005, 2007; Matthews et al., 2007; Holland et al., 2006; Wikelski et al., 2006; May, Matthews, 2008; Hobson et al., 2012; May, 2013 и др.]. Эти стрекозы совершают ежегодные осенние крупномасштабные миграции вдоль атлантического побережья США и южной части Канады. Локальные популяции этого вида представлены двумя сезонными когортами с разными жизненными циклами, одна из которых мигрирует, а

другая остаётся резидентной. При этом развитие у мигрантов очень быстрое — в течение лета, а у резидентов — продолжительное, включая зимовку личинок [May, Matthews, 2008].

Весьма примечательно, что А. Парр с соавторами [Parr et al., 2004], (ссылаясь при этом на устные сообщения А. Ambrus и R. Bernard), также допускают существование в локальных европейских популяциях *A. parthenope* миграционной и резидентной когорт. Недавнее же сообщение об осенних миграциях *A. parthenope*, отмеченных на станции кольцевания птиц Col de Bretolet в Альпах на границе Швейцарии и Франции, подтверждает эту гипотезу [Thoma, Althaus, 2015].

Миграции

Известно, что у стрекоз, как и у других мигрирующих насекомых, существуют определённые пролётные пути. Часто они пролегают вдоль так называемых, направляющих линий в ландшафте (топографических линий), например, рек, береговых очертаний океанов и морей, склонов, ущелий и перевалов в горах. Такие данные приводятся для хорошо изученной в этом отношении Северной Америки [Russell et al., 1998; Corbet, 1999; Wikelski et al., 2006; May, Matthews, 2008; May, 2013 и др.], а также Западной и Северной Африки [Dumont, Desmet, 1990; Mediani et al., 2012] и Восточной Азии [Corbet, 1999; Feng et al., 2006]. Недавно стало известно о перелётах стрекоз из Индии в Африку через Мальдивские острова [Anderson, 2009; Hobson et al., 2012].

В Средней Азии самым известным местом, где происходят массовые осенние перелёты стрекоз, является перевал Чокпак в Западном Тянь-Шане (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 н.у.м. Благодаря орографическим особенностям («эффект бутылочного горлышка») (рис. 4) здесь пролегает мощный миграционный путь птиц [Гаврилов, Гистцов, 1985 (Gavrilov, Gistsov, 1985)]. С 1965 г. по настоящее время на перевале Чокпак функционирует орнитологический стационар Института зоологии Министерства образования и науки Республики Казахстан. На перевале во время миграций устанавливаются стационарные орнитологические ловушки «рыбачинского типа» для массового отлова и кольцевания птиц. Эти ловушки с успехом можно применять и при исследовании миграций стрекоз. Описание конструкции ловушек приведено ранее [Борисов, 2009 (Borisov, 2009)] (рис. 5, 6, 7).

Впервые массовые миграции стрекоз на перевале Чокпак были установлены В.Н. Крыловой [Krylova, 1969a, b]. В осенние сезоны 1965–67 гг. в качестве мигрантов отмечены три вида — *A. parthenope*, *A. ephippiger* и *S. fonscolombii*. Предполагаемой при-

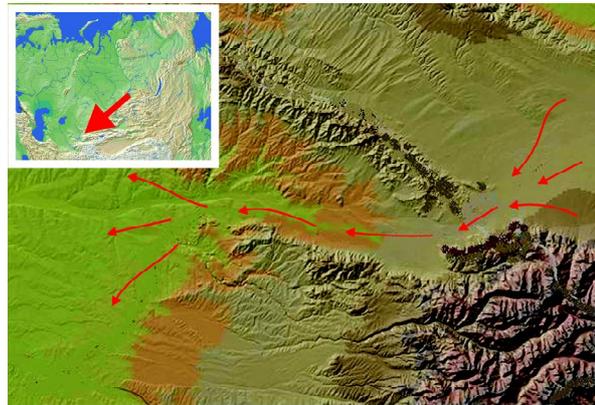


Рис. 4. Межгорная долина между хребтами Каратау и Таласским Алатау в Западном Тянь-Шане — место осенних миграций стрекоз.

Рис. 4. Intermountain valleys between the ridges of Karatau, and the Talas Alatau Western Tien Shan — the place of the autumn dragonflies migrations.

чиной миграций считалось сокращение местообитаний личинок стрекоз в результате засухи [Крылова, 1969a, б (Krylova, 1969 a, b)].

В дальнейшем наблюдения за миграциями стрекоз на перевале Чокпак проводились автором в течение трех осенних сезонов 2008–2010 гг. (рис. 8). Среди стрекоз-мигрантов массовые перелёты были установлены у *A. parthenope* и *S. fonscolombii*, в небольшом количестве отмечен *A. ephippiger* [Борисов, 2008, 2009, 2010a, 2011a, б, 2012б, в, 2014 (Borisov, 2008, 2009, 2010a, 2011a, b, 2012b, c, 2014)] и лишь единственная особь *P. flavescens* [Борисов, 2012a (Borisov, 2012a)].

Большой интерес представляют натуралистические наблюдения за миграциями стрекоз П.И. Мариковского [Marikovskiy, 2001]. Они существенно дополняют географию миграций и подчеркивают особенности перелётов стрекоз в Тянь-Шане. В августе 1967 года этим автором наблюдался массовый



Рис. 5. *Sympetrum fonscolombii* в ловушке.
Fig. 5. *Sympetrum fonscolombii* in the trap.



6



7

Рис. 6–7. Орнитологические ловушки «рыбачинского типа» на перевале Чокпак. 6 — общий вид; 7 — «входные ворота» ловушек.

Рис. 6–7. Ornithological traps «rybachinskii type» on the pass Chokpak. 6 — a general view; 7 — «entrance gate» of traps.

перелёт стрекоз из рода *Anax* Leach, 1815 (по-видимому, *A. parthenope*, к сожалению, видовая принадлежность в работе не указана) через Коклекское ущелье (восточная часть Заилийского Алатау). Стрекозы летели со стороны реки Или на юг. В 1965 году (по-видимому, осенью) П.И. Мариковский [Marikovskiy, 2001] отметил массовую миграцию стрекоз через Киргизский хребет по ущелью Талды. Высота перевала около 3000 м н.у.м. и он находился в снегу на северной стороне. Стрекозы летели из Чуйской долины в Таласскую долину, упорно и настойчиво преодолевая перевал при встречном ветре. Эти данные показывают, что мигрирующие стрекозы способны преодолевать высокогорные перевалы Тянь-Шаня.

Ещё один миграционный путь стрекоз пролегает в высокогорьях Восточного Памира. Здесь в начале августа 1980 г. отмечены массовые миграции в юж-

ном направлении *P. flavescens* [Борисов, 1985, 2012a (Borisov, 1985, 2012a); Борисов, Харитонов, 2004 (Borisov, Haritonov, 2004)].

Совершенно другая картина в Средней Азии складывается с миграциями стрекоз в весенний период. Каких-либо скоплений летящих стрекоз (рои или разреженные стаи) не отмечено. По-видимому, перелёты совершают отдельные разрозненные особи. Как правило, прилетевшие стрекозы регистрируются уже около водоёмов в местах яйцекладки, при этом картина их внезапного массового «появления» может выглядеть весьма впечатляюще. Например, в окрестностях Файзабада (Центральный Таджикистан) 25–29 апреля 1989 г. отмечались лишь единичные особи *S. fonscolombii*, а 30 апреля стрекозы этого вида появились в массе, активно спаривались и откладывали яйца [Борисов, 2011b (Borisov, 2011b)].

