

УДК 591.555.32:595.733.3

ВАРИАНТЫ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ ПРОСТРАНСТВА САМЦАМИ КРАСОТКИ БЛЕСТЯЩЕЙ (*CALOPTERYX SPLENDENS*, ZYGOPTERA, ODONATA): АЛЬТЕРНАТИВНЫЕ ТАКТИКИ ИЛИ ЧЕРЕДУЕМОСТЬ ВО ВРЕМЕНИ?

© 2016 г. А. С. Опаев¹, Е. Н. Панов²

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

¹e-mail: aleksei.opaev@gmail.com

²e-mail: panoven@mail.ru

Поступила в редакцию 03.06.2015 г.

У стрекоз-красоток рода *Calopteryx* принято выделять две тактики поведения самцов – территориальную и нетерриториальную. Считают, что различия между ними лежат в основе двух альтернативных репродуктивных тактик у этих насекомых. Территориальные самцы спариваются чаще. С возрастом они истощаются и переходят в разряд нетерриториальных, которым удается копулировать с самкой лишь от случая к случаю. Однако особенности пространственного поведения стрекоз-красоток известны лишь в общих чертах, что затрудняет интерпретацию существующих эмпирических данных. Мы приводим данные о пространственном поведении самцов красотки блестящей (*C. splendens*), полученные в течение трех полевых сезонов во Владимирской обл. Наблюдали за индивидуально опознаваемыми стрекозами. Каждого самца в каждый день наблюдений за ним характеризовали как территориального либо нетерриториального и отмечали места его пребывания. Вероятность самца быть территориальным сокращается по ходу его жизни. А тип тактики (территориальный или нетерриториальный) в данный день определяет удержание той же тактики и на следующий день. Мы выделили примерно равные по длительности территориальную и нетерриториальную фазы в жизни самца, которые последовательно сменяют друг друга. В территориальную фазу своей жизни самец занимает территорию и стремится оставаться здесь как можно дольше. Уход самца с территории может быть обусловлен (1) конкуренцией его с другими, и в результате самец может переместиться на другую территорию. В других случаях (2) наступает истощение, и тогда самец переходит в разряд нетерриториальных. Таким образом, на протяжении жизни самца использование им пространства меняется закономерным образом. Поэтому прямое сравнение морфологических или иных признаков территориальных и нетерриториальных самцов (часто используемое в литературе) не вполне корректно. Для дальнейшего прогресса в изучении у стрекоз так называемых “альтернативных репродуктивных тактик” продуктивнее сопоставлять параметры индивидуальных судеб самцов (например, длительности территориальной и нетерриториальной фаз, количество сменяемых им территорий и т.д.). Мы проанализировали длину крыла и брюшка самцов в зависимости от названных параметров, но не выявили взаимосвязей.

Ключевые слова: стрекозы-красотки, альтернативные репродуктивные тактики, пространственное поведение

DOI: 10.7868/S0044513416040103

Для самцов ряда видов стрекоз известна внутривидовая изменчивость пространственного и репродуктивного поведения (Poethke, 1988; Rehfeldt, 1991). Она обозначается как существование двух или трех альтернативных репродуктивных тактик (Fincke, 1985; Banks, Thompson, 1985; Forsyth, Montgomerie, 1987). Различия между разными тактиками часто (хотя и не всегда) проявляются в использовании пространства самцами. Выделяют два типа поведения самцов – территориальный и нетерриториальный (Rajunen, 1966; Convey, 1988; Cordoba-Aguilar, 2000). Как те, так и другие самцы имеют возможность спариваться с самка-

ми, но территориальных принято считать более успешными. Нетерриториальным самцам удается копулировать, лишь уловив удобный момент и/или воспользовавшись временным отсутствием территориального самца. Вероятно, нетерриториальные самцы выигрывают в том отношении, что не тратят энергию на охрану территории. Как известно, самец на протяжении жизни может чередовать оба типа поведения. Приверженность его тому или иному из них в данный момент либо преобладание какого-либо одного в течение всей жизни или на определенной стадии может зависеть от разных факторов. Это (1) генетически-

обусловленные качества самца (например, размеры и/или окраска: Siva-Jothy, 1999; Koskimäki et al., 2009), (2) его возраст (Forsyth, Montgomerie, 1987; Plaistow, Siva-Jothy, 1996) и (3) внешние обстоятельства (например, плотность популяции: Tsubaki, Ono, 1986). Поэтому стрекозы могут служить удобным модельным объектом для изучения относительной роли этих детерминантов поведения самцов.

Особенно интенсивно исследуют в этом плане стрекоз—красоток рода *Calopteryx* Leach 1815. Группа насчитывает около 20 видов, распространенных в Голарктике (Misof et al., 2000). Для этих стрекоз характерны репродуктивные агрегации с высокой локальной плотностью (несколько особей на 1 м²), в которых присутствуют как территориальные, так и нетерриториальные самцы. Тем не менее, несмотря на обилие работ по этой тематике (обзор см.: Cordoba-Aguilar, Cordero-Rivera, 2005), пространственное поведение стрекоз—красоток описано лишь в общих чертах.

Например, все авторы, выделяя у самцов красотки блестящей (*Calopteryx splendens* (Harris 1870)) территориальную и нетерриториальную тактики, не приводят деталей их пространственного поведения. Так, неизвестно, занимают ли территориальные самцы единственную территорию или могут менять ее в течение жизни, стабильны ли границы территории или могут трансформироваться со временем (Charput-Vardy et al., 2010). Еще меньше информации относительно пространственного поведения нетерриториальных самцов. Предлагаемое сообщение отчасти заполняет этот пробел. В работе приводятся данные о пространственном поведении самцов красотки блестящей в составе репродуктивных агрегаций, основанные на наблюдениях за индивидуально опознаваемые особями в течение трех полевых сезонов. Дополнительно приведены фрагментарные материалы по пространственному поведению самок.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Общие сведения

Материал собран во Владимирской обл., на небольшой речке Тюмба (окрестности пос. Мстёра; 56°22.531' с.ш., 41°56.490' в.д.). Основные наблюдения проведены 1—18 июля 2012 г. и 24 июня—13 июля 2013 г. Предварительные материалы, частично использованные в работе, собраны в июне—июле 2010.

Красотка блестящая обычна в центральной и южной Европе и встречаются на большинстве типов проточных водоемов с надводной растительностью, за исключением холодных ручьев и тенистых участков рек и озер (Скворцов, 2010). На р. Тюмба это доминирующий по численности вид

стрекоз. Хотя красотки могут быть встречены на всех участках реки, где имеется надводная растительность, местами образуются плотные репродуктивные агрегации. В таких местах на отрезке реки длиной 15 м и шириной 20 м удается насчитать одновременно до 50—70 активных самцов. В агрегациях держатся и самцы и самки, здесь они спариваются, а самки откладывают яйца. В одной из таких агрегаций, на участке реки длиной 85 м и шириной 20 м, располагалась наша контрольная площадка. Зеркало воды здесь частично покрыто куртинами сусака зонтичного (*Butomus umbellatus* L. 1753), служащего стрекозам присадами. На погруженные стебли этого растения самки откладывают яйца.

