

УДК 591.555.32:595.733.3

ПОВЕДЕНИЕ САМЦОВ В РЕПРОДУКТИВНЫХ ПОСЕЛЕНИЯХ КРАСОТКИ БЛЕСТЯЩЕЙ (*CALOPTERYX SPLENDENDS*, INSECTA, ODONATA)

© 2013 г. Е. Н. Панов, А. С. Опаев

Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва 119071, Россия

e-mail: panoven@mail.ru

Поступила в редакцию 20.12.2011 г.

Поставлена под сомнение точка зрения, согласно которой самцы стрекоз красоток в период размножения следуют двум альтернативным тактикам доступа к самкам. Считается, что некоторые (“территориальные”) самцы имеют приоритет в качестве производителей потомства, тогда как другие (“хитрые ловкачи”, sneakers) не способны удержать за собой индивидуальный участок. Им удается спариться с самкой, лишь улучив удобный момент при мимолетном вторжении на участок “территориального” самца. При этом линия поведения “территориального” самца ограничивается ожиданием самок на его участке и копуляциями “по соглашению” с партнершей, тогда как “нетерриториальные” осуществляют насильственные спаривания. Проследивание судеб индивидуально опознаваемых самцов (48 из 118 помеченных) заставляет сделать вывод, что каждый самец может рассматриваться в качестве “территориального” в одно время и “нетерриториального” – в другое. Таким образом, никакие корреляции между характером использования пространства самцом (оседлость/мобильность) и теми или иными чертами его внешней морфологии и/или сигнального поведения не могут быть выявлены в принципе. Нам таких корреляций обнаружить не удалось. Согласно полученным данным более правдоподобное объяснение состоит в том, что самка выбирает не самца как такового, ориентируясь на его фенотип и характер поведения, но на участок того или иного из них, оптимальный для откладки яиц. Кроме того, удалось установить, что саму по себе приверженность к осуществлению насильственных сексуальных контактов нельзя рассматривать в качестве успешной “тактики”, поскольку они редко приводят к осеменению самки. Успеха при этом не достигают ни “территориальные”, ни “нетерриториальные” самцы. Иными словами, перед нами не какие-то альтернативные тактики (типа адаптивных специализированных механизмов), выработанные видом в ходе его эволюции, но попросту результат разного стечения обстоятельств в данный момент времени.

Ключевые слова: стрекозы, социальная структура репродуктивных агрегаций, эволюция брачного поведения, половой отбор, агонистическое поведение, брачное поведение.

DOI: 10.7868/S0044513413010091

Одна из основных черт современной модели объяснения структуры социального поведения животных состоит в том, что его склонны рассматривать в качестве конгломерата более или менее автономных фрагментов, каждому из которых априорно приписывают собственную специальную функцию и, соответственно, независимую эволюционную историю (Gould, Lewontin, 1979). Одним из примеров такого подхода могут служить распространенные представления о так называемых **альтернативных** тактиках репродуктивного поведения самцов. Согласно этим воззрениям в каждой данной популяции присутствуют самцы “территориальные”, которым принадлежит приоритет в качестве производителей потомства, и такие, которые не способны удер-

жать за собой индивидуальный участок. Этим последним удается спариться с самкой, лишь улучив удобный момент при мимолетном вторжении на участок территориального самца. Они именуются “нетерриториальными”, а также “хитрыми ловкачами, увиливающими от ответственности” (sneakers – от английского глагола sneak – подкрадываться).

Примеры применения этой дихотомии в отношении разных видов, относящихся ко всем без исключения классам позвоночных (рыб, амфибий, рептилий и птиц), многочисленны. Если набрать в Интернете словосочетание “male alternative tactics”, можно получить ссылки на 11 300 000 литературных источников. Сравнительно недавно эта оппозиция из сферы рассмотрения поведе-

ния позвоночных была заимствована в область изучения социальных отношений в популяциях насекомых. Однако некоторые исследователи поведения стрекоз красоток считают такое подразделение самцов на “территориальных” и “нетерриториальных” искусственным, полагая, что тот или иной характер их пространственно ориентированного поведения обусловлен сиюминутными обстоятельствами в их биографии (см., например, Forsyth, Montgomerie, 1987; Koskimäki et al., 2009).

Задача настоящей статьи состоит в том, чтобы показать необоснованность самого подхода (критику его см. Панов, 2009) вообще и в применении к репродуктивным скоплениям стрекоз красоток рода *Calopteryx*, в частности. Суть нашей позиции в том, что наблюдаемые в данной популяции социосексуальные отношения далеко не всегда диктуются некими специализированными детерминантами, ответственными за наблюдаемое репродуктивное поведение самцов и только за него. Скорее это один из конкретных способов реализации широкого (хотя и не безграничного) спектра поведенческих потенций вида, причем именно такой способ, который предопределяется сиюминутными условиями (преходящие изменения экологических условий, социодемографическая структура данной группировки, возраст самца и многие другие). Иными словами, перед нами не адаптивный специализированный механизм, выработанный видом в ходе его эволюции, а попросту результат стечения обстоятельств в данный момент времени.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Объект исследования, материал и методы

В период с 12 июня по 27 июля 2010 г. во Владимирской обл. (окрестности пос. Мстера) проводили систематические наблюдения за поведением стрекозы красотки блестящей (*Calopteryx splendens*) на отрезке р. Тюмба длиной 20 м. Распределение этих стрекоз в их излюбленных местообитаниях неравномерно. Хотя они могут быть встречены на всех тех участках, где в проточной воде имеется выступающая на поверхность водная растительность, служащая присадами для самцов и местом яйцекладки самок, кое-где образуются весьма плотные поселения. Иногда на отрезке водотока длиной в 15 м удается насчитать до 50–70 активных самцов.