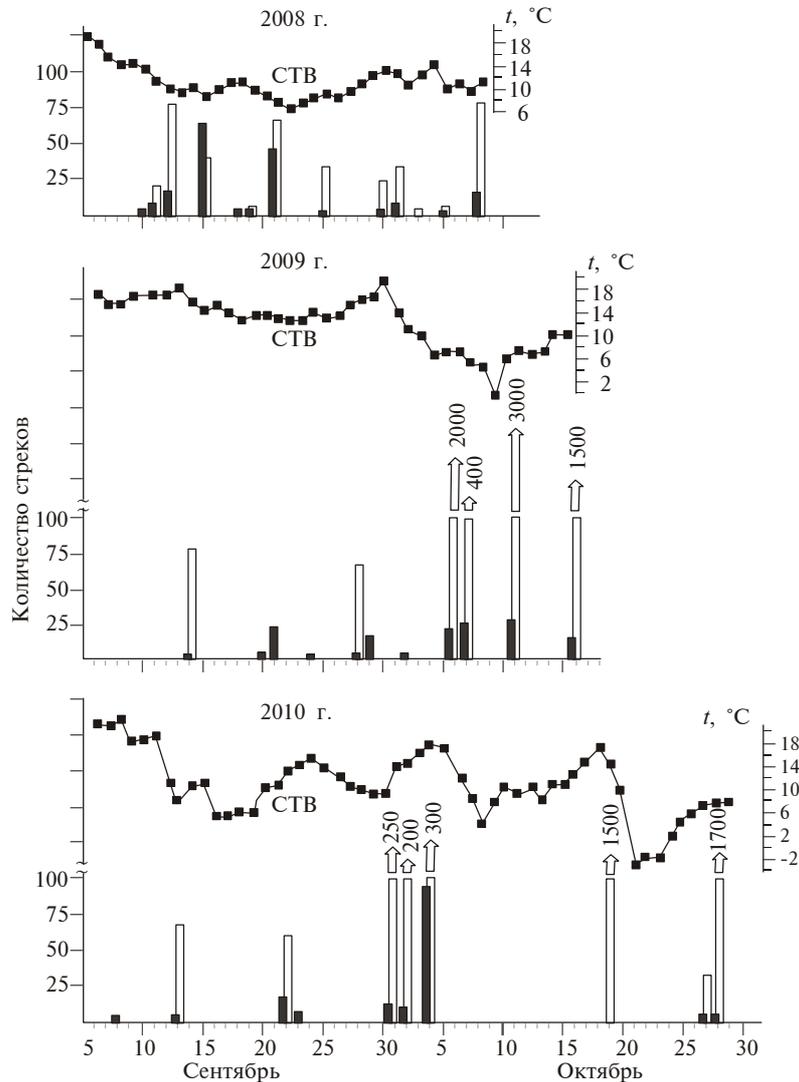


Рис. 8. Динамика осенних миграций двух массовых видов стрекоз на перевале Чокпак по данным отлова ловушками в 2008–2010 гг. Виды стрекоз: светлые столбики — *S. fonscolombii*, темные столбики — *Anax parthenope*. По осям ординат — количество стрекоз, попавших в ловушку за день. СТБ — среднесуточная температура воздуха, °С [Борисов, 2014 (Borisov, 2014)].

Рис. 8. Динамика осенних миграций двух массовых видов стрекоз на перевале Чокпак по данным отлова ловушками в 2008–2010 гг. Виды стрекоз: светлые столбики — *S. fonscolombii*, темные столбики — *Anax parthenope*. По осям ординат — количество стрекоз, попавших в ловушку за день. СТБ — среднесуточная температура воздуха, °С [Борисов, 2014 (Borisov, 2014)].

Интересно сообщение орнитолога Института зоологии МОН Республики Казахстан А.Э. Гаврилова [Gavrilov, pers. comm.]. 3 мая 2014 г. в орнитологической ловушке на перевале Чокпак были обнаружены стрекозы. На одной из фотографий, любезно предоставленной А.Э. Гавриловым, запечатлены четыре особи *P. flavescens*, на другой — одна, с сильно обтрепанными крыльями (рис. 2). Таким образом, этот вид стрекоз совершает весенние перелёты на перевале Чокпак, а осенью, как указывалось выше, очень редок здесь.

В целом, весенние перелёты стрекоз в северном направлении малозаметны и в других регионах Северного Полушария [например, Matthews, 2007; May, Matthews, 2008; May, 2013 и др.]. Лишь применение

радар в море Бохая на северо-востоке Китая позволило отследить массовые перелёты *P. flavescens* весной — в начале лета [Feng et al., 2006].

Особенности миграций в зависимости от направления ветра и возможность высотных перелётов

Одна из особенностей перелётов стрекоз на перевале Чокпак в том, что они происходят исключительно при встречном ветре. Стрекозы летят на небольшой высоте (0,5–1,5 м) против ветра, иногда довольно сильного, до 8 м/с. Лёт прекращается независимо от температурных условий, если ветер стихает, или его направление меняется на противоположное. При по-

путном ветре и в штиль стрекозы не летят, по крайней мере, у поверхности земли [Борисов, 2010а, 2011б, 2012б, 2012в, 2014 (Borisov, 2010a, 2011b, 2012b, 2012c, 2014)].

По данным других авторов видимые перелёты стрекоз на перевале Чокпак также происходили исключительно при встречном ветре. В.Н.Крылова [Krylova, 1969b] так описывает условия перелётов: «После долгого затишья подул западный ветер. Минут через двадцать мы, к своему удивлению, увидели множество стрекоз, и вскоре всюду, куда доставал взгляд, широким фронтом двигались навстречу ветру тысячи этих крылатых странниц» [Крылова, 1969б: с. 102 (Krylova, 1969b: p. 102)]. В другой работе этот автор отмечает: «Особенностью миграций... был длительный лёт стрекоз против ветра с востока на запад, отмечавшийся с конца августа до середины октября» [Крылова, 1969а: с. 12 (Krylova, 1969a: p. 12)]. П.И. Мариковский [Marikovsky, 2001] также наблюдал в Тянь-Шане на хребте Боролдай-тау (западный борт межгорной долины, где находится перевал Чокпак) перелёты стрекоз против ветра: «Стрекозы двигались широким фронтом навстречу ветру на высоте 15 метров над землёй на расстоянии около метра друг от друга. Пролёт длился днями, прекращаясь только при полном безветрии. По самым скромным подсчётам на фронте шириной в один километр пролетало в день около 15–20 тысяч стрекоз» [Мариковский, 2001: с. 107 (Marikovsky, 2001: p. 107)]. Перелёты против ветра у поверхности земли отмечены также у *A. parthenope* в Альпах [Thoma, Althaus, 2015].

Массовые осенние перелёты против ветра наблюдались на Восточном Памире ещё у одного мигранта — *P. flavescens* [Борисов, Харитонов, 2004 (Borisov, Haritonov, 2004); Борисов, 2012а (Borisov, 2012a)]. Перелёты против ветра для этого же вида известны у поверхности земли в Гималаях [Brockhaus, 2001] и у поверхности озера — в Панаме [Srigley, 2003]. В Китае *P. flavescens* весной — летом в северном направлении совершает перелёты по ветру на больших высотах, а осенью на юго-запад — часто против ветра [Feng et al., 2006].

Существует мнение, что в условиях тропиков стрекозы-мигранты могут на значительное расстояние переноситься ветром на большой высоте, а для подъёма используют термики — утренние восходящие потоки воздуха [Johnson, 1969; Corbet, 1984, 1999]. Исследования миграций стрекоз в Северо-Восточном Китае при помощи радара впервые доказали возможность ночных перелётов стрекоз (*P. flavescens* и *A. parthenope julius* Brauer, 1865) с попутным ветром на абсолютных высотах до 1000 м [Feng et al., 2006].

