

Е.Н. ПАНОВ, А.С. ОПАЕВ, Е.Ю. ПАВЛОВА

Социальная организация репродуктивных поселений и брачное поведение у стрекоз красоток *Calopterigidae* (Insecta: Odonata)

Социальная структура и брачное поведение стрекозы красотки блестящей (*Calopteryx splendens*) описано на основе длительных сеансов наблюдений за фокальными группировками и отдельными индивидуально мечеными особями с использованием непрерывной видеосъемки. Впервые приведены сведения об организации взаимодействий во время спаривания. Показано, каким образом эти парные контакты вписываются в общий характер взаимоотношений особей в плотных репродуктивных агрегациях вида. Дан критический обзор литературы по репродуктивной биологии видов сем. *Calopterigidae*, которые выступают в последние годы в качестве излюбленного модельного объекта в сфере изучения экологии и эволюции. Что же касается имеющихся в литературе данных по этологии стрекоз красоток, то они фрагментарны, поверхностны и не стали до сих пор предметом профессионального описания и количественного анализа. В результате теоретические выкладки о возможном ходе эволюции сигнального поведения в этой группе, базирующиеся на адапционистской парадигме, оказываются построенными на песке.

E.N. Panov, A.S. Opaev, E.Yu. Pavlova. Social organization in reproductive aggregations and mating behavior in damselflies *Calopterigidae* (Insecta: Odonata). Social structure of reproductive aggregations and mating behavior in damselfly *Calopteryx splendens* is described on the basis of lengthy seances of field observation upon focal groupings and individually marked dragonflies with use of an uninterrupted video recording. For the first time data on organization of interactions preceding copulation are given. It is shown how these events are embodied into the whole picture of interrelations within dense reproductiver' aggregations characteristic of the species. A critical review of the voluminous literature on reproductive biology of the calopterigids is presented. This taxon has become in the last decades a widely used model object for ecological and evolutionary studies. But as regards data on ethology of these dragonflies, these are fragmentary, superficial and did not become by now an object for professional description and quantitative analysis. As a result, numerous theoretical constructions treating possible ways of the signal behavior evolution in this group of animals seem to be lacking of a necessary empirical foundation.

В обширной литературе по репродуктивной биологии стрекоз красоток *Calopterigidae* господствует идея, согласно которой поведение самца непосредственно перед копуляцией обеспечивает опознавание самкой фенотипа полового партнера и, соответственно, его «качества» как производителя (обзор см. в работе: Cyrdoba-Aguilar, Cordero-Rivera A., 2005).

Как выяснилось, однако, брачное поведение самцов красоток описано лишь в самых общих чертах (Rajunen, 1966; Corbet, 1999). Отсутствует какая-либо информация о структуре взаимодействий в момент спаривания. Нет сведений о том, как эти парные взаимодействия вписываются в общий характер взаимоотношений особей в плотных репродуктивных поселениях интересующих нас стрекоз.

В предлагаемой читателям статье мы попытаемся восполнить недостаток всех этих сведений. На основе приводимого здесь эмпирического материала мы обсудим правдоподобие широких теоретических обобщений относительно эволюции сигнального поведения у стрекоз красоток, а также морфологических структур (в особенности, окраски крыльев), которые, согласно этим воззрениям, тесно связаны с ним.

Материал и методы.

В период с 12 июня по 27 июля 2010 г. во Владимирской обл. (окрестности пос. Мстера) проводили систематические наблюдения за поведением двух видов стрекоз: красотки блестящей *Calopteryx splendens* и красотки девушки *C. virgo*. В районе наблюдений репродуктивные скопления этих видов пространственно изолированы и оказываются в целом моновидовыми¹ (в отличие от того, что наблюдается в других регионах — см. Матюхин и др., 2002). Основной материал собран по первому виду, во многом в силу того, что репродуктивный сезон у второго заканчивается уже к концу первой декады июля, тогда как у кра-

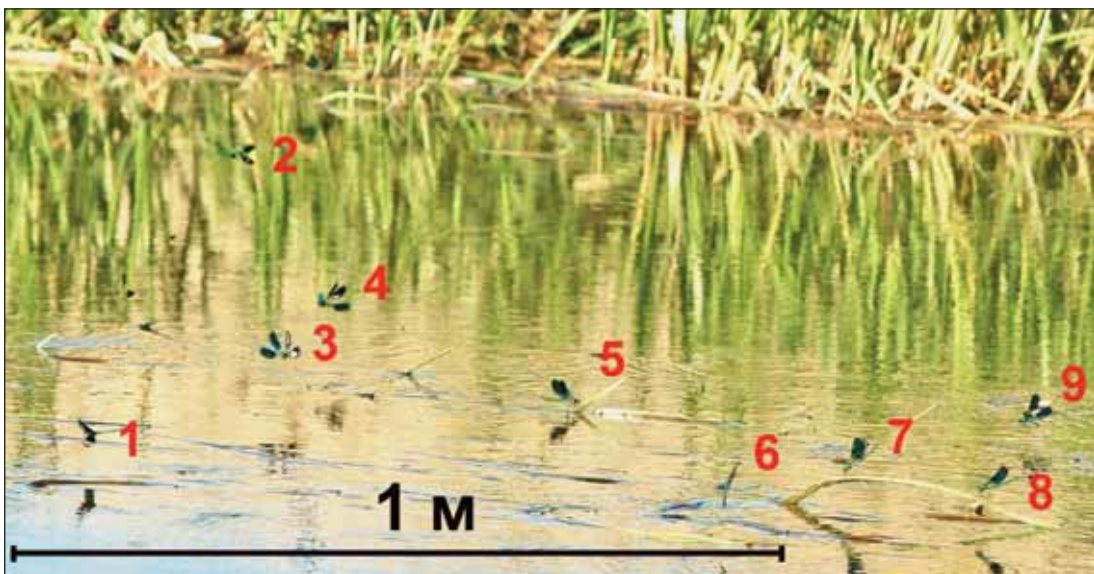


Рис. 1. Динамическая плотность стрекоз на участке, обозначенном цифрой 2 на рис. 4.

¹ В них изредка попадаются одиночные особи другого вида, присутствие которых может служить источником межвидовой гибридизации, достоверно установленной для других популяций этих стрекоз (Tynkkynen et al., 2008).



Рис. 2. Локальное скопление особей на участке, обозначенном цифрой 2 на рис. 4.

сотки блестящей он длится до начала августа. Таким образом, в настоящей статье будут представлены материалы по социальному и половому поведению красотки блестящей, а данные, касающиеся второго вида будут затронуты лишь попутно, в сравнительном плане.

Основные наблюдения по биологии красотки блестящей проводили на отрезке реки Тюмба длиной 20 м. В пределах этого участка (точка 1а на рис. 4) работа была сосредоточена на площадке 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 100 самцов и 32 самки.