Стрекоз отлавливали энтомологическим сачком и метили перманентным маркером с жидкой краской. Комбинацию меток наносили на брюшко и крылья. После мечения насекомое закрепляли медицинской резинкой на планшете с миллиметровой бумагой и фотографировали. Впоследствии в программе Adobe Photoshop CS4 по фотографиям измеряли длину брюшка (от начала первого сегмента до конца верхних анальных придатков) и переднего крыла (от основания до вершины) с точностью до 0.1 мм. В 2012 г. мы отловили и индивидуально пометили 106 самцов и 34 самки, в 2013 — 97 самцов и 22 самки. Наносимые нами метки позволяют идентифицировать стрекоз, наблюдая за ними в бинокль. В последующие дни были повторно встречены в 2012 г. 70 самцов (66.0% от числа помеченных) и 11 самок (32.4%), а в 2013 г. 68 самцов (70.1%) и 4 самки (9.1%).

Наблюдения и отлов стрекоз на контрольной площадке проводили ежедневно в течение 2—4 ч. Территориальными мы считали тех самцов, которые в течение всего времени наблюдений в данный день держались на ограниченном участке площадью не более 0.5 м². Прочие были отнесены к категории нетерриториальных. Такой подход близко соответствует принятому в литературе о стрекозах—красотках (Pajunen, 1966; Plaistow, Siva-Jothy, 1996; Forsyth, Montgomerie, 1987).

Контрольная площадка была закартирована (см. рис. 2 и 4), на схеме отметили расположение всех куртин сусака зонтичного площадью не менее 0.5 м². Каждой такой куртине был присвоен номер. При наблюдениях отмечали, в какой куртине зарегистрирован самец в данный день (в одной или нескольких, максимально до четырех).

Таким образом, каждого самца в каждый день наблюдения за ним (1) характеризовали как территориального или нетерриториального и (2) фиксировали его пребывание в той или иной куртине.

Использованные параметры и статистический анализ

Продолжительность жизни стрекоз после мечения мы оценивали с помощью стохастических моделей мечения — повторного отлова (модели Кормака—Джолли—Себера). В этом случае во внимание принимали только факт присутствия или отсутствия самца на контрольной площадке в данный день. Лучшая модель была выбрана по информационному критерию Акайки, выбор проводили с помощью программ Mark 5.1 и Mark 7.1 (White, Burnham, 1999). Оценки ожидаемой продолжительности жизни после мечения оказались сходными в 2012 и 2013 годах — около 6 дней (см. Результаты). Поэтому в последующем анализе мы использовали (за одним исключением) данные только по тем самцам, от отлова до даты последней регистрации которых прошло не менее 7 дней (всего 43 особи). Для оценки среднего времени пребывания самцов (количество дней) в конкретной куртине использовали данные по всем самцам.

Каждого самца характеризовали тремя основными параметрами: (1) количество дней между поимкой и последней регистрацией, (2) количество дней, в течение которых самца регистрировали на площадке как территориального, (3) количество дней, в течение которых самца регистрировали на площадке как нетерриториального. Некоторые дополнительные переменные были производными от названных.

Размеры участков обитания стрекоз оценивали, нанося места пребывания самцов на схему контрольной площадки. В качестве основного показателя использовали расстояние между центрами тех наиболее удаленных друг от друга куртин сусака, которые посещал данный самец. В тех случаях, когда самец пребывал только в одной куртине, размер его участка не оценивали (всего 4 самца из 43).

Большинство выборок характеризовались нормальным распределением (критерий Колмогорова—Смирнова, $p > 0.05$), поэтому мы использовали стандартные параметрические тесты (критерий Стьюдента, корреляция Пирсона, критерий χ^2). В одном случае, когда одна из сравниваемых выборок была меньше 8, мы использовали непараметрический тест (критерий Крускала—Уоллиса). Еще в одном случае распределение одной из выборок отличалось от нормального (критерий Колмогорова—Смирнова, $p < 0.05$): здесь использовали корреляцию Спирмена. Ни по одному из параметров не выявлено различий между 2012 и 2013 гг. (критерий Стьюдента, $p > 0.05$). Поэтому данные за оба года объединены.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Поведение взрослых особей в пререпродуктивный период

Стадию имаго в жизни стрекоз-красоток разделяют на два периода — пререпродуктивный и репродуктивный (Corbet, 1999). По литературным источникам, в эти периоды насекомые держатся в разных местах. Появившись на свет, взрослые стрекозы покидают водоем, удаляясь от него на расстояние порядка нескольких сотен метров. Например, имаго *Calopteryx maculata* (Beauvois 1805) в это время держатся в лесных местообитаниях, где усиленно питаются. Длительность пререпродуктивного периода составляет около одной—двух недель (Kirkton, Schultz, 2001; Cordoba-Aguilar, Cordero-Rivera, 2005). Затем стрекозы возвращаются к водоему, где находятся репродуктивные агрегации.

Мы не располагаем собственными данными о поведении красоток блестящих в этот период. Несколько раз, до начала формирования репродуктивных агрегаций и в самом начале их существования, мы отмечали стрекоз (как самцов, так и самок) на удалении от водоема — вплоть до километра. Скорее всего, эти встречи в лесу и по его опушкам как раз и относятся к пререпродуктивному периоду их жизни.

Основные черты пространственной организации репродуктивных скоплений

Общая схема поведения самцов и самок в репродуктивных агрегациях рассмотрена в другой работе (Панов, Опаев, 2013). Здесь мы укажем только на основные черты. Пространственная структура таких агрегаций представляет собой мозаику индивидуальных участков самцов. Основу участка самца составляет его присада. В агрегациях самцов либо вблизи них держатся и самки, периодически вступающие во взаимодействия с самцами. Здесь же держатся и нетерриториальные самцы.

Вслед за большинством автором мы выделяли две тактики пространственного поведения самцов — территориальную и нетерриториальную. Помимо пространственного поведения, территориальные и нетерриториальные самцы имеют различия в репродуктивном поведении. Территориальные самцы при появлении на их участке самки в типичном случае выполняют особые демонстративные акции — летают трепещущим полетом вокруг самки и временами падают на несколько секунд в воду (Cordoba-Aguilar, Cordero-Rivera, 2005). Эти демонстрации выступают прелюдией спариванию. Само спаривание обычно происходит на участке самца, здесь же сразу после копуляции самка откладывает яйца. Нетерриториальные самцы схватывают самку

безо всяких прелюдий — поэтому такое поведение именуют насильственными копуляциями (Cordego, 1999). Так как такие самцы не имеют территории, спаривание нередко происходит на прибрежной “ничейной” растительности: здесь вероятность нарушения процесса другими самцами (особенно наиболее активными территориальными особями) минимальна. После спаривания самка откладывает яйца на удалении от места спаривания, нередко на участке какого-либо из территориальных самцов. Известно, что во время спариванием самец удаляет 80–100% спермы предыдущего самца (Waage, 1986). Поэтому можно думать, что обе тактики приводят к осеменению. Судя по нашим наблюдениям, попытки насильственных спариваний могут наблюдаться и у территориальных самцов. Обычно это происходит при недостатке самок. А в исключительных случаях самцы делают попытки спариться с другими самцами или даже со стрекозами другого вида.