Аналогичная ситуация описана для мигрирующих стрекоз (в основном *P. flavescens*) на Мальдивских островах в Индийском океане. Предполагается, что стрекозы перемещаются здесь с попутными ветрами на высотах более 1000 м н.у.м., так как в октябре у поверхности океана дуют преимущественно встречные ветры, препятствующие перелёту стрекоз из Индии в Африку [Anderson, 2009].

Таким образом, на больших высотах стрекозы для перелётов используют попутный ветер, а у земной или водной поверхности летят против ветра. В последнем случае это энергетически невыгодно. Мы предполагаем, что основные перелёты стрекоз (по крайней мере, на перевале Чокпак) происходят с попутным ветром на больших высотах и недоступны для визуального наблюдения. Если же направление ветра меняется, насекомые вынуждены спуститься и продолжать перелёт против ветра у поверхности земли [Борисов, 2010а, 2011б, 2012в, 2014 (Borisov, 2010a, 2011b, 2012c, 2014)]. В этом случае прослеживается аналогия с перелётами птиц, которые при попутном ветре летят на большой высоте, а при встречном — у поверхности земли. Именно поэтому мигрирующие птицы в массе попадают в ловушки на перевале Чокпак исключительно при встречном ветре [Гаврилов, Гисцов, 1985 (Gavrilov, Gistsov, 1985)].

Имеется существенная разница в возможностях оценки миграций птиц и стрекоз. Птиц можно наблюдать на больших высотах визуально или при помощи оптических приборов, стрекозы же, летящие на высоте более 150–200 м, остаются невидимыми. По крайней мере, наши многочасовые наблюдения при помощи бинокля и подзорной трубы результатов не принесли. По этому поводу можно привести высказывание Ф. Корбета [Corbet, 1984], что он лишь случайно, наблюдая в бинокль за ястребом, смог увидеть большую стаю стрекоз (*A. ephippiger*), спустившихся в течение нескольких минут с высоты нескольких сотен метров к земле.

Принимая во внимание возможность высотных перемещений стрекоз с помощью попутного ветра можно предположить, что перелёты стрекоз против ветра в приземном пространстве — это лишь небольшая видимая часть реальных массовых миграций этих насекомых.

Влияние погодных условий на миграции

Осенние миграции стрекоз на перевале Чокпак отмечены с конца августа до конца октября. Повидимому, при благоприятной температуре стрекозы летят и позднее. Массовые перелёты приходятся на середину октября. Интенсивность миграций резко возрастает с похолоданием, то есть с приходом холодных воздушных фронтов. Это прослеживается при сопоставлении среднесуточных температур воздуха и интенсивности миграций стрекоз, когда после резких похолоданий в ловушки за день попадали тысячи этих насекомых (рис. 8) [Борисов, 2011б, 2012в, 2014 (Borisov, 2011b, 2012c, 2014)].

Корреляция осенних миграций стрекоз с приходом холодных воздушных фронтов также отмечена в Северной Америке. При этом в период миграций прослеживается тенденция к снижению интенсивности или почти к полному прекращению перелётов при улучшении погоды (потеплении, прекращении

ветра) [Russel et al., 1998; Corbet, 1999; Wikelski et al., 2006; May, Matthews, 2008; May, 2013 и др.]. Как указывалось выше, точно так же ведут себя стрекозы на перевале Чокпак.

Интересно отметить аналогию в миграциях стрекоз и птиц. И для тех и для других прослеживается связь между перелётами, погодой и синоптическими процессами, причём данные по миграциям птиц получены также на перевале Чокпак [Гаврилов, Гисцов, 1985 (Gavrilov, Gistsov, 1985); Сема, 1989 (Sema, 1989)]. В Северной Америке отмечено, что осенние миграции стрекоз во многих случаях идеально совпадают с перелётами птиц по многим параметрам — месту и времени года, интенсивности пролёта, погодным факторам и синоптическим процессам, детерминирующими миграции [Russel et al., 1998; Corbet, 1999; Wikelski et al., 2006; May, 2013 и др.].

Половая зрелость мигрирующих стрекоз

Одна из загадок миграционной стратегии стрекоз — летят ли они для репродукции в определённые регионы или яйцекладка осуществляется на протяжении всего миграционного пути. Для решения этого вопроса необходимо установить прежде всего половую зрелость мигрантов.

Как указывалось выше, в весенний период регистрируются, как правило, уже половозрелые особи во время репродуктивных действий (за исключением *A. p. parthenope*). При этом часть из них выглядит уже довольно «старыми» с обтрёпанными поврежденными крыльями, что свидетельствует о продолжительном периоде существования имаго.

Во время осенних перелётов стрекоз на перевале Чокпак было установлено, что миграции совершают как неполовозрелые, недавно окрылившиеся особи, так и половозрелые.

Среди *S. fonscolombii* в сентябре в ловушки попадали только неполовозрелые стрекозы, которые отличаются ювенильной светло-жёлтой окраской. В октябре же, с началом массовых перелётов, среди этих стрекоз наряду с недавно окрылившимися особями в небольшом количестве отмечены половозрелые самцы с насыщенной красной окраской и оливково-коричневые самки. Примерно у четверти самок были сформировавшиеся яйца. 19 октября отмечен единственный случай спаривания [Борисов, 2011б (Borisov, 2011b)].

Среди мигрирующих *A. p. parthenope* отмечены как неполовозрелые, недавно окрылившиеся особи с характерным блеском на крыльях, так и половозрелые; в октябре встречались и те, и другие. Отмечены случаи агрессии самцов по отношению к самкам и копулирующие пары прямо в ловушках [Борисов, 2012в (Borisov, 2012c)].

Среди немногочисленных *A. ephippiger*, попавших в ловушки, наряду со старыми особями (с обтрёпанными крыльями) отмечены и недавно выплывшие, неполовозрелые.

Среди мигрирующих в начале августа на Восточном Памире *P. flavescens* все отловленные особи были с окрепшим хитиновым покровом и крыльями [Борисов, 2012а (Borisov, 2012a)].

В целом, для трёх видов (*A. ephippiger*, *S. fonscolombii*, *P. flavescens*) возможность осенней яйцекладки у мигрирующих стрекоз в пределах Средней Азии остаётся неясной. По крайней мере, о зимовке преимагинальных фаз этих видов в среднеазиатском регионе, как указывалось выше, данных нет.

Для *A. p. parthenope*, напротив, обычна яйцекладка на территории Средней Азии осенью. По-видимому, и для мигрирующих особей этого вида яйцекладка во время миграций возможна при наличии благоприятных водоёмов. Подобное известно для *A. junius* во время осенних миграций в Северной Америке [May, Matthews, 2008].