Помимо этой площадки наблюдения были проведены на другой (точка 1б на рис. 4), которая отличалась от основной более плотным покрытием водной растительностью (21 — 24 июля). Здесь поместили еще 8 самцов.

Наконец часть данных (визуальные наблюдения, видео- и фотосъемка) получена в другом репродуктивном скоплении (точки 2 на рис. 4), локализованном на р. Мстерка, на расстоянии около 700 м от основного места работы. Это скопление отличалось от первого необычайно высокой плотностью (рис. 1, 2). Здесь характер социального поведения во многом укладывался в представления о «социальной патологии» (Панов, 2009: 9).

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 мар-



Рис. 3. Примеры индивидуальных меток.

кером на крылья (рис. 3). 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.

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 наговаривания 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, спаривания, появление ранее помеченных особей) из двух разных точек. Общее время этих наблюдений составляет 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.

Результаты

Репродуктивное скопление у красоток

Распределение этих стрекоз в их излюбленных местообитаниях неравномерно. Хотя они могут быть встречены во всех тех местах, где в проточной воде имеется выступающая на поверхность водная растительность, служащая присадами для самцов и местом яйце-

кладки самок, местами образуются весьма плотные поселения. Кое-где на отрезке водотока длиной в 15 м удается насчитать до 50-70 активных самцов (Рајупен, 1966, данные для *S. virgo*).

Характер распределения стрекоз на речке Тюмба шириной около 10 м показан на рис. 4. Из этой схемы видно, что в данном случае позволительно говорить о репродуктивных скоплениях, пространственно изолированных друг от друга.

Общая картина происходящего описана в статье Панова и Павловой (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.

Это достигается за счет того, что самки держатся в такие периоды на верхушках побегов водных растений, на высоте около 1 м. Здесь самки, как и самцы, сексуально неактивные в данное время (см. ниже), 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.

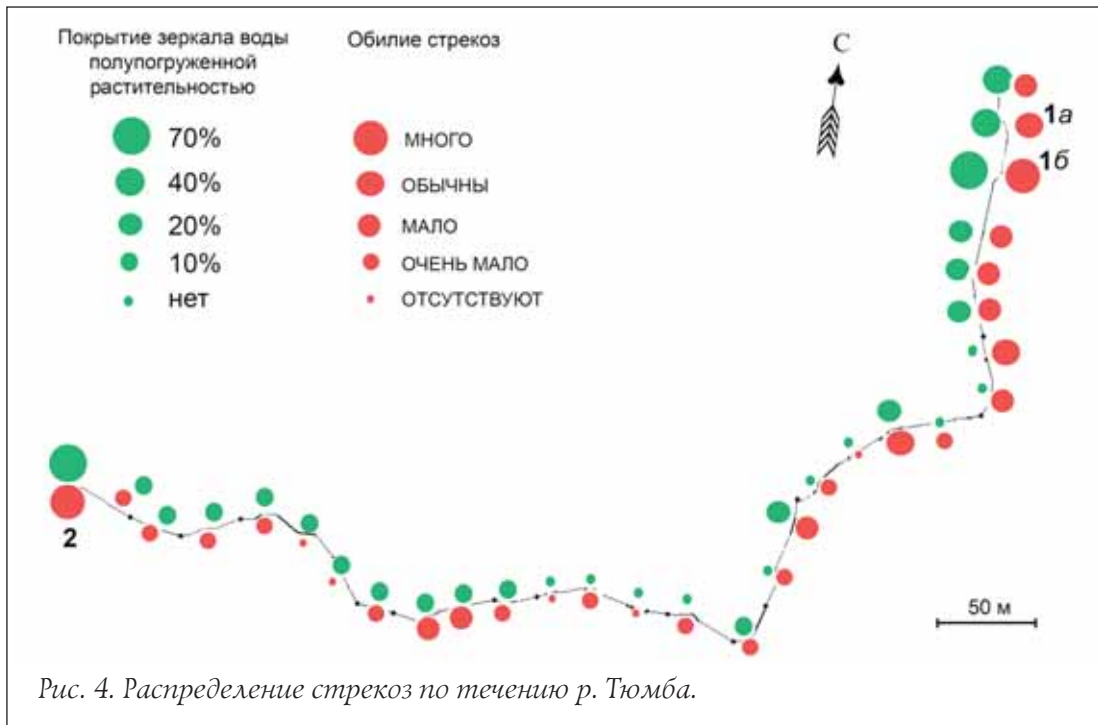


Рис. 4. Распределение стрекоз по течению р. Тюмба.

Поведение самцов

Присада как функциональный центр индивидуального участка. В цитированной статье Панова и Павловой (2009) сказано, что в пределах агрегации каждый самец большую часть времени проводит на собственной присаде — листе растения, выступающем из воды либо свисающем с берега. Неточность состоит в том, что при отсутствии индивидуального мечения создается впечатление, будто данная присада изо дня в день используется одним и тем же самцом. Между тем, мечение показало, что хозяева присады сменяют друг друга во времени с большей или меньшей регулярностью. Наибольший срок пребывания меченого самца на данной присаде и в ее ближайших окрестностях составил, по нашим наблюдениям, 5 дней (с перерывом в 2 суток — 9 дней)

Такие удобные присады, которые оказываются предпочитаемыми разными самцами, сменяющимися здесь друг друга по ходу сезона размножения, можно считать центрами активности самцов и главным компонентом их индивидуальных участков. Они и соседние с ними фрагменты 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».

Складывается впечатление, что фактически, конкуренция между самцами из-за пространства идет именно за такие присады, а не за участок как таковой. Наблюдения показывают, что стабильность использования самцом его главной присады позволяет, хотя бы отчасти прогнозировать его последующую судьбу как владельца данного участка.

Этот вывод сделан на основании наблюдений за 3 эпизодами² смены хозяев участков. Оказалось, что в тот период, когда самцу принадлежит исключительное право обладания данным участком, он большую часть времени пребывает на своей основной присаде, хотя может эпизодически использовать и 2-3 других, расположенных в радиусе около 1,5-2 м от нее. За регулярными спонтанными взлетами (см. ниже) самца с этой 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. Не вмешивается он и в конфликты самцов, занимающих соседние участки. Создается впечатление, что на этом этапе действует автономная программа: «по возможности не покидать присаду».

Претендент на тот же участок в момент его появления здесь начинает упорно садиться на основную присаду хозяина либо в непосредственной близости от нее, игнорируя, по сути дела, агонистическое поведение собственника, которое в этот момент проявляется с высокой интенсивностью. Характер активности хозяина теперь кардинально меняется. Он начинает метаться в воздухе, то и дело пытаясь согнать пришельца с занимаемой им присады, после чего следует очередная серия совместных полетов оппонентов.

² И одного — у красотки девушки *C. virgo*.

Наиболее важно, однако, то обстоятельство, что хозяин участка не садится ни на свою главную присаду, ни на какие другие даже тогда, когда они остаются свободными. Что касается пришельца, то он упорно садится туда при каждой возможности.