Фенология и продолжительность жизни самцов и самок

Во Владимирской обл. формирование репродуктивных агрегаций красоток блестящих приходится на июнь. Более конкретные даты варьируют по годам. В 2010 г., при теплом и сухом лете, небольшое количество стрекоз на контрольной площадке отмечено уже 4 июня, а к 12–13 июня агрегация была фактически сформирована. А в 2012 г. даже 25 июня стрекоз было еще очень мало, а агрегация сформировалась чуть позже, к 1 июля. В 2013 г. к моменту начала наблюдений 24 июня, стрекозы были уже вполне обычны. Но в течение последующих нескольких дней (до начала июля) численность несколько увеличилась.

Как правило, первое время в агрегациях присутствуют почти исключительно самцы. Поэтому именно в это время чаще всего можно наблюдать попытки гомосексуальных садок. Самки начинают появляться на несколько дней позже. Мы связываем это с тем, что пререпродуктивный период у них длиннее. Возможно, для откладки яиц самкам требуется резерв жировых запасов. Это может определять большую длительность пререпродуктивного периода, когда стрекозы активно питаются. Косвенно о большей длительности этого периода может свидетельствовать то, что на наибольшем удалении от водоема, в лесных местобитаниях, мы встречали именно самок.

Стрекоз можно наблюдать до августа, когда численность начинает постепенно падать. Таким образом, репродуктивные агрегации существуют не менее двух месяцев. Аналогичные сроки приводятся и для других видов рода — например, *S. maculata* (Forsyth, Montgomerie, 1987). Но конкретные особи не присутствуют все это время — состав их все время обновляется за счет появле-

ния новых индивидуумов и исчезновения уже живущих здесь.

Так, по данным литературы самцы красотки блестящей живут около 3–6 недель (Chaput-Bardy et al., 2010). Наши данные в целом совпадают с этим. Максимальная продолжительность жизни самца после мечения составила 19 дней. Кроме того, в ходе наблюдений мы 5 раз регистрировали мертвых самцов без видимых повреждений, умерших, скорее всего, естественной смертью [Во всех случаях самцы умерли в день этого наблюдения — поскольку их довольно быстро уносило течением.]. Два из них были мечеными — они умерли через 8 и 2 дня после отлова.

Ожидаемая продолжительность жизни самцов и самок после мечения

Продолжительность жизни повторно встреченных стрекоз после мечения мы оценили с помощью стохастических моделей мечения—вторного отлова. Данные 2012 г. наилучшим способом описывались моделью с постоянной подневной сохраняемостью стрекоз и подневно варьирующей вероятностью их обнаружения (вес Акайки 0.684). В данном случае мы анализировали самцов и самок вместе, так как различий между полами не выявлено. Подневная сохраняемость составила 0.861 (95%-ный доверительный интервал 0.833–0.885). Продолжительность жизни после мечения, рассчитанная по приведенным значениям сохраняемости, составила 6.68 дня (95%-ный доверительный интервал 5.47–8.19 дня). В 2013 г. достаточные данные у нас имелись только по самцам. Здесь наибольшее значение имеют две модели (вес Акайки 0.58 и 0.41), обе с двумя показателями сохраняемости — после первого дня и во все последующие дни. В лучшей модели сохраняемость от первого дня ко второму равна 0.992, а в последующие (от второго к третьему, от третьего к четвертому и т.д.) — 0.813 (95%-ный доверительный интервал 0.764–0.853). Из приведенных оценок сохраняемости ожидаемая продолжительность жизни после мечения составила 5.83 дня (95%-ный доверительный интервал 4.71–7.29 дня).

Таким образом, оценка ожидаемой продолжительности жизни после мечения оказалось схожей в 2012 и 2013 гг. Полученные оценки мы использовали в последующем анализе: рассматривали только тех самцов, от отлова до даты последней регистрации которых прошло не менее 7 дней. Мы считали материалы по этим индивидуумам ($n = 43$) репрезентативными.

Отметим, что наши данные по (1) доле повторно наблюдаемых особей из числа меченых и (2) подневной сохраняемости близко соответствуют тем, что получены в ходе исследования того же вида во Франции (Chaput-Bardy et al., 2010).

Размеры участков обитания самцов

Каждая особь в разные дни может быть встречена в разных точках репродуктивной агрегации. Это дает основание говорить об участке обитания особи. Более подробные данные об использовании участка и подвижности будут приведены ниже, здесь мы только оценим его размеры.

Репродуктивная агрегация стрекоз, за которой мы вели наблюдения, занимала участок реки длиной 85 м. Длина (вдоль реки) участка обитания самца составила в среднем 29.6 ± 12.2 м (разброс 11–56 м, $n = 39$). Большинство самцов (29 из 39) регистрировались (обычно в разные дни) близ обоих берегов реки. Ширина реки 20 м. Если самец отмечался у обоих берегов, ширину его участка условно считали равной 20 м, если только у одного берега – 10 м. На основе этого мы оценили площадь участка обитания: в среднем 523 ± 262 м² (разброс значений 110–1040 м², $n = 39$).

Таким образом, участок обитания самца меньше нашей контрольной площадки (1700 м²). Это подтверждают и материалы, полученные в ходе двух учетов стрекоз (20.06.2010 и 14.06.2012) на 700-метровом отрезке реки выше контрольной площадки (учет заканчивали у ее границы). Лишь при учете 2010 г. мы отметили одного индивидуально помеченного самца – всего в 50 м от нашей площадки. Между тем, на самой контрольной площадке в те дни зафиксировано 6 и 17 меченых самцов соответственно. Таким образом, самцы, помеченные на контрольной площадке, редко обнаруживаются за ее пределами.

Наши наблюдения хорошо согласуются с литературными данными, по которым участок обитания обычно не превышает 50 м вдоль реки, а более 80% самцов не отмечаются далее 100 м от места отлова (Stettmer, 1996; Ward, Mill, 2007).

Динамика пространственного поведения самцов в течение их жизни

Вероятность самца быть территориальным сокращается по ходу его жизни в составе репродуктивной агрегации: от первого дня после отлова к последующим уменьшается доля территориальных самцов среди всех отмеченных особей данного “возраста” (рис. 1). Такая же тенденция показана для *C. maculata* (Forsyth, Montgomerie, 1987)

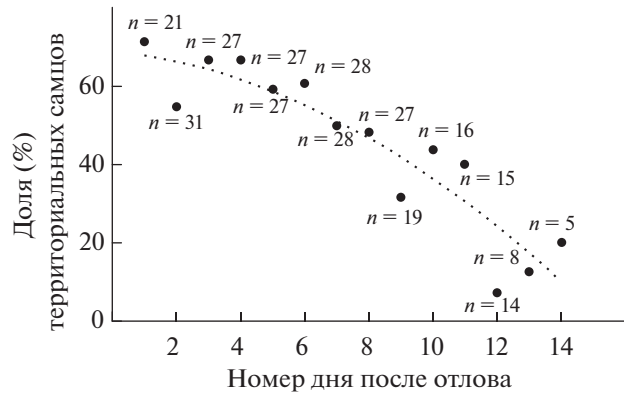


Рис. 1. Доля (%) территориальных самцов в выборке индивидуально-опознаваемых особей в зависимости от дня наблюдений за ними (день “1” – день отлова). Приведено число самцов (n), наблюдававшихся в каждый данный день.