Общая картина происходящего в таких скоплениях дана в другой работе (Панов, Павлова, 2009). Там проводится аналогия между репродуктивными агрегациями стрекоз красоток и токами у птиц. Общее заключается в том, что те и другие организованы как мозаика индивидуальных участков самцов, которые посещаются самками, готовыми к копуляции. Что касается отличий

этих агрегаций от токов у птиц, то главное из них состоит в том, что участки обитания самок не изолированы от места локализации группировок самцов, но широко перекрываются с ними. Более того, самки, не готовые к спариванию, пребывают в пределах мозаики участков самцов и кормятся здесь в утренние и вечерние часы, не подвергаясь притязаниям со стороны последних. В такие периоды самки держатся на верхушках побегов водных растений, на высоте около 1 м. Здесь они, как и самцы, сексуально неактивные в данное время (см. ниже), и как бы выходят из сферы социальных взаимоотношений, которые разворачиваются у самой поверхности воды, на нижних фрагментах водных растений и на тех из них, что погружены в воду.

Работа была сосредоточена на секторе реки площадью около 100 м². В разгар брачного сезона динамическая плотность самцов поддерживалась на уровне порядка 50 особей. Здесь в период с 15 июня по 20 июля индивидуально помечены 118 самцов и 32 самки. Помимо этой площадки наблюдения проведены на другой, которая отличалась от основной более плотным покрытием водной растительностью (21–24 июля). Здесь помечены еще 8 самцов.

Метки наносили на разные участки тела смесью художественной масляной краски с бесцветным лаком для ногтей. После того, как запас относительно простых комбинаций меток (например, красная спина – красное основание брюшка – красный конец брюшка) грозил быть исчерпанным, мы стали наносить метки белым или красным маркером на крылья. Эти способы мечения, в отличие от традиционных (нанесение номеров на крылья), позволяют распознавать особей даже в полете. После мечения стрекоз фотографировали для последующих измерений, закрепив крылья медицинской резинкой на планшете с миллиметровой бумагой для последующего измерения в лаборатории.

Основным способом фиксации наблюдений была видеосъемка. Поскольку задача работы состояла в анализе взаимодействий между особями, которые обычно мимолетны, мы использовали в основном метод сплошной видеосъемки фокального самца. Только таким образом возможно зафиксировать, например, всю последовательность событий от появления самки на участке самца до момента садки. Коль скоро копуляция есть событие редкое, даже с применением этого метода удалось получить протоколы всего лишь 20 спариваний. Данные наблюдений фиксировались также путем записи их на диктофон.

В период с 12 по 24 июля на основной площадке два наблюдателя, оснащенные видеокамерами Sony CCD-TR570E и CCD-TR3400E, биноклями и фотоаппаратами, параллельно фиксировали все происходящее (конфликты между самцами, спа-

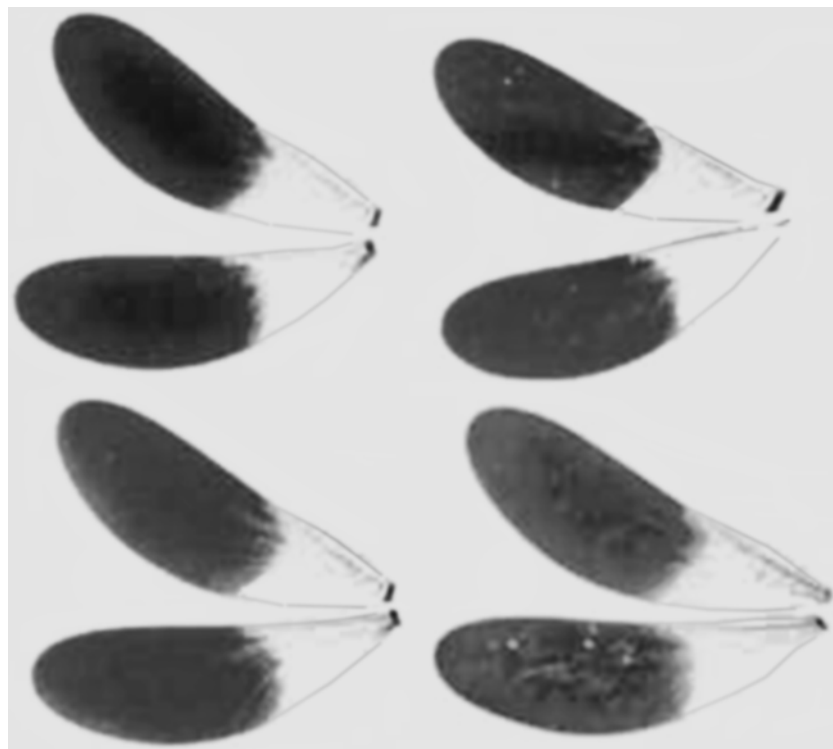


Рис. 1. Изменчивость степени пигментации крыльев у самцов *C. splendens xanthostoma* (из: Siva-Jothy, 1999).

ривания, появление ранее помеченных особей) из двух разных точек. Общее время этих наблюдений составило около 80 человеко-часов. Видеоматериал зафиксирован на 22 кассетах, хранящихся в видеотеке Лаборатории сравнительной этологии и биокommunikации Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова.