Исход конфликта может быть решен на протяжении часа-полутора. Если первоначальный собственник все же решается сесть на оспариваемую 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 (см. ниже о так называемых погонях). 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. В этом случае наиболее вероятной оказывается смена собственника участка.

Наблюдения за меченым самцом в вечерние часы (17.00 – 20.00) на протяжении пяти суток (с 14 по 18 июля) дают основания полагать, что даже при отсутствии претендентов на его участок утрата им постоянной связи с первоначально предпочитаемой присадой ведет и к ослаблению привязанности особи к участку как таковому. Вечером 18 июля, накануне исчезновения, этот самец начал перемещаться очень широко, посещая те фрагменты поселения, где в это время другие самцы отсутствовали по тем или иным причинам.

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

Распределение самцов в пространстве. Эти индивидуальные присады расположены вблизи друг от друга — иной раз примерно в метре, максимально до 4—5 м (рис. 5, 6).



Рис. 5. Общий вид площадки, обозначенном цифрой 1а на рис. 4. Красными кружками показаны места, постоянно занимаемые самцами.



Рис. 6. Схема площадки 1а. Красными кружками показаны места, постоянно занимаемые самцами, синими кружками — такие, которые они занимают лишь время от времени, зелеными — используемые самцами, которые не конкурируют с другими за наиболее предпочитаемые присады.

Как видно из рис. 6, есть присады (и участки) максимально предпочитаемые, а также такие, которые стрекозы занимают лишь эпизодически. Место пребывания самца, стабильно удерживающего свой участок, может измениться в том случае, если ранее используемая им присада оказывается затопленной в результате подъема уровня воды.

Самец, оставивший свой участок по собственному почину, как в описанном выше случае, либо вытесненный с него другим самцом, нередко остается в пределах поселения, но держится при этом более или менее постоянно на прибрежной растительности или на ее куртинах в воде у самого берега (зеленые точки на рис. 6).

Наблюдения такого рода (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 расстояние по крайней мере до 80 м. 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 № 51 удерживал за собой участок в фрагменте водной растительности 3 (см. рис. 5) в период с 16 до 19 июля. 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 отмечаем примерно в 10 м (в левой части поселения). Смене хозяина участка предшествовал длительный конфликт между ним и претендентом. Во вторую половину дня 19 июля самец № 70 спаривался 4 раза (14.55 — 17.16), а около 18 ч. на его участок начал претендовать самец № 51. На следующий день ему уда-

лось сравнительно легко вытеснить самца № 70, который начал перемещаться вправо от площадки наблюдений и позже не был здесь встречен. Что касается самца № 51, то он удерживал свой участок до 24 июля, когда наблюдения были окончены.

Двигательная активность самцов. Самец не остается подолгу неподвижным, он систематически взлетает и сразу же возвращается на ту же присаду либо на другую привычную на том же участке. Мы делим такие взлеты на 1) спонтанные и 2) спровоцированные появлением другого самца (реже — самки) на данном участке.

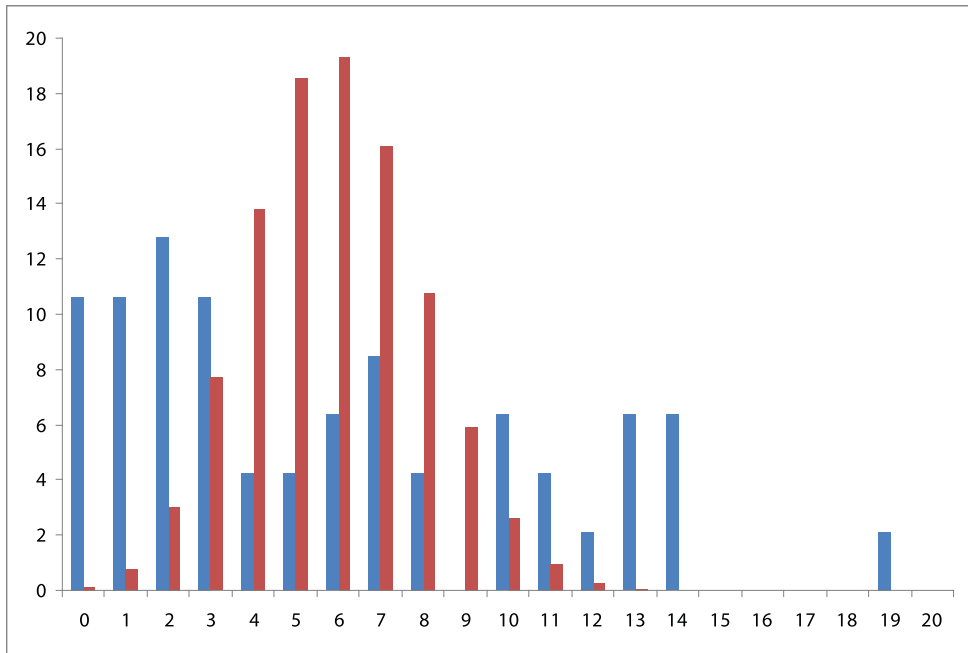
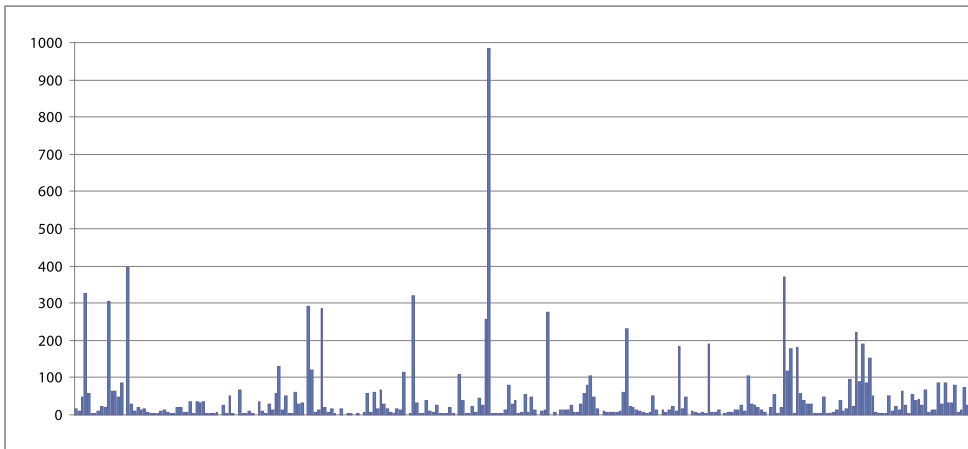
Для примера приведем данные одного хронометража из многих полученных в процессе работы. Прослеживание поведения меченого самца на протяжении 4 часов непрерывных наблюдений показало, что он взлетал за это время 274 раза. Из общего числа взлетов 232 были спонтанными и только 42 (15.3%) спровоцированными. 131 (47.8%) раз самец возвращался на ту же присаду, с которой взлетел. 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 (см. ниже, в разделе *Агонистическое поведение*). Об этом отчетливо свидетельствует низкое значение средней длительности спровоцированных взлетов — всего лишь около 10 с. Кроме того, показательно, что более чем в половине случаев (52.4%, $n = 45$) самец возвращался после спровоцированных взлетов на свою привычную присаду.