и, по-видимому, является правилом для стрекоз-красоток. Причина ее проста. В составе репродуктивных агрегаций самцы со временем постепенно истощаются. Так, прогрессивное сокращение жировых резервов с возрастом показано для *C. splendens xanthostoma* (Plaistow, Siva-Jothy, 1996). Истощаясь, самец оказывается не в состоянии конкурировать за территорию и переходит в ряд бродячих нетерриториальных особей.

Мы посмотрели, зависит ли тактика самца в день $n + 1$ от его тактики в день n . Для этого построили матрицу переходов. Результаты приведены в таблице. В обоих случаях (территориальная или нетерриториальная тактика в день n) в день $n + 1$ достоверно чаще наблюдается тот же самый тип поведения (критерий χ^2 , $p < 0.001$).

Выше уже говорилось о том, что вероятность быть территориальным обратно зависит от возраста самца. Объединяя это со сказанным в предыдущем абзаце, можно заключить, что в начальный период своего пребывания в репродуктивном скоплении самец с высокой вероятностью будет территориальным на протяжении ряда последовательных дней, а в заключительный – нетерриториальным, также на протяжении нескольких последовательных дней. Поэтому мы условно выделили территориальную и нетерриториальную фазы в жизни самца, которые последо-

Число наблюдаемых переходов между разными тактиками самцов в последовательные дни

День n	День $n + 1$	
	Территориальная	Нетерриториальная
Территориальная	95 (0.83)	25 (0.29)
Нетерриториальная	19 (0.17)	61 (0.71)

В скобках даны значения наблюдаемой вероятности.

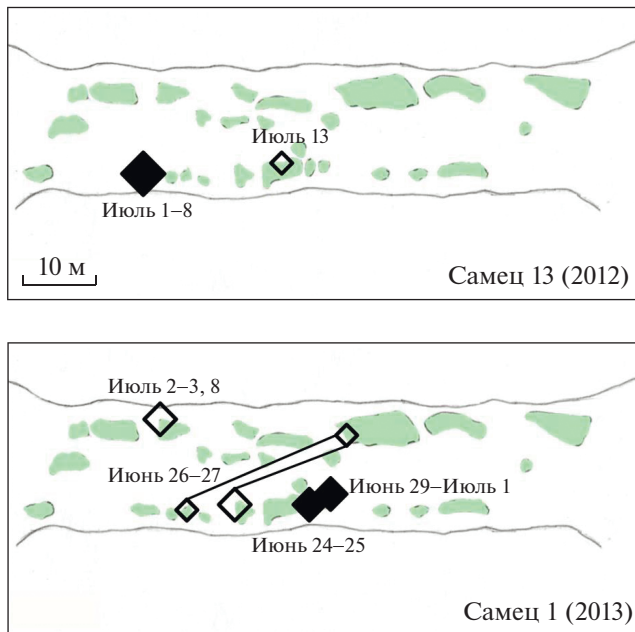


Рис. 2. Примеры динамики пространственного поведения самцов в течение их жизни в репродуктивном скоплении. Черные ромбы – самец территориальный в данный день, белые – нетерриториальный. Размер ромба пропорционален числу последовательных дней наблюдений самца в данном месте (конкретные даты указаны рядом; например, Июль 1–8: с первого по восьмое июля). Линия соединяет регистрации самца в один день.

вательно сменяют друг друга. Под территориальной фазой мы понимали все дни от дня отлова до того дня, когда самец зафиксирован как территориальный в последний раз. Последующие дни относили к нетерриториальной фазе. В случае, если самец ни разу не регистрировался как территориальный, мы считали, что все наблюдения за ним относятся к нетерриториальной фазе. Напротив, если в заключительный день наблюдений самец был территориальным, все его регистрации относили к территориальной фазе.

Временное соотношение (по количеству дней) территориальной и нетерриториальной фаз примерно одинаково. Длительность каждой из них в нашей выборке в среднем около 7 дней, максимум до 15–16 (подробнее см. ниже). Т.к. продолжительность жизни самца в репродуктивной агрегации не более 3–6 недель (см. выше), можно заключить, что на протяжении этого периода последовательно сменяют друг друга примерно равные по продолжительности территориальная и нетерриториальная фазы.

Ясно, что мы едва ли наблюдали хотя бы одного самца в течение всей его жизни в составе репродуктивной агрегации. Поэтому по каждой особи у нас имеются наблюдения либо (1) по части дней обеих фаз, либо (2)–(3) только по какой-

либо одной из них (территориальной или нетерриториальной). Ниже мы рассмотрим пространственное поведение самцов в каждую из этих фаз.

Территориальная фаза в жизни самцов

Территориальная фаза зафиксирована у 28 самцов из нашей выборки (65%, $n = 43$). В данном разделе речь пойдет только об этих особях. 10 из них мы наблюдали только в территориальную фазу, остальные – в обе фазы. Длительность территориальной фазы составила в среднем 6.9 ± 3.4 дня ($n = 28$), максимум 16 дней.

Большинство территориальных самцов были отловлены на своих территориях и довольно быстро возвращались после мечения назад (64%: 18 из 28). Из остальных, 8 несколько раз отмечались на площадке в качестве бродячих (нетерриториальных) до того, как заняли территорию (по определению этот период их жизни мы также относили к территориальной фазе, см. выше). А еще 2 зафиксированы как территориальные через несколько дней после отлова, а в течение этих дней мы их не наблюдали. Интервал между отловом и днем занятия территории составил для этих 10 самцов 2.2 ± 1.2 дня (разброс 1–5 дней). Эти данные говорят о том, что самцы, только появившись в репродуктивной агрегации, занимают территорию не сразу.

Наличие промежутка времени между появлением в агрегации и занятием территории может быть связано с конкурентными отношениями между самцами. Это подтверждают наблюдения за пятью самцами из восьми (по которым имеются материалы по этому периоду). Каждый из этих самцов до того, как занять территорию, отмечался в районе своей будущей территории в течение 1–2 дней. В это время мы отмечали совместные порхающие полеты с другими обитающими здесь стрекозами. Известно, что такие полеты могут приводить к вытеснению одного самца другим (Rajunen, 1966; Панов, Опаев, 2013). Что касается других трех самцов, то мы не отмечали их непосредственно на своей будущей территории в предшествующие дни (поэтому соответствующие данные отсутствуют).

Заняв территорию, самец может реализовать три варианта пространственного поведения. Он либо (1) находится на единственной территории. Либо (2) может быть нетерриториальным в некоторые из дней, а потом возвращаться на первоначальную территорию (примеры: *самец 1 (2013)*). В случае варианта (3) после нескольких дней пребывания на одном участке самец может сменить его и занять (на следующий день либо через несколько дней) другую территорию. Количество таких территорий 2–3, среднее 2.4 ($n = 10$). А расстояние между последовательно занимаемыми

территориями в среднем 13.5 ± 5.9 м (разброс 4.7–25.0 м, $n = 14$).