О двух “тактиках” репродуктивного поведения самцов стрекоз красоток

Априорное подразделение самцов стрекоз красоток на категории “территориальных”, и “нетерриториальных” господствует в литературе по социальному поведению видов рода *Calopteryx* с момента выхода в свет работы Пайюнена (Pajunen, 1966). Эту идею многократно пытались усилить, утверждая, что различия между двумя группами затрагивают не только поведение самцов, но и признаки их внешней морфологии (в частности, высказывалась мысль, что нетерриториальные самцы окрашены менее ярко; см., например, Grether, 1997; Siva-Jothy, 1999). Второй из этих авторов пытается убедить читателя, что самки *C. splendens xanthostoma* в состоянии распознавать перед спариванием степень пигментации крыльев самцов, показанные на рис. 1. С другой стороны, в тщательной работе по *Calopteryx maculata* с использованием калориметрической техники и точных измерений показано, что никаких различий во

внешней морфологии между теми самцами, которых автор относил к категориям “территориальных” и “нетерриториальных”, обнаружить не удалось (Shorter, 2007). На нашем материале также не удалось показать такие различия.

Наши данные позволяют прийти к выводу, что сама схема разбиения самцов на два названных класса не имеет под собой достаточных оснований. Под термином “территориальность” понимают не более чем устойчивое пребывание самца в пределах участка, где его посещают самки, готовые к спариванию. Между тем подобное поведение характерно лишь для одного из этапов в биографии самца. Это значит, что каждый самец может рассматриваться в качестве “территориального” в одно время и “нетерриториального” – в другое. Совершенно очевидно, таким образом, что никакие корреляции между характером использования пространства самцом (оседлость/мобильность) и теми или иными чертами его внешней морфологии не могут быть выявлены в принципе.

Далее, нет прямой связи между той же оппозицией (“оседлость”/мобильность) и модусом поведения самцов в отношении самок. Считается, что линия поведения “территориального” самца ограничивается ожиданием самок на его участке и копуляциями “по соглашению” с партнершей, тогда как для “нетерриториальных” (sneakers) – это так называемые насильственные копуляции. В действительности, это не так, поскольку готов-

Таблица 1. Результаты прослеживания судеб индивидуально меченых самцов *C. splendens*

Показатель	$X \pm SD$ (медиана)	Разброс значений	Число самцов (n)
Число дней между поимкой и последней регистрацией	5.5 ± 3.9 (5)	1–19	48
Число последовательных дней, на протяжении которых самец отмечался ежедневно	1.5 ± 0.9 (1)	1–4	46
Число дней между первой и последней регистрациями	1.8 ± 1.2 (1)	1–7	46

ность к насильственным спариваниям свойственна любому наугад взятому самцу, если ему предоставляется к тому удобный случай. Такая ситуация возникает, в частности, когда по окончании откладки яиц под водой самка всплывает на участке самца, иного чем тот, который копулировал с ней до этого.

Кроме того, сама по себе приверженность к осуществлению насильственных сексуальных контактов не может рассматриваться в качестве успешной “тактики”, поскольку они никогда не приводят к осеменению самки. Успеха при этом не достигают ни “территориальные”, ни “нетерриториальные” самцы. Ниже мы приведем конкретные данные наблюдений за поведением индивидуально меченых самцов красотки блестящей, призванные подтвердить справедливость высказанных здесь положений. Из 118 меченых самцов 48 (40.7%) были встречены повторно с промежутком от одного до 19 дней (среднее 5.5 ± 3.9 ; табл. 1).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Общая схема поведения самцов и их конкурентных взаимоотношений

Распределение самцов в пространстве. Самцы ночуют в густой прибрежной растительности в составе компактных агрегаций, внутри которых минимальные индивидуальные дистанции составляют несколько сантиметров. Как только воздух начинает прогреваться, они распределяются по руслу реки, рассаживаясь на стеблях и листьях растений. При этом сексуально активные самцы занимают присады, расположенные не выше 20–25 см. Только их посещают готовые к спариванию самки, тогда как сексуально неактивные держатся на верхних ярусах водной растительности, где их появление самец-обладатель участка обычно игнорирует. Высоко над водой присаживаются также бродячие самцы, сексуально неактивные в данный момент.

Самцы, готовые к спариванию, распределены в пределах репродуктивного поселения неравномерно, в зависимости от характера расположения

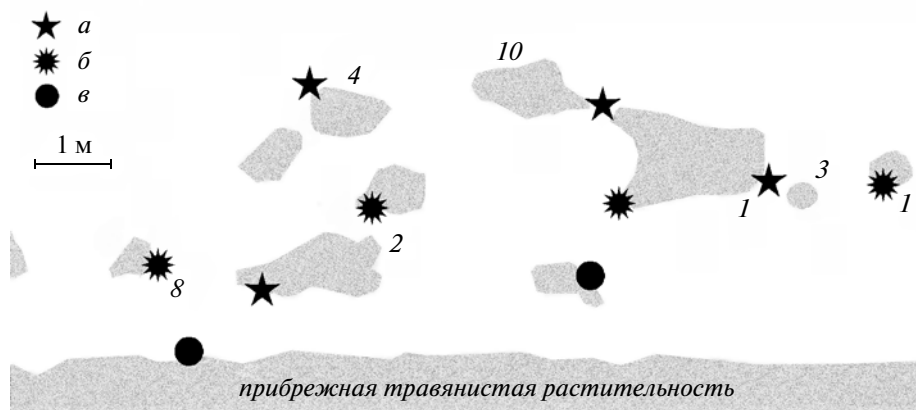


Рис. 2. Схема экспериментальной площадки. Цифрами показано число копуляций на данной присаде. Присады: *a* — постоянно занимаемые самцами; *b* — занимаемые лишь время от времени; *в* — используемые самцами, которые не конкурируют с другими за наиболее предпочитаемые присады.