Спонтанные взлеты, с нашей точки зрения, представляют собой интригующее явление. Именно их регулярность придает скоплению самцов красоток сходство с токовым поведением некоторых видов птиц, привлекающих таким образом на эти так называемые арены готовых к спариванию самок (Панов, Павлова, 2009). В разгар сезона размножения стрекоз красоток, когда плотность репродуктивного скопления самцов высока, практически каждая такая акция влечет за собой спровоцированный взлет самца-соседа, затем его соседей и так далее — по типу цепной реакции. В результате нередко можно видеть нечто вроде роев из пяти - восьми особей. Таким образом в поселении поддерживается достаточно постоянная и высокая динамическая плотность самцов, пребывающих в состоянии полета.

У меченого самца, о котором речь шла выше, длительность пауз между 25 спонтанными взлетами (в промежутке между двумя спровоцированными) варьировала от 2 до 397 с (средняя 45.53 ± 98.06 с, медиана 14 с). На рис. 7а показаны эти длительности пауз в реальной последовательности на протяжении 4 ч. Между последовательными длительностями пауз существует достоверная взаимозависимость: коэффициент корре-



Вверху: Хронометраж взлетов меченого самца 18.VII между 15 ч 43 мин и 19 ч 46 мин.

Показана продолжительности пауз между взлетами. Абсцисса - порядковый номер паузы,

Ордината — длительность ее в секундах.

Внизу: распределение взлетов во времени. Абсцисса — число пауз за 5 мин.

Ордината — количество наблюдений данного числа пауз, в % от общего числа.

Синие столбцы — наблюдаемое распределение, красные столбцы - ожидаемое случайное распределение.

лянии Спирмена составляет 0.26, $p < 0.05$. Кроме того, мы проверили, насколько полученное распределение отличается от случайного. Для этого подсчитывали число взлетов в последовательных 5-минутных интервалах. Распределение числа взлетов, приходящихся на интервал, сравнивали со случайным биномиальным распределением, ожидаемым в том случае, если некоторые события происходят относительно часто, но в случайные моменты времени (Дэвис, 1990). На рис. 7б видно, что у самца высокие и низкие частоты взлетов наблюдаются значительно чаще, чем можно ожидать при их случайном распределении во времени (критерий Колмогорова-Смирнова, $d = 0.30$, $p < 0.05$). Другими словами, у самца периоды неслучайно частых взлетов чередуются с периодами низкой активности. Оба рисунка позволяют предположить, что частота взлетов может подчиняться эндогенной цикличности двигательной активности, вторично выполняя функцию саморекламирания особи.

Однако выяснить это на материале хронометража, даже достаточно длительного, оказывается непросто. Прежде всего, остается неясным, являются ли взлеты, именуемые нами спонтанными, таковыми в действительности. Вполне возможно, что по крайней мере часть из них может быть проявлением кормового (охотничьего) поведения. Коль скоро жертвами красоток являются очень мелкие летающие насекомые (такие как мотыльки *Ceratopogonidae*), выяснить, так ли это, на основе визуальных наблюдений невозможно.

Таким образом, эндогенная ритмика, если она существует, может управлять не только двигательной активностью, но и меняющимися во времени потребностями в пище. В любом случае она маскируется целым рядом внешних возмущений, источниками которых могут быть численность и доступность жертв, состояние погоды, повышение двигательной активности особи после провокаций со стороны самцов-соседей и появления на участке самки.

Эти факторы, в свою очередь, могут быть тесно взаимосвязанными. Например, установлено, что частота спонтанных взлетов очевидным образом снижается при ветре. Это может быть вызвано как некомфортной обстановкой для полета, так и отсутствием в такие периоды летающих насекомых-жертв. Между прочим, данные, которые легли в основу рис. 7, получены как раз в очень ветреный день, когда легко было предполагать отсутствие последних.

Однако какова бы ни была причинная основа регулярных спонтанных взлетов в период сексуальной активности самцов, можно думать, что их провоцирующий эффект в плотном скоплении самцов должен делать последнее более привлекательным для самок, нежели фрагменты пространства с низкой численностью самцов и малым числом их взлетов.

О том, что динамика спонтанных взлетов каким-то образом связана с социальным статусом самца и с 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 вы-



Рис. 8. Поза самца в ответ на попытку другого занять его место на роисаде.

тесненных на периферию поселения. Ниже мы уделим специальное внимание спонтанным взлетам, которые воспроизводятся с характерной моторикой (т.н. трепещущие полеты) и входят составной частью в прелюдию копуляции.

Все эти вопросы, никак не затронутые в многочисленных публикациях по репродуктивному поведению стрекоз красоток, нуждаются в детальных последующих исследованиях, которые имеют общий интерес сточки зрения вопроса об пространственно временной организации поведения у насекомых.

Агонистическое поведение

С использованием этого термина мы обсудим поведение самцов, которое в литературе по интересующим нас видам именуется территориальным и агрессивным³. Оба эти понятия, как нам кажется, не соответствуют истинному положению дел. Как уже было сказано, индивидуальный участок самца не отвечает строгому

определению территории, принятому в литературе о поведении позвоночных животных и заимствованному оттуда. Кроме того, конфликты между самцами лишены сколько-нибудь очевидных признаков агрессии, о чем будет сказано далее. 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, представляется нам дезориентирующими.

Наиболее распространенной формой конфликта между самцами оказываются так называемые порхающие полеты (см. видеоклип 1 на сайте www.panov-ethology.ru). Эти полеты в деталях описаны в статье Пайюнена (Pajunen, 1966) о поведении самцов красотки-девушки *C. virgo*, иллюстрированной изображениями их в полете. Здесь нам важно подчеркнуть, что во время таких взаимодействий никто из их участников не делает ни малейших попыток сократить индивидуальную дистанцию, остающуюся все время в

³ Наблюдается тенденция ставить знак равенства между понятиями «территориальное поведение» и «агрессивное поведение» (см. например, Contreras-Garduco et al., 2009)

пределах порядка 10 см. Не удается также выявить ролей преследователя и преследуемого, то есть ни один из самцов не третирует другого, не говоря уже о каких-то нападениях их друг на друга. Такое взаимодействие может длиться десятки минут, происходя над участком, оспариваемом в ходе взаимодействия. Время от времени один из его участников присаживается, но другой тут же сгоняет его с места, и совместный полет продолжается.