Нерешённые проблемы

Проблема широтных миграций стрекоз находится, пожалуй, в самой начальной стадии разработки. Считалось, что миграции стрекоз исходно связаны со сменой сухих и влажных сезонов в тропиках, то есть дефицитом водоёмов, пригодных для развития личинок [Corbet, 1999; Holland et al., 2006]. Учитывая всё вышесказанное, во многом остаётся неясным, как и почему эти насекомые устремляются для размножения на север, какова дальнейшая судьба стрекоз, развившихся в умеренных широтах. Ранее, Ф. Корбет [Corbet, 1999] предполагал, что потомство стрекоз-иммигрантов в умеренных широтах или погибает, или пассивно переносится ветром к низким широтам; цель «обратных» перемещений стрекоз на юг неизвестна. Другие же авторы [Dijkstra, Van Der Weide, 1997; Lempert, 1997] высказывали мнение, что, например, миграции летних поколений *S. fonscolombii* из Европы в Южное Средиземноморье имеют адаптивную ценность — стрекозы летят на юг для размножения. Интересно сообщение о массовом «появлении» стрекоз этого вида осенью и зимой 2009–10 гг. в восточной оконечности Аравийского полуострова. При этом в январе здесь отмечены репродуктивные действия. Предполагается, что приток стрекоз произошёл с севера [Campbell, Reimer, 2011]. Вполне вероятно, что стрекозы прилетели на Аравийский полуостров в том числе и с территории Средней Азии. А. Парр [Parr, 2010а] отмечает, что в тропиках и субтропиках Старого Света миграции в северо-южном направлении наиболее заметны у *A. ephippiger* и *P. flavescens*, а регулярные миграции в Европе *S. fonscolombii*, в том числе и на большие расстояния, также очевидны, но недооценены. Также в качестве мигранта упомянут *A. p. parthenope*. Наконец, применение изотопного метода позволило установить, что *P. flavescens*, которые летят через океан из Индии в Африку с посадкой на Мальдивских островах, «родом» из северной части Индийского субконтинента и, возможно, даже восточнее и севернее [Hobson et al., 2012]. Таким образом, можно

предположить, что стрекозы, выплывшие где-нибудь в Таджикистане (здесь лежит северная граница Индийского субконтинента), дальше летят через Индию в Африку. Такие масштабы миграций стрекоз поражают воображение, и на сегодняшний день они самые продолжительные по расстоянию и времени из всех известных для насекомых.

В чём же сходство и различия в миграционных стратегиях стрекоз? Все они совершают перелёты — весной на север, осенью — на юг. Куда и как далеко они летят с территории Средней Азии в южном направлении? Остаётся много неясного и с северными пределами распространения стрекоз-мигрантов. Некоторые из них залетают далеко на север, где их развитие в обычных (не термальных!) водоёмах вряд ли возможно. Например, *A. ephippiger* был найден в Исландии, где в норме вообще никакие виды стрекоз не обитают [Norling, 1967; Mikkola, 1968; Olafsson, 1975 in Corbet, 1999], а теплолюбивый *P. flavescens* — на Балтийском побережье [Buczyński et al., 2014], в Забайкалье [Kosterin, Korsun, 2006] и на Камчатке [Dumont et al., 2005].

Необходимо решить по крайней мере три вопроса. Во-первых — как далеко на севере и при каких условиях возможен полный цикл «ускоренного» развития этих видов в течение лета; во-вторых, на каких широтах возможна зимовка преимагинальных фаз; в-третьих — как долго живут имаго стрекоз, то есть возможна ли, наряду с миграциями, также гибернация (или эстивация — в засушливых областях) взрослых насекомых.

Существование резидентной и миграционной когорты в популяциях *A. junius* в Северной Америке (и, возможно, *A. parthenope* в Евразии) предполагает в одном месте и зимовку личинок особей-резидентов, и развитие летних поколений у мигрантов. То же самое можно отметить для *A. parthenope* и *S. fonscolombii* на юге Турции [Dijkstra, Kalkmann, 2001]. Возможно, здесь также существуют две сезонные когорты этих видов. В конце марта — начале апреля у *A. parthenope* наблюдались и только что окрылившиеся особи (представители резидентной когорты), и танделы при спаривании и яйцекладке, что говорит о репродукции (по-видимому, иммигранты с юга). Здесь же в это же время были найдены экзувии *S. fonscolombii* (особи резидентной когорты). Кроме этого, о существовании резидентной и миграционной когорты в популяциях *A. parthenope* в Европе свидетельствуют данные о вольтинизме этого вида [Corbet et al., 2005]. На одних и тех же широтах здесь отмечен и семивольтинный тип развития (резидентная когорта) и бивольтинный (миграционная когорта).

Зимовка личинок у *A. ephippiger*, то есть переход к жизненному циклу с «длительным типом развития», предполагается в Западном Средиземноморье [Dumont, Desmet, 1990]. Об этом свидетельствуют находки ювенильной самки *A. ephippiger* в конце марта в Андалусии на юге Испании [Belle, 1984], экзувиев и

многочисленных ювенильных особей 29 апреля 2000 г. в Камарге на юге Франции [Faton, 2003].

По-видимому, в субтропиках (и даже севернее) *A. ephippiger*, *A. parthenope* и *S. fonscolombii* имеют два типа преимагинального развития — «длительный», включая зимовку личинок, и «короткий» — в течение лета. Первый свойственен резидентной когорте, второй — миграционной. Северный предел одновременного существования в популяциях стрекоз двух сезонных когорт определяется температурными предпочтениями вида в фазе яйца и личинки, то есть его способностью к зимовке на этих фазах.

Интересен также вопрос о возможной зимовке видов-мигрантов в фазе имаго. Не исключено, что миграционную когорту представляют две группы особей с разными стратегиями. В одном случае стрекозы летят на юг для репродукции, в другом — на зимовку, с последующим возвращением в северные участки ареала. При этом первые развиваются по бивольтинному типу, а вторые — унивольтинные. Косвенным доказательством очень продолжительного имагинального периода (возможности зимовки имаго) служит тот факт, что многие из стрекоз, прилетевших весной в Среднюю Азию, выглядят очень «старыми» с сильно обтрёпанными крыльями.

Для *A. ephippiger* можно предположить, что по крайней мере какая-то часть особей в популяциях может иметь унивольтинный жизненный цикл с продолжительным предрепродуктивным периодом, включающим миграции и зимовку в фазе имаго, то есть выплывшие в Средней Азии стрекозы осенью улетают на зимовку на юг, а весной возвращаются для репродукции [Борисов, 2011а (Borisov, 2011a)].

Г. Дюмонт [Dumont, 1977, 1988; Dumont, Desmet, 1990], изучавший миграции *A. ephippiger* в Западной и Северной Африке, предложил следующую фенологическую схему миграций этих стрекоз из Африки в Европу. Южнее пустыни Сахары массовый выплод *A. ephippiger* из водоёмов, наполненных муссонными дождями, приходится на октябрь — ноябрь. Затем стрекозы в течение зимне-весеннего периода мигрируют на север, преодолевая при этом пустыню Сахару и Средиземное море. Западной Европы они достигают в мае [Dumont, 1988a, b; Dumont, Desmet, 1990]. Интересно отметить очень продолжительный период этих миграций — с ноября по апрель. При этом Г. Дюмонт [Dumont, 1988] описывает, что в течение зимы (с конца ноября 1987 г. до середины января 1988 г.) наблюдались скопления *A. ephippiger* в горах Сахарского Атласа на севере Алжира. Многочисленными эти стрекозы были также в начале апреля 1989 г. и середине января 1990 г. в Центральной Сахаре на самом юге Алжира [Dumont, Desmet, 1990].

Примерно также описывают характер зимне-весенних перемещений *A. ephippiger* вдоль атлантического побережья Африки другие авторы [Mediani et al., 2012]. С конца января до марта большие скопления этих стрекоз во время миграций в северном

направлении наблюдались в заливе Дахла в Марокко. Предполагается, что стрекозы выплодились осенью в тропической части Африки и мигрировали в течение зимы и весны на север [Mediani et al., 2012].