удобных присад. На площадке, схема которой показана на рис. 2, это были нижние листья стеблей сусака зонтичного (*Butomus umbellatus*). Как видно из схемы, индивидуальные присады самцов-соседей расположены иной раз немногим более чем в 1 м одна от другой, максимально — до 4–5 м. Из рис. 2 следует также, что привлекательность присад для самцов неодинакова. Можно выделить три их категории. Две категории присад используются сексуально активными самцами неизменно или лишь время от времени, а присады третьей категории служат местом пребывания самцов, находящихся вне стадии сексуальной активности. По ходу сезона размножения самцы, обладающие правом на максимально предпочтительные присады первой категории, сменяют друг друга во времени с большей или меньшей регулярностью. По данным мечения наибольший срок обладания самцом такой присадой составил 5 дней (с перерывом в двое суток—9 дней).

Складывается впечатление, что, фактически, самцы конкурируют именно за обладания такого рода присадами, а не за участок как таковой. Как будет показано ниже, степень стабильности в использовании самцом его излюбленной присады позволяет довольно надежно прогнозировать его последующую судьбу как владельца данного участка.

Структура индивидуального участка и характер его использования самцом-хозяином. Такая присада оказывается главным компонентом индивидуального участка самца и, таким образом, центром его активности. Она, вкуче с соседними фрагментами нижнего яруса растительности формируют центральную зону (core area) участка, границы которого совершенно размыты. Поэтому мы предпочитаем термин “индивидуальный участок” другому, широко принятому в литературе об этих стрекозах, где данный фрагмент пространства обозначается как “территория”. Этому решению соответствует и то обстоятельство, что поведение самца, которое направлено на удержание участка за собой, не вполне соответствует категории истинного территориального поведения (см. ниже).

В тот период, когда самцу принадлежит исключительное право обладания данным участком, он большую часть времени пребывает на своей основной (“главной”) присаде, хотя может эпизодически использовать и 2–3 другие, расположенные в радиусе около 1.5–2 м вокруг нее. Дело в том, что самец не остается неподвижным, он систематически взлетает и сразу же возвращается на ту же, излюбленную им присаду, либо на другую, находящуюся неподалеку. Мы делим такие взлеты на 1) спонтанные и 2) спровоцированные появлением на данном участке другого самца (реже — самки).

Для примера приведем данные одного хронометража из многих полученных в процессе работы. Прослеживание поведения меченого самца на протяжении 4 ч непрерывных наблюдений показало, что он взлетал за это время 274 раза. Из общего числа взлетов 232 были спонтанными и только 42 (15.3%) спровоцированными. На свою “главную” присаду после взлетов с нее самец возвращался 131 раз (47.8%). Длительность пребывания в воздухе во время спонтанных взлетов варьировала от 0.5 до 12 с, средняя величина составила всего лишь 2.52 ± 2.16 с, медиана 2 с ($n = 45$).

Что касается спровоцированных взлетов, то они, по вполне понятным причинам, оказываются достоверно более длительными, варьируя от 2 до 33 с (среднее 10.02 ± 7.91 с, медиана 7 с, $n = 42$). Их длительность увеличивается по сравнению со спонтанными взлетами в силу того, что большая часть таких взлетов выливается в короткое воздушное взаимодействие с самцом-пришельцем (реже — в попытку сблизиться с самкой, не покидая пределов своего участка).

Показательно, однако, что самец в период устойчивой связи со своим участком избегает вступать без необходимости в длительные взаимодействия с другими самцами. За регулярными спонтанными взлетами самца с главной присады следуют очень быстрые (в пределах первых секунд) посадки, как правило, на нее же. То же самое наблюдается, когда взлет самца спровоцирован пролетом через его участок другого самца и коротким взаимодействием хозяина с ним. В этот период “устойчивости” связей с участком самец нередко просто игнорирует таких пролетающих мимо самцов и даже не взлетает при их приближении. Не вмешивается он и в конфликты самцов, занимающих соседние участки. Создается впечатление, что на этом этапе действует автономная программа: “по возможности не покидать присаду”.

О том, что динамика спонтанных взлетов каким-то образом связана с социальным статусом самца и его потенциями как производителя, говорят следующие наблюдения. У самца-претендента на данный участок, как только ему удалось вытеснить его прежнего хозяина, сразу же начинаются спонтанные взлеты и уменьшается количество спровоцированных. Иными словами, вступает в силу упомянутая выше автономная программа “по возможности не покидать присаду”. С другой стороны, спонтанные взлеты заметно реже наблюдаются у самцов, оставивших свой участок по собственному почину или вытесненных на периферию поселения.