В этот момент приближения летающего самца к сидящему может иметь место акция, именуемая в орнитологической литературе «замещением» (supplantation). Она представляет собой типичный компонент агонистического поведения у позвоночных. У красоток самец в момент приближения другого проделывает акцию, изображенную на рис. 8. Вопрос о возможной ее сигнальной функции (и других, которые фигурируют в зарубежной литературе в качестве категории «демонстраций») мы обсудим в заключительной части статьи.

Другую, гораздо более редко наблюдаемую форму конфликтов у красотки блестящей *C. splendens*⁴ мы обозначили в качестве «погони». Это чисто фигуральное название взаимодействия, обусловленное его гораздо более высоким эмоциональным накалом, а никак не тем, что кто-либо из участников взаимодействия преследует другого. Описываемое взаимодействие характеризуется стремительным полетом оппонентов, с крутыми виражами и поворотами. Иногда они как бы закручиваются по спирали вокруг воображаемой вертикальной оси. В отличие от порхающих полетов, которые всегда имеют место над самой водой, в данном случае стрекозы часто одновременно взмывают в воздух на высоту до 3–4 м. Хотя взаимодействие имеет своей основой конкуренцию за определенный фрагмент пространства, сколько-нибудь очевидная ориентации на него во время таких совместных полетов отсутствует. В то время как предметом конфликта служит участок радиусом порядка 2 м, длина траекторий полета вдоль реки в обе стороны от него может достигать 10 и более метров (см. видеоклип 2 на сайте panov-ethology.ru).

Интересная особенность такого взаимодействия, которое может длиться десятки минут, состоит в том, что внимание каждого из его участников жестко приковано именно к его оппоненту. Ни тот, ни другой из них никак не реагирует на других самцов, которые случайно оказываются на их пути. Точно так же, на самцов, летающих вместе подобным образом, не обращают внимания другие, участки которых те многократно пересекают. Если к совместных порхающим полетам двух самцов то и дело присоединяются другие, образуя подобие упомянутого выше роя, никогда не приходится видеть, чтобы во взаимодействии типа погони участвовало более двух самцов.

Все поведение оппонентов во время погони исключает возможность даже краткого его прерывания за счет посадки того или другого ее участника (как мы видели это в ходе порхающих полетов). В длительных конфликтах, которые длятся часами, погони время от времени сменяются сессиями типичных порхающих полетов. Эти смены происходят внезапно и совершенно непредсказуемо для наблюдателя.

Полеты, которые по характеру моторики и траекторий очень близки к тому, что наблюдается во время погонь, можно видеть у самцов и в сольном исполнении. Это слу-

⁴ У красотки девушки *C. virgo* это явление наблюдается много чаще, что может свидетельствовать о более низких порогах эмоциональных реакции у данного вида.

чается в наиболее напряженных социальных контекстах. Таково, в частности, поведение самца в ответ на активные попытки другого сблизиться с самкой, которая откладывает яйца на данном участке после спаривания с его хозяином. Кульминацией подобной ситуации (хотя это случай редкий⁵) может стать реальное похищение самки пришлым самцом. Именно в такой момент мы можем с высокой вероятностью ожидать от самца-хозяина той двигательной активности, которую мы называем «метанием». Он начинает с большой скоростью носиться взад и вперед, вылетая далеко за пределы своего участка. Часто в таких случаях фазы стандартного полета перемежаются с тем, который обозначается нами как «трепещущий». В некоторых случаях наблюдаются стремительные броски над водой вправо и влево, воспроизводимые исключительно трепещущим полетом. Сказанное выше, как и последующее изложение, заставляет придти к выводу, что как метания, так и погони обусловлены резкими всплесками неспецифической активации (arousal), своего рода нервным срывом.

Копуляция

В противоположность тому, что сказано о спаривании у стрекоз красоток во многих литературных источниках, это не одномоментная акция, но довольно сложно структурированное взаимодействие.

Начать полезно с поведения самок. Готовая к спариванию самка стремительно летит над водой вдоль русла реки, и, как правило, сопровождается двумя или более преследующими ее самцами. Эти попытки самцов догнать самку совершенно безрезультатны, поскольку спаривание возможно лишь с неподвижно сидящей самкой (Панов, Павлова, 2009). Создается впечатление, что во время этого полета самка оценивает перспективность того или иного фрагмента поселения самцов как места для откладки яиц (например, плотность полупогруженных в воду стеблей водной растительности, на которые она садится, приступая к яйцекладке).

Миновав расстояние в несколько десятков метров, самка возвращается назад и здесь сужает зону своего поиска. В этот момент у самцов (по крайней мере у тех, которые срагировали на воздушные маневры самки), чьи участки локализованы в этой зоне, повышается двигательная активность. Спонтанные взлеты теперь воспроизводятся самцом с использованием упомянутого выше трепещущего полета. Он отличается от повседневного тем, что взмахи крыльев воспроизводятся с большой частотой⁶ и с очень малой амплитудой (см. видеоклип 3 на сайте panov-ethology.ru).

Мы полагаем, что именно в это время самка делает свой окончательный выбор того участка, где описанная двигательная активность самца наиболее высока. При этом, однако, посетив этот участок в первый раз (с посадкой на присаду), она может покинуть его на несколько минут, после чего возвращается сюда. Такие отлеты-возвраты могут по-

⁵ Мы наблюдали такое лишь после одной копуляции из 20, прослеженных от начала до конца.

⁶ У красотки-девушки *C. virgo*, у которой по нашим данным этот полет ничем не отличается от такового у красотки великолепной, частота взмахов оценивается по данным скоростной киносъемки как 40-60 в секунду, по сравнению с 20 при стандартном полете) и с амплитудой 30-40° (Rajunen, 1966).

вторяться несколько раз (в одном случае — до 4). Но даже в последний раз, опустившись на присаду в пределах данного участка, самка иногда перелетает на несколько сантиметров, присаживаясь на ней или на соседних по несколько раз кряду, прежде чем самцу удастся сделать садку.

Все это время самец находится в движении. При каждом посещении самкой его участка он стремительно падает в воду и, отдавшись течению на несколько секунд, взлетает трепещущим полетом. В тех редких случаях, когда спаривание происходит очень быстро, самец прямо с воды взлетает с теми же движениями крыльев почти вертикально вверх и делает садку. Много чаще он не решается сразу сблизиться с самкой и по несколько раз перелетает туда и сюда трепещущим полетом. В промежутках между этими полетами он два-три раза широко разводит крылья (видеокалип 4 на сайте panov-ethology.ru).

По окончании копуляции самка обычно остается на участке самца и приступает к откладке яиц, а самец держится неподалеку от нее (видеокалип 5 на сайте panov-ethology.ru), мгновенно реагируя взлетом на появление поблизости другого самца. Это поведение трактуется в литературе как «охрана» самцом самки и своего «генетического отцовства». Однако оно выглядит весьма мало эффективным в качестве такой функции. Самец лишен возможности оказать физическое воздействие на другого самца, поскольку агрессивное поведение в строгом смысле слова (контактная агрессия) у этих стрекоз отсутствует. Поэтому хозяин участка в состоянии лишь отвлечь внимание пришельца на себя. Но при этом он оказывается вовлеченным в совместный полет с нарушителем спокойствия и на это время оставляет самку без эскорта. Именно теперь она может быть похищена третьим претендентом (видеокалип 6 на сайте panov-ethology.ru).