Вариант (1) встречается наиболее часто и отмечен у 13 самцов (46%), вариант (2) – у 5 (18%), а вариант (3) – у 10 (36%). Наши наблюдения свидетельствуют, что самцы “стремятся” к реализации варианта (1). Иными словами, линия поведения самца, занявшего территорию, направлена на то, чтобы оставаться здесь как можно дольше. А варианты (2) и (3) являются результатом конкуренции между самцами – т.е. вытеснения одних самцов другими. Альтернативная причина таких смен могла бы состоять в том, что самцы чаще покидают территории плохого качества, редко посещаемые самками. Ниже мы приводим данные в подтверждение первой точки зрения.

Самцы, практиковавшие каждый из трех вариантов пространственного поведения, не различались между собой по (1) продолжительности территориальной фазы и (2) числу дней, в течение которых мы отмечали данного самца как территориального (критерий Крускала-Уоллиса, $p > 0.05$). Таким образом, в течение одного и того же времени самцы могут либо держаться на одной территории, либо последовательно находиться на разных участках. Ранее мы показали, что разные куртины сусака различаются по их привлекательности для самцов – одни занимают от случая к случаю, а на других те или иные самцы держаться постоянно. Более того, именно предпочитаемые куртины чаще посещаются самками, которые спариваются с обитающими здесь самцами (Панов и др., 2010; Панов, Опаев, 2013). Если самцы чаще меняют территорию из-за конкуренции, то среднее время пребывания самцов на предпочитаемых куртинах (территориях) должно быть меньше (т.к. здесь вероятность быть вытесненным больше). С другой стороны, если самцы оставляют “непопулярные” куртины по собственному желанию, паттерн должен быть обратным. Судя по всему, выполняется первое предположение, хотя мы можем оценить это лишь косвенно.

Для анализа были выбраны куртины, на которых держалось (в разные дни или в одно и то же время) не менее двух меченых территориальных самцов. Так как структура растительности была не идентична (хотя и очень сходна) в 2012 и 2013 гг., анализируемые присады в разные годы были не одинаковы. Всего рассмотрели 10 куртин (по 5 в каждый год), на каждой из которых отмечено от 2 до 5 стрекоз (среднее 2.8 ± 1.1). Еще одна куртина, по которой есть подходящие данные за 2012 г., была исключена. Причина в том, что здесь проводили очень интенсивные наблюдения и специально отлавливали прилетающих сюда самцов – а это затрудняет сопоставление с прочими материалами. Для каждой из 10 куртин рассчитали медиану количества дней, в течение которых самцы

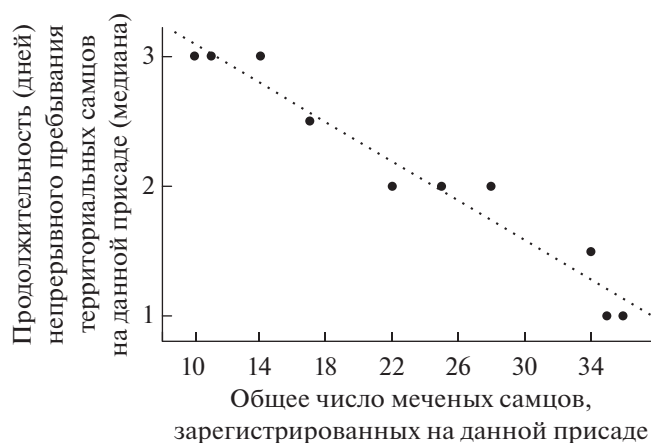


Рис. 3. Зависимость длительности пребывания меченых территориальных самцов в данной куртине от ее посещаемости мечеными особями.

подряд (без перерыва) находились здесь. В качестве показателя “привлекательности” куртины использовали общее количество индивидуально опознаваемых самцов, суммируемое за все дни наблюдений (это сделано потому, что мы не проводили специальных учетов стрекоз; для этого анализа использовали всех самцов, а не только тех, что отмечались 7 или более дней). Выяснилось, что названные показатели отрицательно связаны (корреляция Спирмена) как для каждого года отдельно (2012: $R = -0.97$, $p = 0.005$; 2013: $R = -0.97$, $p = 0.005$), так и для всей выборки (рис. 3: $R = -0.97$, $p \leq 0.001$). Таким образом, на присадах, чаще посещаемых самцами, территориальные стрекозы в среднем держаться меньшее количество дней подряд. Это подтверждает, что смена территории в большей степени обусловлена конкурентным вытеснением одних самцов другими, а не оставлением самцами куртины низкого качества в попытке занять более привлекательную.

“Популярные” и “непопулярные” присады распределены по контрольной площадке не равномерно (рис. 4). Именно, в некоторых местах наблюдаются “сгущения” привлекательных участков. Локализация таких “сгущений” несколько различалась в разные годы, что связано с различиями в структуре растительности. Наиболее привлекательными, судя по нашим данным, являются те участки реки, где куртины сусака зонтичного растут близко друг к другу, но не слишком густо – так, чтобы между ними оставались участки открытой воды около 30–50 см шириной. Важно также обилие лежащих в воде поникших стеблей, на которые самки предпочитают откладывать яйца (обычно сразу после спаривания). Такие места занимают самцами с наиболее высокой плотностью, здесь же часто можно видеть и готовых к спариванию самок.



Рис. 4. Распределение (в разные годы) по контрольной площадке куртин, различающихся медианой длительности пребывания меченых территориальных самцов. Значение этого параметра показано цифрой, диаметр кружков пропорционален ему. Кроме того, чем меньше кружок, тем более привлекательна данная куртина (см. текст и рис. 3).

Нетерриториальная фаза в жизни самцов

Нетерриториальная фаза отмечена у 34 самцов нашей выборки (79%). Из них 15 особей наблюдались только в нетерриториальную фазу. Продолжительность нетерриториальной фазы варьировала от 1 до 15 дней, в среднем 7.6 ± 3.4 дня ($n = 34$).

Для рассматриваемого промежутка жизни характерно существенное увеличение подвижности самцов. В нетерриториальную фазу самцы перемещаются в пределах своего участка обитания, не

проявляя привязанности к конкретным куртинам растительности.

Переход территориальной фазы в нетерриториальную происходит не моментально, а постепенно. Обычной выглядит следующая ситуация. Оставив участок, самец в течение 1–3 дней регулярно регистрируется поблизости от своего бывшего участка либо на самом участке (который может быть занят другим самцом, так и свободен). В то же время встречи его на удалении от бывшей территории редки. Для иллюстрации этой закономерности мы использовали только те случаи, когда самца наблюдали не менее чем в два последовательных дня. Для каждого такого случая фиксировали: (1) отмечался ли самец в день $n + 1$ хотя бы одной из тех куртин, где его фиксировали в день n (да/нет) и (2) максимальное расстояние между точками регистрации самца в дни n и $n + 1$. Результаты приведены на рис. 5. У нас нет достаточных данных для статистического анализа, поэтому мы ограничимся предварительными комментариями. Видно, что в первые три-четыре дня после оставления территории максимальное расстояние между точками регистрации самца в последовательные дни невелико (рис. 5а), а затем начинает увеличиваться. “Провал” (небольшое значение) в районе 3-го дня иллюстрирует еще один интересный паттерн “затухания” территориальной активности, выявленный визуальными наблюдениями. Дело в том, что часть самцов после оставления территории смещается к одной из соседних куртин. Здесь эти стрекозы ведут себя не как территориальные особи, регистрируясь лишь время от времени. Тем не менее, регистрации их здесь носят регулярный характер и контрастируют с отсутствием встреч в других точках контрольной площадки. Похожий, но менее выраженный, тренд выявляется в подневной динамике доли самцов, которые не отмечены в последовательные дни на одной и той же куртине (рис. 5б).