Агонистическое поведение и смена хозяев участка. Мы используем термин “агонистическое” поведение как более соответствующий наблюдаемому у самцов стрекоз красоток по сравнению с тер-

минами “территориальное” и “агрессивное”, которые используются в литературе по этим видам¹. Оба они, как нам кажется, не соответствуют истинному положению вещей. Как уже было сказано, индивидуальный участок самца не отвечает строгому определению территории как некоего фрагмента пространства, четко оконтуренного границами, которые охраняются его собственником. Еще важнее то, что конфликты между самцами лишены очевидных признаков агрессии. Прямые контакты между самцами наблюдаются лишь в тот момент, когда один из них претендует на самку, удерживаемую другим. В такие моменты возможен захват головы второго церками первого (как при захвате самки самцом). Но это есть результат чистой случайности и никак не выглядит в качестве намеренной контактной агрессии. В силу всего сказанного выражения “атака”, “драка” и “бой” (fighting), широко используемые в англоязычной литературе о красотках, представляются нам дезориентирующими.

Наиболее распространенной формой конфликта между самцами оказываются так называемые совместные порхающие полеты (см. видеоклип 1 на сайте www.panov-ethology.ru). Они в деталях описаны в статье о поведении самцов красотки-девушки (*C. virgo*) (Rajunen, 1966). Важно подчеркнуть, что во время таких взаимодействий, которые могут длиться десятки минут, никто из их участников не делает ни малейших попыток сократить индивидуальную дистанцию, остающуюся все время в пределах порядка 10 см. Не удается также выявить роли преследователя и преследуемого, т.е. ни один из самцов не третирует другого, не говоря уже о каких-либо нападениях их друг на друга (подробнее см. Панов и др., 2010).

Ни эти взаимодействия, ни гораздо более напряженные, именуемые нами “погонями” (см. там же), не приводят сами по себе к вытеснению хозяина участка самцом, претендующим на него. В таких ситуациях последовательность событий такова. Претендент на участок демонстрирует свои намерения тем, что уже в момент своего появления начинает упорно садиться на главную присаду хозяина либо в непосредственной близости от нее, явно игнорируя ответные действия собственника участка. Тот в этой ситуации стремительно мечется в воздухе, то и дело пытаясь согнать пришельца с оспариваемой присады. После очередного такого эпизода следует новая серия совместных порхающих полетов или длительных “погонь” с участием обоих оппонентов. Наиболее важно, однако, то обстоятельство, что хозяин участка не садится ни

на свою главную присаду, ни на какие-либо другие даже тогда, когда они остаются свободными. Пришелец, наоборот, упорно садится на них при малейшей возможности.

Исход конфликта может быть решен на протяжении часа—полтора. Если первоначальный собственник все же решается сесть на оспариваемую главную присаду хотя бы несколько раз подряд, он имеет высокий шанс сохранить свое право на участок. Этот шанс тем ниже, чем более высока летательная активность такого самца. Если же с первоначальным упорством раз за разом на присаду садится пришелец, то выигрывает противоборство он, приобретая тем самым исключительное право на данный фрагмент пространства. Следует заметить, что конфликты, происходящие по описанной схеме, могут занимать многие часы. Чем дольше длится противостояние, тем более вероятной оказывается смена собственника участка.

Все сказанное в этом разделе заставляет прийти к выводу, что самец на начальной стадии пика сексуальной активности выбирает удобную присаду, а не участок как таковой. Утрата присады означает и утрату индивидуального участка.

Динамика социального статуса самцов

Из сказанного выше следует, что сам по себе факт длительного пребывания самца в ограниченном секторе акватории (что на первый взгляд можно расценить как принадлежность особи к категории “территориальных” самцов) еще не является показателем его репродуктивного потенциала в это время. Два фактора необходимы для обеспечения его статуса как перспективного производителя. Это, во-первых, достаточно высокий уровень двигательной активности самца, оцениваемый по частоте спонтанных взлетов. Во-вторых, присутствие вокруг присады самца полупогруженной водной растительности, на которую самка откладывает яйца непосредственно после копуляции. Что касается фенотипических особенностей самцов, то мы не нашли подтверждения тому, что наиболее успешные самцы отличаются максимальными размерами (табл. 2). Кроме того, успеха при спаривании добиваются самцы с белыми и красными метками. Это говорит о том, что самка уделяет мало внимания частным деталям его облика, реагируя скорее на общий характер его двигательного поведения.

В качестве довода в пользу сказанного приведем следующий пример. Участок б (рис. 2) на протяжении трех суток находился в распоряжении самца БХ (помечен 12.VII). В вечерние часы 14 и 15.VII, когда за ним вели непрерывные наблюдения, частота его спонтанных взлетов составляла в среднем 58 за 1 ч. В эти дни у данного самца зарегистрировали 6 успешных копуляций и один за-

¹ Наблюдается ошибочная тенденция ставить знак равенства между понятиями “территориальное поведение” и “агрессивное поведение” (см., например, Contreras-Garduco et al., 2009).

Таблица 2. Размеры и репродуктивный успех самцов *C. splendens*, условно относимых к категории “территориальных”

Самцы (указаны номера)	Длина брюшка, см	Число спариваний
Наиболее успешные		
61	3.94	4
45	3.8	4
70	3.8	4
Среднее	3.86 ± 0.07	
Малоуспешные и неуспешные		
64	4.03	1
138	4.0	1
63	4.01	—
102	4.07	—
136	3.97	—
109	3.89	—
Среднее	3.99 ± 0.06	

Примечание. Различие по длине брюшка между успешными, а также малоуспешными и неуспешными самцами достоверно по критерию Манна-Уитни ($p = 0.037$).