Обсуждение результатов с привлечением некоторых дополнительных данных

Здесь мы займемся вопросом, насколько полученные нами сведения о поведении красотки блестящей соответствуют бытующим в литературе представлениям о его функциях и эволюционной истории.

Сложившаяся система взглядов выглядит вкратце так. При выборе партнера для спаривания самка оценивает фенотип самца, выбирая наиболее крупного и ярко окрашенного, что должно свидетельствовать о его качествах как носителя «хороших генов»⁷. А если так, то яркая окраска самцов выработалась в ходе эволюции вида под воздействием полового отбора. Та же движущая сила способствовала становлению брачного поведения самцов, в частности, особого ритуального полета, продельвая который, самец демонстрирует самке окраску своих крыльев.

Этот признак считается настолько важным, что ему придают основополагающую роль еще и при объяснении дивергенции видов внутри рода *Calopteryx*. В частности, из-за способности самок выбирать в качестве половых партнеров наиболее ярко окрашенных самцов, в симпатрических популяциях близкородственных видов (таких, в частности, как *Calopteryx splendens* и *C. virgo*) идет отбор на несходство фенотипов самцов по при-

⁷ И даже о том, что он в минимальной степени заражен кишечными паразитами. Подробнее см. ниже.

нции «смещения признаков» (Waage, 1979; Noor, 1999; несогласие с этой трактовкой см. в работе: Mullen, Andrés, 2007)

Другая сторона того же вопроса преподносится в литературе о красотках так. Наиболее качественный в генетическом смысле самец, будучи наиболее крупным и яркоокрашенным, в конкуренции другими с наибольшей вероятностью займет индивидуальный участок, именуемый «территорией». Такие «территориальные» самцы имеют преимущество перед теми, которые придерживаются иной тактики. Не имея возможности завоевать территорию, они могут получить доступ к особям противоположного пола лишь паразитируя в качестве сателлитов (sneakers) на привлекательности для самок «территориальных» самцов. Иными словами, они держатся на участках последних или поблизости от них и при удобном случае спариваются с самками, выбирающими территориальных самцов в качестве производителей. Речь идет, таким образом, о двух разных *тактиках* поведения самцов, которые зачастую называют «альтернативными».

Посмотрим теперь, насколько эти сценарии правдоподобны, если ориентироваться не на простую логику адапционизма, а на реальные факты.

1. Насколько весома исходная посылка всех изложенных построений?

Эта посылка состоит в том, что самка выбирает партнера для спаривания, оценивая его фенотип. Мы попытаемся выяснить, так ли это, описав последовательность событий при копуляции у красотки блестящей (данные видеосъемки: меченый самец № 45, вторая половина дня 9 июля).

В 18 ч 13 мин 48 с самец сидит на своей главной присаде. В 18.13.59 примерно в полтора метра от него стремительно проносится самка. Самец, голова которого в этот момент была обращена в ту сторону, откуда прилетела самка, мгновенно устремляется к поверхности воды прямо перед собой. Но, «сообразив», что самка улетела в противоположном направлении, он не падает в воду, а поворачивает в воздухе и устремляется вслед за ней. В 18.14.03 самка с большой скоростью вернулась и, сделав резкий поворот, полетела в том же направлении, что и при первом своем появлении (скорость ее полета настолько велика, что на видеокдрах она промелькнула в виде смазанной тени). Самец было ринулся за ней, но вернулся на свою присаду. В 18.14.06 самка промчалась мимо сидящего здесь самца, а он упал в воду и оставался здесь три секунды, слегка двигая крыльями и за счет этого совершая слабые повороты вправо и влево. В этот промежуток времени самка прилетела и села на присаду самца. Тот взлетел с поверхности воды в 18.14.09 и сел позади самки в 2-3 см от нее (18.14.11). Его крылья дрожат, затем он 3 раза широко разводит их в стороны, а на четвертый, начав разводить их, взлетает трепещущим полетом (18.14.18) и летит, но не к самке, а от нее — брюшком в направлении полета и сразу же — по направлению к ней, пытаясь сделать садку (18.14.18). Но самка не подпускает его и взлетает (18.14.23), а он устремляется за ней, на лету касаясь воды. Через секунду (18.14.24) самка возвращается и садится на присаду самца. Он, преследовавший ее по пятам, в этот момент пытается сделать садку. Но та не подпускает его, улетаёт, но в 18.14.27 садится на стебель в 2-3 м от главной присады самца. Он же,

сделав мимолетную посадку ниже и позади нее, взлетает и в 18.14.29 делает садку. Все это взаимодействие — с момента появления самки на участке и до садки заняло ровно 30 секунд.

Заметим, что все это время самец перемещался в воздухе исключительно трепещущим полетом, во время которого его крылья движутся столь быстро, что для человеческого взгляда сливаются в единое вибрирующее облако. В описанном эпизоде единственная возможность для самки увидеть крылья самца развернутыми трижды, имела место на протяжении 7 секунд (18.14.11- 18.14.18) его пребывания рядом с ней, но самец находился в это время прямо позади самки. На эти наши аргументы, направленные на опровержение идеи, согласно которой самка при описанных обстоятельствах способна оценить фенотип самца, возразить нетрудно. Известно, что зрение стрекоз характеризуется несравненно большим разрешением во времени⁸ и весьма широком углом обзора. Поэтому наиболее убедительным доводом в пользу высказываемой здесь сомнений в отношении гипотезы об избирательном отношении самок к фенотипу самцов может служить самоочевидное обстоятельство: самка изначально выбрала именно участок данного самца, и потому несколько раз сюда возвращалась.

Мы приходим к выводу, что идея, согласно которой самка в преддверии копуляции опознает фенотип самца, является чисто умозрительной. Она основана на априорном представлении о том, что имеется прямая связь между окраской крыльев и существованием у этих стрекоз своеобразного предбрачного полета, именуемого «демонстрацией» (display). Как сказано в одной работе: «Такое поведение и пигментация крыльев признаны адаптациями у *Calopteryx* в контексте выбора самкой самца» (Córdoba-Aguilar, Cordero-Rivera, 2005).

Однако создается впечатление, что вся эта «теория» могла быть выдвинуто только в силу отсутствия точных, объективных описаний предбрачного поведения стрекоз красоток. Еще раз подчеркнем, что их не удастся найти в литературе об этих насекомых.

Дополнительным аргументом против обсуждаемых здесь воззрений служит анализ моторики тех форм поведения, которые принято рассматривать в качестве «сигнальных».

2. Структура поведения в социальных взаимодействиях у стрекоз красоток.