Предложенная схема, на наш взгляд, ясно указывает, что у *A. ehippiger* примерно полгода уходит на зимовку и миграции. Вполне вероятно, что и для «северных» популяций возможна зимовка имаго, причём в тех же регионах (например, в южном Средиземноморье), где зимуют «африканские» стрекозы. Для европейских популяций возможность зимовки *A. ehippiger* на юге Турции предполагает А. Гюнтер [Günter, 2005]. Об этом свидетельствуют также находки здесь этих стрекоз в зимний и ранне-весенний периоды [Kalkman et al., 2004; Hacet, 2010].

Из четырёх видов-мигрантов зимовка личинок в умеренных широтах неизвестна лишь у наиболее термофильного на преимагинальных фазах *P. flavescens*, так как у него, по-видимому, отсутствуют механизмы задержки преимагинального развития — «состояние временного покоя (Dormanz)» [Müller, 1970, 1992; Suhling, Müller, 1996] (или, по терминологии Ф. Корбета, факультативная диапауза [Corbet, 1999]). По литературным сведениям развитие преимагинальных фаз *P. flavescens* происходит всего за 38–65 дней [Suhling et al., 2004].

В целом, закономерное последовательное расселение разных поколений — весьма своеобразная стратегия стрекоз. Она направлена на максимально полное использование ресурсов среды в пространстве и во времени, в том числе обитание у северных пределов ареала, где невозможна зимовка преимагинальных фаз. При этом стрекозы, по-видимому, весьма оперативно способны изменять границы ареалов в зависимости от климатических пертурбаций. Другая адаптивная значимость этой стратегии — страховка от возможного исчезновения (пересыхания) водоёмов, благоприятных для развития личинок. Исходно эта способность выработалась у стрекоз в условиях муссонного климата, где они развиваются в сезонных временных водоёмах, наполняемых муссонными дождями. Некоторые исследователи считают, что это одна из самых важных причин, определяющая миграционную стратегию у стрекоз [Holland et al., 2006]. Косвенным подтверждением этого служит тот факт, что в Средней Азии три вида-мигранта (за исключением *A. parthenope*) для развития явно предпочитают различные временные водоёмы (аналоги временных водоёмов в тропиках). Наиболее наглядным примером является их массовое развитие в рисовых чеках — временных водоёмах антропогенного происхождения [Борисов, 2011b, 2012a, b].

Благодарности

Автор выражает искреннюю благодарность сотруднику Института зоологии МОН Республики Казахстан А.Э. Гаврилову за содействие на протяжении трёх осенних сезонов, благодаря чему удалось провести исследо-

вания миграций стрекоз на орнитологическом стационаре на перевале Чокпак; а также О.Э. Костерину за ценные замечания и советы при подготовке рукописи.

Исследования были поддержаны Программой ФНИ Государственных академий на 2013–2020 гг. (проект VI.51.1.9), Программой Президиума РАН № 30 «Живая природа: современное состояние и проблемы развития» (проект 30.4).

Литература

- Akravosky N.N. 1964. [Addition to fauna of dragonflies of East Transcaucasia] // Izvestija AN ArmSSR. Vol.17. No.10. P.99–101 [In Russian].
- Anderson R.Ch. 2009. Do dragonflies migrate across the western Indian Ocean // Journal of Tropical Ecology. Vol.25. P.347–358.
- Arlt J. 1999. Entwicklungsnachweis von *Pantala flavescens* (Fabricius) in der Türkei (Anisoptera: Libellulidae) // Libellula. Bd.18. S.95–96.
- Asahina S. 1949. Odonata from Shansi province (North China) // Mushi. Vol.20. Pars 2. P.27–36.
- Asahina S. 1988. Notes on some North Indian Odonata in the collection of the University Zoological Museum, Copenhagen // Trans. Shikoku Ent. Soc. Vol.19. Nos 1–2. P.1–9.
- Askew R.R. 1988. The Dragonflies of Europe. Colchester, England: Harley Books. 291 p.
- Bartenev A.N. 1915. [Insecta Pseudoneuroptera. Libellulidae (Fauna of Russia and the adjacent countries)]. T.1. No.1. Petrograd: AN. 352 p. [In Russian].
- Belle J. 1984. *Orthetrum trinacria* (Selys) new to the fauna of Spain, with records of three other Afrotropical Odonata Anisoptera // Entomologische Berichten. Vol.44. P.79–80.
- Belyshev B.F. 1973. [The dragonflies of Siberia (Odonata)]. Vol.1. Pt.1. Novosibirsk: Nauka. 330 p. [In Russian].
- Belyshev B.F., Belyshev N.B. 1976. [*Anax parthenope* Selys — relict species in the Altai Mountains odonatofaune] // Voprosy geographiy Sibiri. No.9. P.151 [In Russian].
- Bertram G., Haacks M. 1999. Beobachtungen von windverdrifteten Libellen auf der Kurischen Nehrung im September 1998 // Libellula. Bd.18. S.89–94.
- Borisov S.N. 1985. [Dragonflies (Insecta, Odonata) in the Pamir] // Materialy respublikanskoy nauchno-prakticheskoy konferencyi molodykh uchenykh i specialistov Tadzhikskoy SSR. Sektsiya biologii. Dushanbe: Donich. P.87–88 [In Russian].
- Borisov S.N. 2002. [Altitudinal diffusion of dragonflies (Odonata) in the Pamir-Alay] // Sibirskiy ekologichesky zhurnal. No.6. P.685–696 [In Russian, with English summary].
- Borisov S.N. 2004. [Pre-reproductive diapause as a mechanism for the seasonal timing of life cycles of dragonflies (Odonata)] // Sibirskaya Zoologicheskaya Konferentsiya / Tezisy dokladov vserossiyskoy konferentsyi posvyashchennoy 60-letiyu Instituta sistematiki i ekologiyi zhivotnykh SO RAN, 15–22 sentyabrya 2004 g. Novosibirsk. P.229–230 [In Russian].
- Borisov S.N. 2005. [Summer migration of species of *Sympetma* Burmeister, 1839 (Odonata, Lestidae) in Northern Tien-Shan] // Evraziatskii Entomologicheskii Zhurnal. Vol.4. No.3. P.256 [In Russian, with English summary].
- Borisov S.N. 2006a. [Adaptations of Dragonflies (Odonata) under Desert Conditions] // Zoologicheskyy zhurnal. Vol.85. No.7. P.820–829 [In Russian, with English summary].
- Borisov S.N. 2006b. [Distribution and ecology of *Sympetrum arenicolor* Jödicke, 1994 (Odonata, Libellulidae) in Middle Asia] // Evraziatskii entomologicheskii zhurnal. Vol.5. No.4. P.278–284 [In Russian, with English summary].
- Borisov S.N. 2008. [Dragonflies (Odonata) in ornithological traps from Western Tien-Shan] // Evraziatskii entomologicheskii zhurnal. Vol.7. No.1. P.10 [In Russian, with English summary].