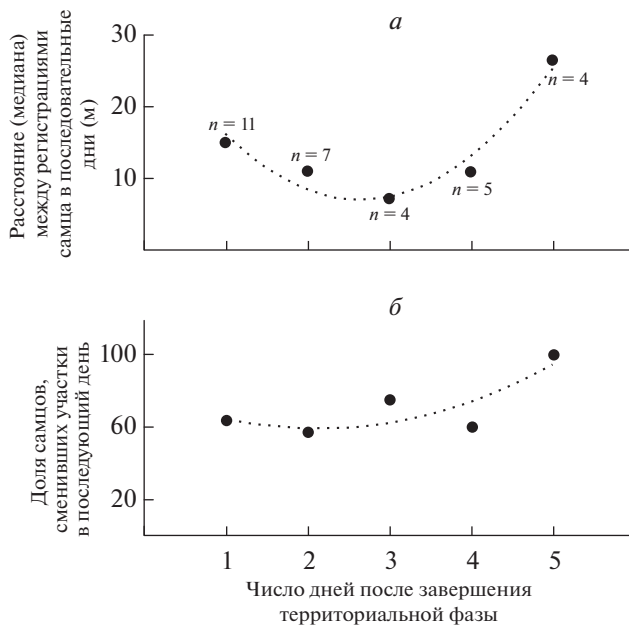


Рис. 5. Особенности пространственного поведения самцов в первые пять дней нетерриториальной фазы: а — медиана максимальных расстояний (м) между точками регистрации самца в последовательные дни; б — доля самцов, которые в данный день наблюдались хотя бы раз в той же точке, что и в предыдущий. По оси X — номер дня после завершения территориальной фазы (последний день территориальной фазы — день 0, на рисунке не показан). Число наблюдаемых самцов (n) для каждого дня одинаково для обоих параметров.

Приведенные данные свидетельствуют о том, что переход от территориальной фазы к нетерриториальной связан с не конкуренцией (в этом

случае самцы обычно меняют территорию), а с постепенным истощением самца. Ведь именно в этом случае переход должен происходить постепенно.

Данные по прочим 15 самцам, у которых мы регистрировали только нетерриториальную фазу, в целом укладываются в приведенные выше материалы. Из этих 15 самцов данные по хотя бы одной регистрации в два последовательных дня были только для 9 особей. Для этих стрекоз значения рассматриваемых параметров составили: (1) в день $n + 1$ самец не отмечался хотя бы в одной из куртин, где его регистрировали в день n , в 65% случаев ($n = 23$); (2) максимальное расстояние между регистрациями в последовательные дни составило в среднем 14.4 ± 9.8 м (разброс 0–39.1 м, $n = 23$).

Интересно, что приведенные расстояния между регистрациями нетерриториальных самцов в последовательные дни не отличаются от расстояний между территориями, последовательно занимаемыми территориальными самцами (см. выше) (критерий Стьюдента, $p > 0.05$). Возможно, и те и другие отражают какие-то общие особенности использования участка обитания в промежутки времени порядка нескольких дней.

Учитывая подвижность самцов в нетерриториальную фазу, можно ожидать, что размер их участка обитания будет зависеть от количества дней наблюдений за ними в это время. Такая зависимость, хотя и не сильная, выявляется. Значение коэффициента корреляции Пирсона между количеством дней, в течение которых отмечали самца, и длиной реки между крайними регистрациями составило $r = 0.39$, $p = 0.015$ ($n = 39$). Таким образом, для выявления размера участка обитания нетерриториального самца требуется больше регистраций. Альтернативная возможность могла бы состоять в том, что участок обитания самца на самом деле не имеет фиксированных границ. Его размер определяется уровнем подвижности самца и зависит главным образом от числа дней, в течение которых он был нетерриториальным. Иными словами, нетерриториальный самец может постепенно смещать центр своей активности. В этом случае можно было бы ожидать положительную связь между количеством дней между первой и последней регистрациями и длиной реки между крайними регистрациями. Но это не выполняется (корреляция Пирсона: $r = -0.05$, $p < 0.05$, $n = 39$).

Нетерриториальные самцы, особенно в начале этой стадии, часто вовлекаются в совместные “порхающие” полеты с другими самцами, а также преследуют самок (что периодически приводит к спариванию). Но постепенно эта их активность сокращается. Наиболее старых самцов (по нашим наблюдениям) можно выявить по окраске их крыльев, которая постепенно тускнеет и становится зеленоватой. Мы нередко наблюдали таких

особей, сидящих в верхней части стеблей (где обычно сидят неактивные особи: см. Панов, Опаев, 2013) и не обращающих внимания на других стрекоз — как самцов, так и самок. Эти же самцы могут столь же пассивно сидеть в прибрежной растительности, в 0.5–1 м от воды. Такое поведение, очевидно, характерно для заключительного периода жизни самца.

О роли скоплений в жизни стрекоз

Характерной особенностью красотки блестящей являются коллективные ночевки стрекоз в прибрежной растительности — полосе травы шириной 1–2 м вдоль берега реки (Панов и др., 2010; Панов, Опаев, 2013). В этом случае расстояние между соседними индивидуумами может быть всего лишь несколько сантиметров. Ночующие стрекозы распределены в прибрежной растительности не равномерно — выделяются их “сгущения” в некоторых местах. Это говорит в пользу того, что стрекозы активно собираются в такие ночевочные группы. Через 1–2 ч после восхода солнца, когда стрекозы прогреются, они рассредоточиваются и занимают надводную растительность. Таким образом, скопления характерны для периода инактивности.

Помимо ночевочных, небольшие скопления можно наблюдать и днем. Они включают обычно не более 10 особей, которые держатся в прибрежной растительности или на растущих близ берега (не далее 1–2 м) куртинах. Расстояние между сидящими стрекозами может быть около 10 см или даже меньше. Самцы в составе таких групп могут не только сидеть поблизости друг от друга, но периодически вовлекаться в совместные порхающие полеты. Для таких групп характерны следующие особенности: (1) в них присутствуют только нетерриториальные самцы; (2) стрекозы часто сидят в верхних частях стеблей, что характерно для особей, мало проявляющих социальную активность; (3) хотя скопления могут наблюдаться в любое время, чаще они формируются во второй половине дня (начиная с 15.00–16.00 в июле, тогда как типичные ночевочные скопления складываются после 18.00–19.00). Выше мы уже писали о том, что скопления в большей степени характерны для периода инактивности (ночевки). Поэтому мы полагаем, что скопления самцов формируются в значительной степени из контингента более старых “истощенных” особей. Поэтому время, которое самец пребывает в скоплении днем, может в какой-то степени зависеть от его возраста. Мы не располагаем данными для проверки этого предположения.