Как эти явления описаны и интерпретированы в литературе. В литературных источниках по биологии стрекоз красоток делается акцент на дифференцированный характер брачного поведения этих насекомых. Постоянно используются такие эпитеты, как «сложный» и «отточенный» (elaborated) (см., например, Siva-Jothy, 1999; Cannings, 2003; Córdoba-Aguilar, Cordero-Rivera, 2005; Tynkkynen et al., 2008). В традициях классической этологии, постепенно уходящих в прошлое в исследованиях поведения позвоночных, эти акции трактуются как некий набор демонстраций (displays). При этом подчеркивается, что по крайней мере часть из них самец проделывает, находясь перед

⁸ У стрекоз «световые раздражения, быстро следующие одно за другим до 200 в секунду еще регистрируются как отдельные раздражители» (Гитт, 2007), а угол зрения составляет 360°.

самкой. Например, «когда самка приближается, самец разворачивает крылья **перед ней** (in front of her)» или «самец проделывает ритуал формирования пары **перед самкой** (тот же английский оборот)». Любопытно, что во всех трех цитированных статьях, как и в подавляющем большинстве других случаев, эти сведения излагаются со ссылкой на другой или даже на третий источник. Например, Каннингс в своей статье дает следующую ссылку: «наблюдение Джорджа Рюппеля, цитировано Корбетом (Corbet 1999)».

Нетрудно видеть, что эти описания имеют очень мало общего с тем, которое дано нами для взаимодействия, предшествующего копуляции. Но сейчас речь пойдет о другом.

В брачном поведении стрекоз красоток выделяют 3 дискретные демонстрации. Рассмотрим их поочередно, и в случае необходимости — с комментариями, приводимыми в цитируемых источниках.

Первая из них обозначается как брачный полет (courtship flight). Эту акцию мы обозначаем как «трепещущий полет», весьма сходный по движению крыльев с таковым у ночных бабочек.

Другая форма поведения названа «демонстрацией погружения в воду» (dive display), при котором самец после посадки на воду часто проплывает по течению несколько сантиметров. При этом, как сказано в одной из цитированных работ (Córdoba-Aguilar, Cordero-Rivera, 2005), самец плавает, приподняв конец брюшка и «развернув крылья перед самкой». Согласно Каннингсу, у *S. aequabilis*, «самец плавает по течению, держа задние



Рис. 9. Так называемая «крестообразная» поза самца (справа). Слева самка, откладывающая яйца.

крылья распластанными на воде». Как это может быть, трудно себе представить. Впрочем, утверждая это, автор опять же ссылается третий источник.

Наконец, еще одна демонстрация фигурирует в литературе под названием «крестообразной» (cross display). Ее описание выглядит так: «При этой демонстрации самец, находясь перед самкой (while faces the female), загибает конец брюшка кверху, выставляя напоказ (exposing) беловатую нижнюю поверхность его концевого сегмента. Его нижние крылья почти касаются воды, а передние приподняты над туловищем. У *C. splendens* во время этой демонстрации передние и задние крылья движутся попеременно (alternately?), а скорость их взмахов увеличивается вчетверо» (следует ссылка на третий источник). Что касается последней фразы в этой цитате, мы можем лишь усмотреть в ней некий намек на акцию, именуемую нами «дрожанием». Это описание можно проиллюстрировать рисунком 9.

В соответствии с традициями адаптационизма каждой демонстрации приписывается некая специальная функция. Например, «демонстрация погружения в воду» служит для того, чтобы «показать самке локализацию и качество места для откладки яиц» (Cannings, 2003).

Ту же мысль проводят Кордоба-Агуляр и Кордеро-Ривера (Córdoba-Aguilar, Cordero-Rivera, 2005) но уже в отношении «крестообразной» демонстрации. Они пишут: «Некоторые эксперименты показали, что при большой скорости течения вероятность заражения яиц грибами выше, чем при малой. Таким образом, крестообразная демонстрация может указывать, насколько быстро течение в данном месте, так что самка получает еще одну порцию информации относительно качества участка для откладки яиц».

Указав далее (совершенно справедливо) что эта форма поведения более характерна не для предбрачного поведения, но для ситуации, следующей за спариванием, эти авторы трактуют это непонятное для них явление (ведь копуляция уже позади!) следующим образом. «Возможны следующие объяснения, — пишут они. — Одно из них состоит в том, что эта демонстрация есть форма ухаживания (courtship). Данные по другим насекомым свидетельствуют о том, что посткопуляционное ухаживание понуждает самку использовать сперму именно ухаживающего за ней самца (Eberhard, 1996)⁹. Это явление не было исследовано у стрекоз красоток, где **возможны четкие предсказания** (полужирный наш — авторы), что посткопуляционное поведение самцов повышает успех фертилизации. Вааге (Waage, 1978) установил, что у *C. maculata* самки, опекаемые во время яйцекладки самцами, откладывают яйца дольше, чем при отсутствии последних. Было бы интересно узнать, в какой степени способность самцов к оплодотворению самок зависит от их крестообразных демонстраций».

Еще более остроумную гипотезу предлагает Джонсон (Johnson, 2004). Он полагает, что крестообразные демонстрации служат для привлечения самок к месту яйцекладки. Предсказания этого автора сводятся к тому, что это поведение должно чаще использо-

⁹ Если речь идет о стрекозах красотках, имеется в виду, что самка спаривается несколько раз с разными самцами и, как принято считать, при оплодотворении яиц использует сперму от последнего спаривания (подробнее см. Панов, Павлова, 2009).

ваться нетерриториальными самцами, которые таким образом «обманывают» самок, делая вид, что обладают территориями (кавычки автора цитаты).¹⁰

Нельзя пройти мимо еще одной функции, приписываемой пребрачному поведению самцов у стрекоз красоток. «Нам представляется, — пишут Кордоба-Агуляр и Кордеро-Ривера, что пигментация крыльев самцов сигнализирует самкам, насколько их обладатель может противостоять паразитам. У *C. splendens xanthostoma* и *C. haemorrhoidalis* интенсивность пигментации связана обратной зависимостью с зараженностью грегаринами. Что касается демонстрации крыльев самцами, исследователи пришли к заключению, что самцы могут использовать пигментацию своих крыльев для извещения (to communicate) об их устойчивости к инфицированию этими паразитами. Объяснение

¹⁰ Подобное использование так называемых «дополнительных» (auxiliary) гипотез *post hoc*, призванных усилить и поддержать основную (в данном случае о важной сигнальной функции «демонстраций»), а также их нагромождение друг на друга весьма характерно для адапционистской парадигмы (см., например, Wenner, Wells, 1995).



Рис. 10. Реакция самца (слева) на приближение другого самца вплотную.

состоит в том, что темный пигмент у *Calopteryx* выработался в эволюции (evolved), чтобы информировать о способности самцов противостоять им» (Córdoba-Aguilar, Cordero-Rivera, 2005). Кажется, комментарии излишни.