- Borisov S.N. 2009. [Study of dragonflies (Odonata) migrations in the Western Tien-Shan Mountains using ornithological traps] // Zoologicheskii zhurnal. Vol.88. No.10. P. 1184–1188 [In Russian, with English summary].
- Borisov S.N. 2010a. [Autumnal migrations of dragonflies (Odonata) in the Chokpak Pass of West Tien-Shan, observed and actual flight measurements] // Evraziatskii entomologicheskii zhurnal. Vol.9. No.1. P.7–12 [In Russian, with English summary].
- Borisov S.N. 2010b. [Geographic variations in the life cycle of *Sympetma paedisca* (Brauer, 1877) (Odonata, Lestidae) in the plains of Central Asia] // Evraziatskii entomologicheskii zhurnal. Vol.9. No.2. P.249–254 [In Russian, with English summary].
- Borisov S.N. 2011a. [Migrant dragonflies in Middle Asia. 1. *Anax ephippiger* (Burmeister, 1839) (Odonata, Aeshnidae)] // Evraziatskii entomologicheskii zhurnal. Vol.10. No.2. P.125–130 [In Russian, with English summary].
- Borisov S.N. 2011b. [Migrant dragonflies in Middle Asia. 2. *Sympetrum fonscolombii* (Selys, 1840) (Odonata, Libellulidae)] // Evraziatskii entomologicheskii zhurnal. Vol.10. No.4. P.415–421 [In Russian, with English summary].
- Borisov S.N. 2012a. [Migrant dragonflies in Middle Asia. 3. *Pantala flavescens* (Fabricius, 1798) (Odonata, Libellulidae)] // Evraziatskii entomologicheskii zhurnal. Vol.11. No.1. P.37–41 [In Russian, with English summary].
- Borisov S.N. 2012b. [Translatitudinal migrations of dragonflies (Odonata) in Middle Asia] // Trudy Russkogo entomologicheskogo obshchestva. S.-Peterburg. Vol.83. No.1. P.62–72 [In Russian, with English summary].
- Borisov S.N. 2012c. [Migrant dragonflies in Middle Asia. 4. *Anax parthenope parthenope* (Selys, 1834) (Odonata, Aeshnidae)] // Evraziatskii entomologicheskii zhurnal. Vol.11. No.3. P.239–248 [In Russian, with English summary].
- Borisov S.N. 2014. [Uses of traps on mountain pass Chokpak (Western Tien-Shan) for the number of migrating dragonflies (Insecta, Odonata)] // Ornitologicheskii vestnik Kazakhstana i Sredney Asii. No.3. Almaty. P.167–171 [In Russian, with English summary].
- Borisov S.N., Haritonov A.Yu. 2004. [Dragonflies (Odonata) in high mountains of the East Pamirs] // Evraziatskii entomologicheskii zhurnal. T.3. No.2. P.97–100 [In Russian, with English summary].
- Borisov S.N., Haritonov A.Yu. 2008. [The Dragonflies (Odonata) of Middle Asia. Part 2 (Anisoptera)] // Evraziatskii entomologicheskii zhurnal. VOL.7. No.2. P.97–123 [In Russian, with English summary].
- Borisov S.N., Kosterin O.E. 2014. Dragonflies and Damselflies (Odonata) of north-eastern Kazakhstan // Evraziatskii entomologicheskii zhurnal. VOL.14. No.4. P.339–345.
- Brockhaus T.H. 2001. The Globe Skimmer *Pantala flavescens* (Fabricius) in the Khumbu-Himal, Nepal (Anisoptera: Libellulidae) // The Fifteenth International Symposium of Odonatology. Novosibirsk, Russia, July 9–19. P.1–2.
- Brockhaus T. 2004. Interspezifische Konkurrenz zwischen *Sympetrum fonscolombii* und *Orthetrum cancellatum* in Mitteleuropa? // Libellula. Bd. 23. S.77–86.
- Buczyński P., Shapoval A.P., Buczyńska E. 2014. *Pantala flavescens* at the coast of the Baltic Sea (Odonata: Libellulidae) // Odonatologica. VOL.43. P.3–11.
- Busch, R.; Masius, P. 2011. Erstnachweise von *Anax parthenope* und *Leucorrhinia caudalis* auf der Insel Usedom (Odonata: Aeshnidae, Libellulidae) // Libellula. Bd.30. S.151–155.
- Busse R., Jödicke R. 1996. Langstreckenmarsch bei der Emergenz von *Sympetrum fonscolombii* (Selys) in der marokkanischen Sahara (Anisoptera: Libellulidae) // Libellula. Bd.15. S.89–92.
- Campbell O.J., Reimer R.W. 2011. An influx of *Sympetrum fonscolombii* Selys in the United Arab Emirates // Agrion. Vol.15. No.1. P.20–21.
- Chaplina, I.A., Dumont H.J., Haritonov A.Yu., Popova O.N. 2007. A review of the Odonata of Kazakhstan // Odonatologica. Vol.36. P.349–364.
- Corbet Ph.S. 1984. Orientation and reproductive condition of migrating dragonflies (Anisoptera) // Odonatologica. Vol.13. P.81–88.
- Corbet Ph.S. 1999. Dragonflies: Behavior and ecology of Odonata. Colchester: Harley Books. 829 p.
- Corbet Ph.S., Suhling F., Soendergerath D. 2005. Voltinism of Odonata: a review // International Journal of Odonatology. Vol.9. No.1. P.1–44.
- Dijkstra K.-D.B., Kalkman V.J. 2001. 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) // Notulae odonatologicae. Vol.5. P.85–88.
- Dijkstra K.-D.B., Van Der Weide M. 1997. De Zwervende heidelibel (*Sympetrum fonscolombii* Selys 1840) in Nederland in 1996 // Brachytron. No.1. P.16–22.
- Dronzikova M.V. 2011. [Materials on the fauna of dragonflies (Odonata) river basin Tom'] // Amursky zoologicheskii zhurnal. VOL.3. No.2. P.107–123 [In Russian, with English summary].
- Dumont H.J. 1977. 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) // Odonatologica. Vol.6. P.13–17.
- Dumont H.J. 1988a. On the Composition and palaeoecological significance of the odonate fauna of Darfur, Western Sudan // Odonatologica. Vol.17. P.385–392.
- Dumont H.J. 1988b. *Hemianax ephippiger* (Burmeister) in the northern Algerian Sahara in winter (Anisoptera: Aeshnidae) // Notulae odonatologicae. Vol.3. P.20–22.
- Dumont H.J., Desmet K. 1990. Trans-Sahara and trans-Mediterranean migratory activity of *Hemianax ephippiger* (Burmeister) in 1988 and 1989 (Anisoptera: Aeshnidae) // Odonatologica. Vol.19. P.181–185.
- Dumont H.J., Haritonov A. Yu., Kosterin O.E., Malikova E.I., Popova O.N. 2005. A review of the Odonata of Kamchatka Peninsula, Russia // Odonatologica. Vol.34. P.131–153.
- Dumont H.J., Hinnekint B.O.N. 1973. Mass migration in dragonflies, especially in *Libellula quadrimaculata* L.: a review, a new ecological approach and a new hypothesis // Odonatologica. Vol.2. No.1. P.1–20.
- Faton J.-M. 2003. 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) // Martinia. Vol.19. No.2. P.58–61.
- Feng H.-Q., Wu K.-M., Ni Y.-X., Cheng D.-F., Guo Y.-Y. 2006. Nocturnal migration of dragonflies over the Bohai Sea in northern China // Ecological Entomology. Vol.31. P.511–520.
- Finkenzeller M. 2010. First record of *Pantala flavescens* for Croatia (Odonata: Libellulidae) // Libellula. Bd.29. P.205–208.
- Freeland J., May M.L., Lodge R., Conrad K.F. 2003. Genetic diversity and widespread haplotypes in a migratory dragonfly, the common green darner (*Anax junius*) // Ecological Entomology. Vol.28. P.413–421.
- Gardner A.E. 1951. The life-history of *Sympetrum fonscolombii* Selys. Odonata — Libellulidae // Entomologist's Gazette. Vol.2. P.56–66.
- Gavrillov E.I., Gistsov A.P. 1985. [Seasonal migration of birds in the foothills of Western Tien-Shan]. Alma-Ata: Nauka. 224 p. [In Russian].
- Günter A. 2005. *Anax ephippiger* in Europa — immer Invasionen in eine Sackgasse? // Libellula. Bd.24. S.241–247.
- Hacet N. 2010. Notes on flight period and distributions of some dragonflies in Turkey // Munis Entomology & Zoology. Vol.5. No.1. P.158–162.
- Hacet N., Aktaş N. 2004. Considerations on the odonate fauna of Turkish Thrace, with some taxonomic notes // Odonatologica. Vol.33. P.253–270.
- Haritonov A.Yu., Eremina E.E. 2010. [The dragonflies (Odonata) of South Ural: the value of regional faunistic research] //