Размеры самцов и пространственное поведение

Длина брюшка самцов составила в среднем 40.1 ± 1.7 мм (разброс 37.4–45.5 мм, $n = 42$), а длина переднего крыла – 32.2 ± 1.2 (29.9–35.7 мм, $n = 42$). Эти параметры положительно связаны (коэффициент корреляции Пирсона $r = 0.72$, $p < 0.0001$).

Ни длина брюшка, ни длина крыла не связаны ни с одним из прочих изученных параметров (корреляция Пирсона, $p > 0.05$).

Пространственное поведение, размеры участков и подвижность самок

Репрезентативные данные по самкам у нас отсутствуют. Приведем имеющиеся фрагментарные материалы.

В два разных (последовательных) дня нам удалось наблюдать лишь одну самку (2 и 3 июля 2012). Расстояние между точками ее регистрации составило 35 м. В другом случае другая самка на протяжении одного дня была отмечена в двух точках, расстояние между которыми 20 м. Судя по этим данным, участки обитания самок по крайней мере не меньше таковых у самцов. А в пределах участка самки могут широко перемещаться.

Для самок, не занятых в данный момент поиском партнера и/или участка для откладки яиц, характерно пребывание в составе скопления. Скопления с участием самок формируются обычно в прибрежной растительности или на растущих на берегу деревьях. Здесь же могут присутствовать и социально-неактивные самцы. В отличие от описанных выше скоплений нетерриториальных самцов, в таких группах никаких взаимодействий между стрекозами не наблюдаются. В этом они очень напоминают ночевочные скопления.

Все сказанное свидетельствует о том, что пространственное поведение самок в основном чертах напоминает таковое у самцов в нетерриториальную фазу их жизни.

ОБСУЖДЕНИЕ

Изменчивость пространственного поведения самцов красотки блестящей условно может быть сведена к альтернативе – территориальность либо ее отсутствие, которое иногда приравнивают к бродячему образу жизни. Такой подход широко используется в литературе. Более того, эту оппозицию считают определяющей при изучении репродуктивных тактик вообще и у стрекоз рода *Calopteryx* в частности, приравнивая, по сути дела, гарантированный успех самца в репродукции к обладанию им территорией. До сих пор детальные сведения об особенностях использования пространства самцами красотки блестящей отсутствовали, несмотря на то, что без таких данных

невозможно корректное описание так называемых “альтернативных репродуктивных тактик”.

Известно, что их реализация у стрекоз-красоток зависит главным образом от физического состояния самца в данный момент, например, от уровня его жировых запасов и/или возраста (Forsyth, Montgomerie, 1987; Plaistow, Siva-Jothy, 1996; Contreras-Garduno et al., 2006). Что касается различий между двумя категориями самцов в таких генетически-обусловленных характеристиках как, например, размер тела, то обычно их выявить не удается (Plaistow, Siva-Jothy, 1996; Cordoba-Aguilar, 1995 и др.) Об одном исключении будет сказано ниже. Мы полагаем, что прямое сравнение фенотипов самцов, именуемых территориальными и нетерриториальными, не может дать ответа на вопрос, влияет ли тот или иной признак внешней морфологии на выбор особью тактики использования пространства.

Мы показали, что вероятность самца быть территориальным сокращается по ходу его жизни в составе репродуктивной агрегации. А характер использования пространства в данный день повышает вероятность того, что оно будет таким же и на следующий день. На основе этого мы выделили примерно равные по длительности территориальную и нетерриториальную фазы в жизни самца. В территориальной фазе своего существования самец занимает территорию и стремится оставаться здесь как можно дольше. Уход с территории диктуется либо (1) конкуренцией, и в этом случае самец может занять другую территорию, либо (2) истощением (тогда он переходит в разряд нетерриториальных). Скорее всего, не исключена комбинация этих двух возможностей. Таким образом, на протяжении жизни самца закономерно и постепенно меняется его пространственное поведение. Это значит, что прямое сопоставление морфологических или иных признаков самцов, которых исследователь считает территориальными либо нетерриториальными *в данный момент*, не вполне корректно.

Как и в нашем исследовании, тенденция к снижению вероятности занимать статус территориального по ходу жизни самца прослежена у темнокрылой красотки *C. maculata* (Forsyth, Montgomerie, 1987). Это, по-видимому, является правилом для стрекоз-красоток.

Возможно, более крупные самцы обладают конкурентным преимуществом и чаще оказываются территориальными. Кроме того, более крупные самцы могут характеризоваться более длительной территориальной фазой. Все это может иметь следствием то, что в некоторых выборках самцы, обладающие территориями, могут оказаться крупнее. Но даже в том случае, если одномоментное сопоставление двух выборок самцов (трактуемых как “территориальные” и “нетерри-

ториальные”) выявит преимущество первых в размерах, будет опрометчивой вера в то, что эти различия отражают некую общую закономерность.

Так, Коскимаки с соавторами (Koskimäki et al., 2009) попытались показать, что в Финляндии самцы красотки-девушки (*C. virgo*), которые именуется “территориальными” либо “бродячими” (wandering), различаются по размерам – первые, якобы, крупнее. Но выборки, использованные в этой работе, слишком малы, а критерии отнесения самцов к той или иной категории неудовлетворительны (см. Панов, Опаев, 2013: 31–32).

Поэтому мы полагаем, что дальнейшие исследования индивидуальной изменчивости пространственного и полового поведения стрекоз-красоток должны фокусироваться не на формальном сравнении разных категорий самцов по фенотипам, а на сопоставлении индивидуальных судеб самцов и таких показателей, как длительности территориальной и нетерриториальной фаз, количество территорий, которые им удалось удержать за собой, и т.д. И лишь затем предпринимать попытки связать все это с признаками их морфологии и уровнем активности. В ходе исследования, проведенного по этой схеме, нам не удалось выявить корреляций между размерами самцов и изученными особенностями их индивидуальных судеб.

На первый взгляд, таким же образом была проведена работа Бек и Приют-Джонса, которые утверждают, что более крупные самцы темнокрылой красотки (*C. maculata*) дольше удерживают территории и имеют более высокую продолжительность жизни. Однако в этом исследовании, как и в том, которое проводили на другом виде в Финляндии (Koskimäki et al., 2009), статус нетерриториальных присваивали самцам априорно. Авторы пишут: “...мы отлавливали нетерриториальных самцов случайным образом... Ими мы считали тех, которые держались в трехметровой полосе вдоль берега и не демонстрировали форм поведения, типичных для самцов территориальных” (Заметим, *в момент отлова!*) (Beck, Pruett-Jones, 2002: 782).