хват самки, не закончившийся ее осеменением. О привлекательности для самки этого участка говорит следующий факт. Во второй из этих дней самки выбирали его в 18.00, 18.18, 19.51 и 20.08. Вечером 16.VII этот самец увеличивал свою мобильность, постепенно утрачивая связь со своей главной присадой, а на следующий день его участок пустовал.

В период между 18 и 21.VII в зоне, охватывающей участок 6 и левый край участка 4 (рис. 2), периодически можно было видеть самца № 96. Он нередко использовал главную присаду самца БХ, но спонтанные взлеты у него практически отсутствовали. Кроме того, в эти дни уровень воды упал, так что растительность, которая ранее лишь немного выступала над водой, оказалась над ее поверхностью и стала непригодной в качестве субстрата для откладки яиц самками. Неудивительно поэтому, что в эти три дня они не посещали этот сектор экспериментальной площадки.

Таким образом, оппозицию “самец территориальный/нетерриториальный” правильнее, на наш взгляд, заменить другой: “сексуально активный/сексуально пассивный”. Различия между этими двумя категориями самцов определяются уровнями их двигательной активности в форме спонтанных взлетов. Разумеется, это лишь два крайних полюса континуума, так что возможны промежуточные состояния умеренной сексуальной активности. Вероятно, именно для самцов в

этом состоянии характерны попытки насильственных копуляций (см. ниже о первой наблюдавшейся копуляции у самца № 45).

Переход из состояния пассивности в стадию активного саморекламирования посредством систематических взлетов мы наблюдали у самца № 45, который с момента мечения (1.VII) постоянно присутствовал на экспериментальной площадке в секторе, охватывавшем участки 2 и 3 (рис. 2). Во вторую половину дня 2.VII этот самец держался стационарно вместе с двумя другими самцами и постоянно конфликтовал с ними (взаимодействия типа совместных порхающих полетов — см. выше). 3 и 4.VII наблюдения не проводили, а 5.VII самец № 45 удерживал за собой участок 5 и дважды контактировал с самками. Интересно, что первый такой контакт можно было отнести к категории насильственного захвата самки, а второй закончился успешной копуляцией. Этот самец дважды успешно спаривался также 9.VII (в 17.32 и 18.14). Еще одна самка посещала его участок в 18.08, но не позволила самцу, ухаживавшему за ней, сделать садку. В этот день после 17.00 появился претендент на участок 5. После захвата самки самцом № 45 этот пришелец налетел на копулирующую пару и попытался выхватить самку из тандема. К 18.00 претендент активизировался в плане захвата главной присады самца № 45, после чего наблюдали типичный процесс смены хозяев участка. Последний раз самца № 45 видели 13.VII. Он на короткое время появился там, где был помечен и сразу же улетел.

Достоверно показано, что самец, вытесненный со своего участка другим, может, после отсутствия на протяжении нескольких дней, вернуться сюда же и отвоевать свои первоначальные владения, а затем оставаться их хозяином достаточно длительное время. Так, самец № 61 удерживал за собой участок во фрагменте водной растительности 3 (см. рис. 3) в период с 16 до 19.VII. За это время у него были отмечены 4 спаривания. В последнюю из этих дат его присада перешла к самцу № 70, которого до этого на протяжении нескольких дней мы отмечали примерно в 6–7 м влево от экспериментальной площадки. Смене хозяина участка предшествовал длительный конфликт между ним и претендентом. Во вторую половину дня 19.VII самец № 70 спаривался 4 раза (14.55–17.16), а около 18 ч на его участок начал претендовать самец № 61. На следующий день ему удалось сравнительно легко вытеснить самца № 70, который начал перемещаться вправо от площадки наблюдений и позже не был здесь встречен. Что касается самца № 61, то у него 20.VII в 17.25 зарегистрирована неудачная попытка спаривания, а также вялые попытки сближения с двумя самками, приземлившимися на его участке (17.35). Все это указывает на спад сексуальной активности данного самца в период вторичного его обладания участком

3. Тем не менее он удерживал за собой участок до 24.VII, когда работа была окончена.

Эти наблюдения (и многие другие) заставляют прийти к выводу, что можно говорить не только об индивидуальных участках, находящихся сравнительно короткое время (несколько дней) в исключительной собственности самца, но и об его участке обитания, перекрывающем таковые многих других самцов. Результаты мечения показали, что один и тот же самец может быть встречен в разное время в точках, отстоящих друг от друга на расстоянии по крайней мере до 80 м, как это следует из прослеживания судьбы самца № 45 (см. также табл. 1). В пределах такого участка обитания самец держится до наступления пика сексуальной активности, когда он начинает удерживать за собой перспективную присаду, а также по окончании периода активного участия в репродукции.

Попытки насильственных спариваний

Проведенные наблюдения показывают, что между понятиями “нетерриториальный” и “действующий по случаю” (sneaker) не следует ставить знак равенства. Стремление захватить самку, если тому благоприятствует удачный случай, имманентно присуще каждому самцу, достигшему стадии половозрелости. Нами описан случай захвата самцом самки, вынырнувшей после откладки яиц на его участке. Этому не предшествовало ухаживание самца за ней, а копуляция не произошла из-за отказа самки контактировать половым отверстием с его копулятивным органом.

Мы наблюдали формирование тандемов в ранние утренние часы, когда самцы еще не заняли своих участков на воде и держатся вперемежку с самками. В это время динамическая плотность особей обоих полов, ночевавших здесь группами, достаточно высока, что благоприятствует случайным сексуальным контактам.