- Evrasiatskii entomologicheskii zhurnal. Vol.9. No.2. P.263–273 [In Russian, with English summary].
- Haritonov A.Yu., Popova O.N. 2010. [Dragonfly (Odonata) Migrations in the Southern West-Siberian Plain] // Zoologicheskii Zhurnal. Vol.89. No.11. P.1–9.
- Haritonov A., Popova O. 2011. Spatial displacement of Odonata in south-west Siberia // International Journal of Odonatology. Vol.14. No.1. P.1–10.
- Hobson K.A., Anderson R.C., Soto D.X., Wassenaar L.I. 2012. Isotopic Evidence That Dragonflies (*Pantala flavescens*) Migrating through the Maldives Come from the Northern Indian Subcontinent // DOI: 10.1371/journal.pone.0052594.
- Hobson K.A., Soto D.X., Paulson D.R., Wassenaar L.I., Matthews J.H. 2012. A dragonfly ($^2\text{H}:^1\text{H}$) isoscape for North America: a new tool for determining natal origins of migratory aquatic emergent insects // Methods in Ecology and Evolution. Vol.3. P.766–772.
- Holland R.A., Wikelski M., Wilcove D.S. 2006. How and why do insects migrate // Science. Vol.313. P.794–796.
- Hunger H., Schiel F.-J. 1999. Massenentwicklung von *Sympetrum fonscolombii* (Selys) und Entwicklungsnachweis von *Anax ephippiger* (Burmeister) in Überschwemmungsflächen am südlichen Oberrhein (Anisoptera: Libellulidae, Aeshnidae) // Libellula. Bd.18. S.189–195.
- Jödicke R. 1995. Frühjahrsapekte der Odonatenfauna in Marokko südlich des Hohen Atlas // Opuscula zoologica fluminensia. No.134. P.1–10.
- Jödicke R. 1996. Die Odonatenfauna der Provinz Tarragona (Catalunya, Spanien). Studies on Iberian dragonflies // Advances Odonatology, Supplement 1. P.77–111.
- Johnson C.G. 1969. Migration and dispersal of insects by flight. Methuen, London. 763 p.
- Kalkman V.J., Kop A., Wasscher M., Pelt G.J. 2004. The dragonflies of the surroundings of Lake Köycegiz and the River Esen, Mugla province, SW Turkey (Odonata) // Libellula Supplement 5. P.39–63.
- Kalkman V.J., Wasscher M., Van Pelt G.J. 2003. An annotated checklist of Odonata of Turkey // Odonatologica. Vol.32. P.215–236.
- Kennedy J.S. 1961. A turning point in the study of insect migration // Nature. Vol.189. No.4767. P.785–791.
- Kohama T. 1979. Three interesting *Sympetrum* species from the Sakishima Islands, the Ryukyus, Japan (Anisoptera: Libellulidae) // Notulae odonatologicae. Vol.1. No.2. P.23–24.
- Kosterin O.E. 2007. The first record of *Anax* on the West Siberian Plain: *A. p. parthenope* Selys in Omsk (Anisoptera: Aeshnidae) // Notulae odonatologicae. Vol.6. P.109–120.
- Kosterin O.E., Gorbunov P.G. 2010. Notes on the Odonata fauna of Kazakhstan, including the first record of *Ischnura evansi* Morton (Zygoptera: Coenagrionidae) // Notulae odonatologicae. Vol.7. P.45–48.
- Kosterin O.E., Korsun O.V. 2006. A collection of Odonata from the Argun' (Hailar) river basin in Transbaikalia, East Siberia, Russia // Notulae odonatologicae. Vol.6. P.81–85.
- Kosterin O.E., Zaika V.V. 2010. Odonata of Tuva, Russia // International Journal of Odonatology. Vol.13. No.2. P.277–327.
- Krylova V.N. 1969a. [Dragonflies of Kyrgyzstan]. Avtoref. dis. ... kand. biol. nauk. Frunse. 18 p. [In Russian].
- Krylova V.N. 1969b. [Where dragonflies flew?] // Priroda. No.10. P.102–103 [In Russian].
- Laister G. 2005. *Pantala flavescens* auf Rhodos, mit einem Überblick über den Status der Art in Europa (Odonata: Libellulidae) // Libellula Supplement. No.6. S.33–40.
- Lempert J. 1997. Die Einwanderung von *Sympetrum fonscolombii* (Selys) nach Mitteleuropa im Jahre 1996 (Anisoptera: Libellulidae) // Libellula. Bd.16. S.143–168.
- Lempert J. 1998. *Erythromma viridulum* (Charpentier) und *Sympetrum fonscolombii* (Selys) auf Helgoland (Zygoptera: Coenagrionidae; Anisoptera: Libellulidae) // Libellula. Bd.17. S.109–112.
- Marikovskiy P.I. 2001. [In the power of instincts]. Almaty: Fond XXI vek. 348 p. [In Russian].
- Matthews J.H. 2005. Long-Distance Migration and Emergence Patterns in *Anax junius*: A Review of Work to Date // Argia. Vol.17. No.3. P.29–31.
- Matthews J.H. 2007. Research in Motion: Patterns of Large-Scale Migration in Dragonflies and Birds. Dissertation Doctor of Philosophy. The University of Texas at Austin. 181 p.
- Matthews J.H., Boles T., Parmesan C., Juenger T. 2007. Isolation and characterization of nuclear microsatellite loci for the common green darner dragonfly *Anax junius* (Odonata: Aeshnidae) to constrain patterns of phenotypic and spatial diversity // Molecular Ecology Notes. Vol.7. P.845–847.
- May M.L. 2013. A critical overview of progress in studies of migration of dragonflies (Odonata: Anisoptera), with emphasis on North America // Journal of Insect Conservation. Vol.17. No.1. P.1–15.
- May M., Corbet P.S. 2003. Gathering useful information about the seasonal ecology of *Anax junius* // Argia. Vol.15. No.2. P.15–16.
- May M.L., Matthews J.H. 2008. Migration in Odonata: a case study of *Anax junius* // A. Córdoba-Aguilar (edited): Chapter 6. Dragonflies and Damselflies. Model organisms for ecological and evolutionary research. Oxford University press. P.63–77.
- Mediani M., Boudot J.-P., Benazzouz B., Bella T.E. 2012. Two dragonfly species (Insecta: Odonata) migrating at Dakhla (region of Oued Ad-Dahab Lagouira, Morocco) // International Journal of Odonatology. Vol.15. No.4. P.293–298.
- Meurgey F. 2006. *Anax ephippiger* (Burmeister, 1839), New Species for the West Indies // Argia. Vol.18. No.1. P.21–22.
- Meurgey F. 2007. The Odonata of Dominica, British West Indies–2006 Collecting Trip // Argia. Vol.18. No.4. P.14–16.
- Mikkola K. 1968. *Hemianax ephippiger* (Burm.) (Odonata) carried to Iceland from the Eastern Mediterranean by an air current? // Opuscula entomologica. Vol.33. P.111–113.
- Miyakawa K. 1994. Autumnal migration of mature *Sympetrum frequens* (Selys) in western Kanto Plain, Japan (Anisoptera: Libellulidae) // Odonatologica. Vol.23. No.2. P.125–132.
- Müller H.J. 1970. Formen der Dormanz bei Insekten // Nova Acta Leopoldina. Bd.35. S.7–27.
- Müller H.J. 1992. Dormanz bei Arthropoden. Gustav Fischer Verlag. Jena. Stuttgart. New York. 289 S.
- Naraoka H. 2005. *Sympetrum fonscolombii* recorded from Shariki-mura. Aomori pref., northern Japan // Journal of the Natural History of Aomori. Vol.10. P.15 [In Japanese, with English summary].
- Norling U. 1967. *Hemianax ephippiger* (Burm.) found in Iceland (Odonata) // Opuscula entomologica. Vol.32. P.99–100.
- Ober S.V. 2008. First record of *Pantala flavescens* for the western Balkans (Odonata: Libellulidae) // Libellula. Bd.27. P.117–121.
- Parr A.J. 2010a. Migrant Dragonflies in the UK: Distributions are flexible, especially in times of climate change // The First European Congress on Odonatology, 2–5 July 2010, Portugal. P.43.
- Parr A.J. 2010b. Monitoring of Odonata in Britain and possible insights into climate change // BioRisk. No.5. P.127–139.
- Parr A.J., Knijf G., Wasscher M. 2004. Recent appearances of the Lesser Emperor *Anax parthenope* (Selys) in north-western Europe // Journal of the British Dragonfly Society. Vol.20. P.5–16.
- Paulson D.R., de Haseth C., Debrot A.O. 2014. Odonata of Curaçao, southern Caribbean, with an update to the fauna of the ABC islands // International Journal of Odonatology. Vol.17. No.4. P.237–249.
- Popova A.N. 1951. [Dragonflies (Odonata) in Tajikistan] // Trudy Zoologicheskogo in-ta AN SSSR. Vol.9. P.861–894 [In Russian].
- Popova O.N., Haritonov A.Yu. 2010. [Population dynamics and migration in the dragonfly *Libellula quadrimaculata* L., 1758 (Odonata, Libellulidae)] // Evraziatskii entomologicheskii zhurnal. Vol.9. No.2. P.231–238 [In Russian, with English summary].