БЛАГОДАРНОСТИ

За помощь на всех этапах исследований мы благодарны Е.Ю. Павловой. Мы признательны Н.С. Чернецову, который по нашей просьбе рассчитал выживаемость стрекоз с помощью моделей мечения – повторного отлова. Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ (11-04-01538-а).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- 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 [научный электронный журнал]. № 2. 31 с.
- Панов Е.Н., Опаев А.С., 2013. Поведение самцов в репродуктивных поселениях красотки блестящей (*Calopteryx splendens*, Insecta, Odonata) // Зоологический журнал. Т. 92. № 1. С. 24–33.
- Скворцов В.Э., 2010. Стрекозы Восточной Сибири и Кавказа: Атлас-определитель. М.: Товарищество научных изданий КМК. 632 с.
- Banks M.J., Thompson D.J., 1985. Lifetime mating success in the damselfly *Coenagrion puella* // Animal Behaviour. V. 33. P. 1175–1183.
- Beck M.L., Pruett-Jones S., 2002. Fluctuating asymmetry, sexual selection, and survivorship in male dark-winged damselfly // Ethology. V. 108. P. 779–791.
- Chaput-Bardy A., Gregoire A., Baguette M., Pagano A., Secondi J., 2010. Condition and phenotype-dependent dispersal in a Damselfly, *Calopteryx splendens* // PLoS ONE. V. 5. № 5. P. 1–7.
- Contreras-Garduno J., Canales-Lazcano J., Cordoba-Aguilar A., 2006. Wing pigmentation, immune ability, fat reserves and territorial status in males of the rubyspot damselfly, *Hetaerina americana* // Journal of Ethology. V. 24. P. 165–173.
- Convey P., 1988. Influences on the choice between territorial and satellite behaviour in male *Libellula quadrimaculata* Linn. (Odonata: Libellidae) // Behaviour. V. 109. № 1–2. P. 125–141.
- Corbet P.S., 1999. Dragonflies: behavior and ecology of Odonata. New York. Cornell University press. 882 p.
- Cordero A., 1999. Forced copulations and female contact guarding at a high male density in a calopterygid damselfly // Journal of Insect Behaviour. V. 12. P. 27–37.
- Cordoba-Aguilar A., 1995. Male territorial tactics in the damselfly *Hetaerina cruentata* (Rambur) (Zygoptera: Calopterygidae) // Odonatologica. V. 24. P. 441–449.
- Cordoba-Aguilar A., 2000. Reproductive behavior of the territorial damselfly *Calopteryx haemorrhoidalis asturica* Ocharan (Zygoptera: Calopterygidae) // Odonatologica. V. 29. P. 295–305.
- Cordoba-Aguilar A., Cordero-Rivera A., 2005. Evolution and ecology of Calopterygidae (Zygoptera: Odonata): status of knowledge and research perspective // Neotropical Entomology. V. 34. P. 861–879.
- Fincke O.M., 1985. Alternative mate-finding tactics in a non-territorial damselfly (Odonata: Coenagrionidae) // Animal Behaviour. V. 33. P. 1124–1137.
- Forsyth A., Montgomerie R.D., 1987. Alternative reproductive tactics in the territorial damselfly *Calopteryx maculata*: sneaking by older males // Behavioural Ecology and Sociobiology. V. 21. P. 73–81.
- Kirkton S.D., Schultz T.D., 2001. Age-specific behavior and habitat selection of adult male Damselflies, *Calopteryx maculata* (Odonata: Calopterygidae) // Journal of Insect Behaviour. V. 14. P. 545–556.
- 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. P. 159–165.
- Misof B., Anderson C.L., Hadrys H., 2000. A phylogeny of the damselfly genus *Calopteryx* (Odonata) using mitochondrial 16S rDNA markers // Molecular Phylogenetics and Evolution. V. 15. P. 5–14.
- Pajunen V.I., 1966. Aggressive behaviour and territoriality in a population of *Calopteryx virgo* L. (Odonata: Calopterygidae) // Annales zoologici fennici. 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.
- Poethke H.-J., 1988. Density-dependent behaviour in *Aeshna cyanea* (Muller) males at the mating place (Anisoptera: Aeshnidae) // Odonatologica. V. 17. P. 205–212.
- Rehfeldt G.E., 1991. Site-specific mate-finding strategies and oviposition behavior in *Crocothemis erythraea* (Brulle) (Odonata: Libellulidae) // Journal of Insect Behaviour. V. 4. P. 293–303.
- Siva-Jothy M.T., 1999. Male wing pigmentation may affect reproductive success via female choice in a calopterygid damselfly (Zygoptera) // Behaviour. V. 136. № 10. P. 1365–1377.
- Stettmer C., 1996. Colonization and dispersal patterns of banded (*Calopteryx splendens*) and beautiful demoiselles (*C. virgo*) (Odonata: Calopterygidae) in south-east German streams // European Journal of Entomology. V. 93. P. 579–593.
- Tsubaki Y., Ono T., 1986. Competition for territorial site and alternative mating tactics in the dragonfly, *Nannophya pygmaea* Rambur (Odonata: Libellulidae) // Behaviour. V. 97. P. 234–251.
- Waage J.K., 1986. Evidence for widespread sperm displacement ability among Zygoptera (Odonata) and the means for predicting its presents // Biol. J. Linn. Soc. V. 28. P. 285–300.
- Ward L., Mill P.J., 2007. Long range movements by individuals as a vehicle for range expansion in *Calopteryx splendens* (Odonata: Zygoptera). European Journal of Entomology. V. 104. P. 195–198.
- White G.C., Burnham K.P., 1999. Program MARK: survival estimation from populations of marked animals // Bird Study. V. 46 (suppl. 1). P. 120–139.

THE VARIABILITY OF SPATIAL BEHAVIOR OF BANDEN DEMOISELLE (*CALOPTERYX SPLENDENS*, ZYGOPTERA, ODONATA) MALES: ALTERNATIVE TACTICS OR AGE-DEPENDENT TREND?

A. S. Opaev¹, E. N. Panov²

Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow 119071, Russia

¹e-mail: aleksei.opaev@gmail.com

²e-mail: panoven@mail.ru

In *Calopteryx* damselflies, two spatial tactics, the territorial and non-territorial ones, are usually identified. These tactics are believed to underlie two alternative condition-dependent reproductive tactics in these insects, and territorial males are believed to secure more copulations. With increasing age, males starve and become non-territorial that only occasionally manage to copulate. However, the spatial behavior of damselflies is known only generally, which hampers the interpretation of the existing empirical data. We present the data on the spatial behavior of individually marked males of banded demoiselles (*C. splendens*) obtained during three field seasons in Vladimir Region, Russia. Each male in each day was characterized as either territorial or non-territorial, and encounter locations were mapped. The probability of being territorial declined with the male's age. The spatial tactics (territorial vs. non-territorial) in a given day strongly influenced the tactic retention the next day. We identified the territorial and non-territorial phases in the life of a male, which occurred consequently and had the roughly similar duration. During the territorial stage, the male occupied some territory and tried to hold it as long as possible. Territory abandonment may be caused by (1) competition with peers, when the male switched the territory as a result. In other cases, the male may (2) be exhausted, and becomes non-territorial. Thus, the spatial behavior during the life of a male changes predictably. Therefore, the frequently made direct comparisons of morphological or other characteristics of territorial vs. non-territorial males make little sense. Further progress in studying the so-called "alternative reproductive tactics" in damselflies may be rather achieved by comparing individual lifetime trajectories of different males (e.g. duration of territorial and non-territorial periods, number of consequently occupied territories etc.). To realize this program, we performed the correlation analysis and found the parameters mentioned above did not depend on the wing length and abdomen length.

Keywords: *Calopteryx*, damselfly, alternative condition-dependent reproductive tactics, spatial behavior