У стрекоз красоток успешность спаривания гарантирована лишь в том случае, если самка добровольно позволяет самцу схватить ее по окончании ритуала ухаживания (подробности см. Панов и др., 2010). Однако, будучи захвачена самцом силой, самка отказывается копулировать с ним и не подносит конец брюшка к его совокупительному органу. При нормальной копуляции самец после садки несколько раз быстро взмахивает крыльями, подтягивая самку кверху и помогая ей тем самым принять надлежащее положение. При насильственном спаривании копуляции такая серия взмахов повторяется иногда более 10 раз (до 13), но без малейшего успеха².

Насильственные захваты самок мы наблюдали в скоплении красоток блестящих на р. Мстерке,

где динамическая плотность была необычайно высока. Здесь каждый захват самцом самки привлекал внимание многих других самцов, так что в одном случае на самку активно претендовали 4 самца. Все они образовали плотный клубок, под которым самка оказалась утопленной в воде (Панов и др., 2010, рис. 15).

По наблюдениям Кордеро и Андреса за красотками *Calopteryx haemorrhoidalis*, при типичной попытке насильственного спаривания самец захватывает самку в момент откладки ею яиц (Cordero, Andrés, 2002). Мы наблюдали такое поведение лишь однажды (всего зафиксировано 49 копуляций, из которых 20 прослежены от начала до конца). Дважды имели место неудачные попытки самцов выхватить самку из тандема и столько же раз такие попытки увенчались успехом. Можно видеть, что в изученном нами поселении такого рода явления оказались редкими, что заставляет нас усомниться в существовании особой категории самцов, промысляющих похищением самок.

ОБСУЖДЕНИЕ

Высказанные здесь представления оказываются в хорошем согласии с точкой зрения Коскюмаки с соавторами (Koskimäki et al., 2009). Они пишут: “Исследования по разным видам рода *Calopteryx* неоднократно показали, что территориальное и нетерриториальное поведение (самцов) есть тактики, не альтернативные друг другу, но обусловленные обстоятельствами (conditional) и что размер особей не связан с тем, возможно или невозможно для них удерживать территорию со всеми ее ресурсами”. Вместо понятия “хитрец” (sneaker) они предлагают говорить о самцах, свободно перемещающихся в пространстве (wanderers).

Показано, что одним из факторов, влияющим на перспективы самца в качестве производителя, оказывается уровень содержания жира в его тканях (Plaistow, Siva-Jothy, 1996). Так, у молодых самцов, еще не обосновавшихся на индивидуальных участках, запасы этого источника энергии избыточны, но постепенно уменьшаются с возрастом до минимума, когда самец оставляет место, где он держался в качестве хозяина на протяжении нескольких дней, максимально до 20 дней у *C. maculata* (Forsyth, Montgomerie, 1987). Полученные нами результаты выглядят вполне совместимыми с предложенными трактовками.

Что касается вопроса об эффективности попыток насильственных спариваний, то они характерны, вероятно, для ситуаций очень высокой динамической плотности самцов (как это показано наблюдениями на р. Мстерка — см. выше) Аналогичная ситуация описана для очень плотных репродуктивных скоплений *Calopteryx haemorrhoidalis*. На площадке с умеренной плотностью 77% из 96 спариваний предшествовало предкопуляционное

² См. видеоклип 9 на сайте www.panov-ethology.ru.

поведение самцов, тогда как на другой, с высокой плотностью, 60% из 161 попыток спаривания были насильственными (Cordero, Andrés, 2002). Трудно предположить, что все насильственные захваты самок осуществлялись “самцами-хитрецами”. Впрочем, как это ни странно, авторы этой статьи не отказываются от идеи существования “хорошо известных” (well-known) альтернативных репродуктивных тактик. Такова непоколебимая сила убеждений в истинности устоявшихся господствующих представлений.

По данным Кордеро, у *Calopteryx haemorrhoidalis* 49 из 53 случаев насильственного захвата самки самцом (63.1% от 84 попыток) закончились копуляцией. Важно, однако, заметить, что, по наблюдениям этого автора, один и тот же самец может использовать оба способа действий в отношении самок: стимуляцию ее к спариванию (что традиционно приписывают только “территориальным” самцам) и насильственные садки – так называемая “альтернативная тактика хитрецов”. Так, наиболее успешный самец трижды спаривался первым способом, столько же – вторым, а 16 копуляций не удалось отнести к тому или другому типу (Cordero, 1999: 34). Поскольку, по словам автора, длительности копуляций обоих типов не различались достоверно, можно допустить, что и насильственные спаривания были успешными. Мы также располагаем немногими наблюдениями, указывающими на такую возможность.

Сходные данные приведены в работе Форсита и Монтгомери. Они пишут, что у *Calopteryx maculata* 14% территориальных самцов предпринимали попытки похищения самок на территориях, принадлежащих другим самцам. Такими нарушителями спокойствия были особи, вылетевшие в начале сезона и пребывавшие до перехода в эту категорию “успешными территориальными самцами” (Forsyth, Montgomerie, 1987).