- Rehfeldt G. 1999. Massenentwicklung von *Sympetrum fonscolombii* (Selys) in Südfrankreich 1996 (Anisoptera: Libellulidae) // *Libellula*. Bd.18. S.103–106.
- Russell R.W., May M.L., Soltesz K.L., Fitzpatrick J.W. 1998. Massive swarm migrations of dragonflies (Odonata) in eastern North America // *American Midland Naturalist*. Vol.140. P.325–342.
- Samraou B. 2009. Seasonal ecology of Algerian Lestidae // *International Journal of Odonatology*. Vol.12. No.2. P.383–394.
- Samraoui B., Bouzid S., Boulahbal R., Corbet P.S. 1998. Postponed reproductive maturation in upland refuges maintains life-cycle continuity during the hot, dry season in Algerian dragonflies (Anisoptera) // *International Journal of Odonatology*. Vol.1. No.2. P.118–135.
- Schmidt, E. (1961) Ergebnisse der Deutschen Afghanistan-Expedition 1956 der Landessammlungen für Naturkunde Karlsruhe sowie der Expeditionen J. Klapperich, Bonn 1952–53 und Dr. K. Lindberg, Lund (Schweden) 1957–60 // *Beiträge zur naturkundlichen Forschung in Südwestdeutschland*. Bd.19. No.3. S.399–435.
- Schnapauff I., Ullmann K., Suhling F. 2000. Die Libellen-Lebensgemeinschaft griechischer Reisfelder (Odonata): Auswirkungen von Habitatdauer, Anbaumethoden und Vegetationsdichte // *Libellula*. Supplement 3. S.63–80.
- Schröter A. 2010. The Odonata of Kyrgyzstan, part I — Critical national checklist, annotated list of records and collected data of the summer half-years 2008 and 2009 // *International Dragonfly Fund-Report*. No.28. P.1–72.
- Schröter A. 2011. A mass migration of *Aeshna affinis* in southern Kyrgyzstan: attempt to provide a spatial and temporal reconstruction (Odonata: Aeshnidae) // *Libellula*. Bd.30. No.3/4. P.203–232.
- Sema A.M. 1989. [Phenology bird migration in Kazakhstan]. Alma-Ata: Nauka. 152 p. [In Russian].
- Shapoval A.P., Buczyński P. 2012. Remarkable Odonata caught in ornithological traps on the Courish Spit, Kaliningrad Oblast, Russia // *Libellula*. Bd.31. No.3/4. P.97–109.
- Skvortsov V.E. 2010. [Dragonflies Eastern Europe and Caucasus: Atlas — determinant]. Moskva: Tovarishchestvo nauchnykh izdaniy KMK. 623 p. [In Russian, with English summary].
- Southwood T.R.E. 1962. Migration of terrestrial arthropods in relation to habitat // *Biological Reviews*. Vol.37. P.171–214.
- Southwood T.R.E. 1977. Habitat, the templet for ecological strategies? // *Journal of Animal Ecology*. No.46. P.337–365.
- Srygley R.B. 2003. Wind drift compensation in migrating dragonflies *Pantala* (Odonata: Libellulidae) // *Journal of Insect Behavior*. Vol.16. No.2. P.217–232.
- Suhling F., Müller O. 1996. Die Flusjungfern Europas. Gomphidae. Die Neue Brehm-Bücherei 628. Magdeburg: Westarp Wissenschaften. 240 S.
- Suhling F., Schenk K., Padeffke T., Martens A. 2004. A field study of larval development in a dragonfly assemblage in African desert ponds (Odonata) // *Hydrobiologia*. Vol.528. P.75–85.
- Sybley F.C. 2007. Second Record of *Anax ephippiger* (Vagrant Emperor) from the West Indies // *Agrion*. Vol.18. No.4. P.17.
- Taylor L.R. 1986. The four kinds of migration // *Insect flight: dispersal and migration*. Berlin: Springer-Verlag. P.265–280.
- Thoma M., Althaus S. 2015. Beobachtungen von Libellen (Odonata) auf dem Col de Bretolet (VS) // *Entomo Helvetica*. Vol.8. S.97–109.
- Trottier R. 1971. Effect of temperature on the life-cycle of *Anax junius* (Odonata: Aeshnidae) in Canada // *Canadian Entomologist*. Vol.103. P.1671–1683.
- Ugai S. 1996. [The first migrate record of *Hemianax ephippiger* from Japan] // *Tombo*. Vol.39. P.45–46 [In Japanese, with English summary].
- Vick G.S. 1989. List of the dragonflies recorded from Nepal, with a summary of their altitudinal distribution // *Opuscula zoologica fluminensia*. No.43. P.1–21.
- Wikelski M., Moskowicz D., Adelman J.S., Cochran J., Wilcove D.S., May M.L. 2006. Simple rules guide dragonfly migration // *Biology Letters*. Vol.2. P.325–329.
- Wojtusik J. 1974. A dragonfly migration in the High Hindu Kush (Afghanistan), with a note on high altitude records of *Aeschna juncea mongolica*, and *Pantala flavescens* (Anisoptera: Aeshnidae, Libellulidae) // *Odonatologica*. Vol.3. P.137–142.
- Yanybaeva V.A., Dumont H.J., Haritonov A.Yu., Popova O.N. 2006. The odonata of South Ural, Russia, with special reference to *Ischnura aralensis* Haritonov, 1979 // *Odonatologica*. Vol.35. P.167–185.

Поступила в редакцию 30.1.2015