Примером некритичного следования априорному подразделению самцов на категории “территориальных” и “нетерриториальных” (бродячие, wanderers) может служить работа Коскимаки с соавторами (Koskimäki et al., 2009). На протяжении двух дней (18 и 28.VII) они отловили 39 самцов красотки-девушки. Из них 28 отнесены к категории территориальных на том основании, что каждая их этих стрекоз держалась на протяжении 3 ч в радиусе 2 м и не выше чем 50 см от поверхности воды. Тех 11 самцов, которые не удовлетворяли этим условиям, отнесли к категории бродяг. Проанализировав эту небольшую, механически составленную выборку, авторы пришли к выводу, что территориальные самцы в среднем крупнее бродячих. На наш взгляд, выводы, построенные на материале, собранном подобным образом, не заслуживают большого доверия.

Мы полагаем, что “классификация”, которой следовали эти авторы, и ей подобные не могут

привнести в представления о поведении животных ничего, кроме недоразумений. Эти априорные схемы входят в явное противоречие с принципом “бритвы Оккама” (не умножай сущностей без необходимости) и оказываются основой упрощенческих трактовок происходящего, уводя исследователей от необходимости тщательного, детализированного анализа явления во всей его сложности и внутренней противоречивости.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Панов Е.Н., [1983] 2009. Поведение животных и этологическая структура популяций. М.: URSS. 423 с.
- Панов Е.Н., Опаев А.С., Павлова Е.Ю., 2010. Социальная организация репродуктивных поселений и брачное поведение у стрекоз красоток Calopterygidae (Insecta: Odonata) // Этология и зоопсихология. Вып. 2. 31 с. <http://www.etholpsy.ru/>
- Панов Е.Н., Павлова, Е.Ю., 2009. Жизнь стрекоз глазами орнитолога // Природа. Вып. 11. С. 28–37.
- Contreras-Gurduño J., Córdoba-Aguilar A., Lanz-Mendoza H., Cordero R.A., 2009. Territorial behaviour and immunity are mediated by juvenile hormone: the physiological basis for honest signaling? // Functional Ecology. V. 21. №1. P. 157–163.
- Cordero A., 1999. Forced copulations and female contact guarding at a high male density in a calopterygid damselfly // J. Insect Behavior. V. 12. № 1. P. 27–37.
- Cordero A., Andrés J.A., 2002. Male coercion and convenience polyandry in a calopterygid damselfly // J. Insect Sci. V. 2. № 14. P. 1–7.
- Forsyth A., Montgomerie, R.D., 1987. Alternative reproductive tactics. Alternative reproductive tactics in the territorial damselfly *Calopteryx maculata*: sneaking by older males // Behav. Ecol. Sociobiol. V. 21. №. 2. P. 73–81.
- Gould S.J., Lewontin R.C., 1979. The spandrels of San Marco and the Panglossian paradigm: a critique of the adaptationist programme // Proc. R. Soc. Lond. B. V. 205. P. 581–598.
- Grether G.F., 1997. Survival cost of an intrasexually selected ornament in a damselfly // Proc. Biol. Sci. № 264 (1379). P. 207–210.
- Koskimäki J., Rantala M.J., Suhonen J., 2009. Wandering males are smaller than territorial males in the Damselfly *Calopteryx virgo* (L.) (Zygoptera: Calopterygidae) // Odonatologica. V. 38. № 2. P. 159–165.
- Pajunen V.I., 1966. Aggressive behaviour and territoriality in a population of *Calopteryx virgo* L. (Odonata: Calopterygidae) // Annls zool. fenn. V. 3. P. 201–214.
- Plaistow S., Siva-Jothy M.T., 1996. Energetic constraints and male mate-securing tactics in the damselfly *Calopteryx splendens xanthostoma* (Charpentier) // Proc. R. Soc. Lond. B. V. 263. P. 1233–1238.
- Shorter J.R., 2007. Coloration as an indicator of male quality in the Dark Winged Damselfly *Calopteryx maculata* // <http://deepblue.lib.umich.edu/bitstream/2027.42/57583/1/>
- Siva-Jothy M.T., 1999. Male wing pigmentation may affect reproductive success via female choice in a calopterygid damselfly (Zygoptera) // Behaviour. V. 136. № 10/11. P. 1365–1377.

**BEHAVIOR OF MALES IN REPRODUCTIVE AGGREGATION
OF THE BANDED DEMOISELLE (*CALOPTERYX SPLENDENS*,
INSECTA, ODONATA)****E. N. Panov, A. S. Ораев***Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow 119071, Russia*

The view, according to which damselfly males practice two alternative reproductive tactics of access to females, is critically discussed. It is widely accepted that some of them ("territorial" ones) have a priority as potential female partners, while others (sneakers, wanderers) are incapable to hold individual territory. They succeed to copulate only by the way of short intrusion into area defended by a territorial male when a female is present there. Thus, the tactic of a "territorial" male is to wait for a female at his territory and to copulate with her by mutual agreement, while non-territorial ones perform forced copulations. By tracing fates of individually marked males (48 out of 118 labeled) it was shown that every male may be regarded as "territorial" at one time and as wanderer before and after it. Therefore, none correlation between a mode of space use by a male (territoriality/wandering) and any characteristic of its external morphology or signal behavior are possible. The authors did not find such correlations. In accordance with the data obtained, a more plausible explanation is that a female selects not a male, but a place, being occupied by any male, which is the most optimal for egg-laying. In addition, it was ascertained that an adherence to forced copulations as such cannot be a successful tactics, since such interactions practically never lead to insemination. Neither "territorial" nor "non-territorial" males have success in it. In other word, there is no two alternative tactics (like adaptive specialized mechanisms evolved in the species), but simply a result of different concurrence of circumstances at the given moment.