Как происходящее видится авторам настоящей статьи. В действительности, ни одна из рассмотренных выше форм поведения не является абсолютно специфичной для предбрачного поведения стрекоз красоток. Трепещущий полет и «демонстрацию падения в воду» нередко приходится видеть у самцов и по окончании спаривания, когда самка занята уже откладкой яиц, а также при конфликтах между самцами. Полет того же характера используется и самками — во взаимодействиях, ведущих к копуляции, а также в момент перелета с места на место при откладке яиц (видеокадр 7 на сайте panov-ethology.ru). Один из компонентов «крестообразной» демонстрации — именно, загнутый кверху конец брюшка присутствует также в позе самца в момент приближения к нему другого (рис. 10), и во время парных порхающих полетов самцов (см. рис. 1б, с в работе: Rajunen, 1966). Второй компонент этой моторной координации, именно разведение крыльев в стороны — это стандартная акция в промежутках между спонтанными взлетами самца.

В последнем случае мы видим действие, проделываемое «вхолостую» (vacuum activity), вне сиюминутного социального контекста. То же можно сказать о трепещущем полете при спонтанных взлетах и об акции касания воды во время полета, который представляет собой незавершенную «демонстрацию погружения в воду», никому не адресованную.

Важно подчеркнуть, в частности, что такие акции, как падение на воду и трепещущий полет есть звенья единой поведенческой конструкции, разделить которые удастся лишь в грубой абстракции. Сидя в воде, самец проделывает движения крыльями с той же самой частотой как при трепещущем полете («дрожание»), в который эта акция сразу же и переходит. Разведение крыльев в момент пребывания самца около самки (как сказано выше при описании копуляции на временной отметке 18.14.11- 18.14.18) столь же мгновенно, без перерыва преобразуется в трепещущий полет.

Все это и многое другое заставляет прийти к выводу, что резкое разграничение рассмотренных форм поведения в качестве неких дискретных сущностей, выполняющих к тому же собственные сигнальные функции, выглядит совершенно искусственным. Исходя из полученных нами данных гораздо логичнее рассматривать моторику социального поведения стрекоз в качестве континуума, функционирование которого подчиняется собственным внутренним закономерностям. Одна из них, на наш взгляд, состоит в том, что это есть следствие возрастания неспецифической активации (arousal), а связка «трепещущий полет — падение в воду» соответствует точке максимума на кривой динамики этого фактора.

Создается впечатление, что для того, чтобы имела место копуляция, достаточным и необходимым является лишь трепещущий полет самца, который обеспечивает **замедленное** его приближение к самке. Показательно, что перед садкой он неизменно подлетает к сидящей самке снизу, и лишь в самый последний момент оказывается в нескольких

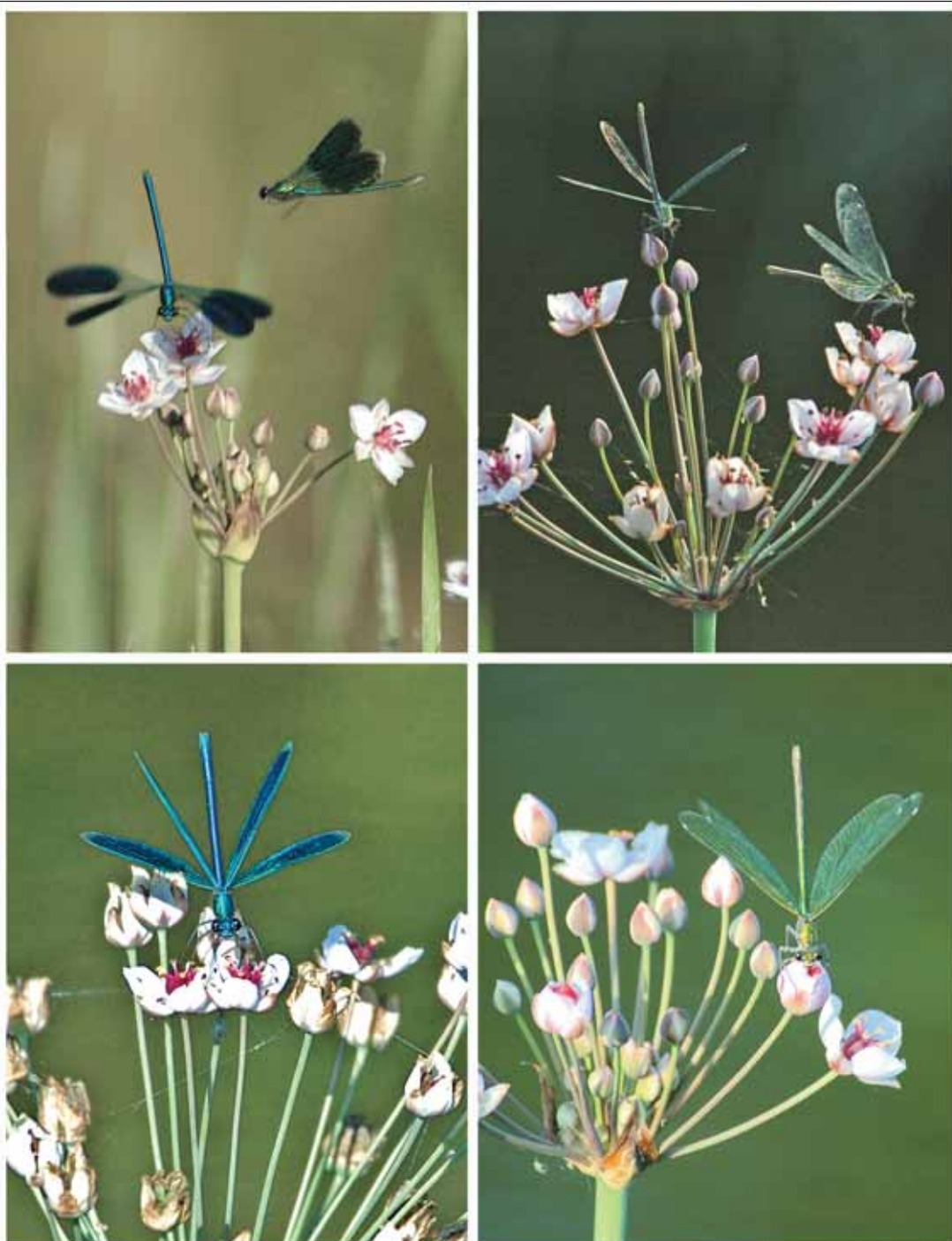


Рис. 11. Раскрывание крыльев у самцов(слева) и самок (справа) в момент приближения другой особи того же пола.

миллиметрах над ней. Любой другой способ подлета самца к самке (более стремительный или сверху) с большой вероятностью ведет к бегству самки. Не исключено также, что только серии трепещущих полетов служат для самки интегральным сигналом, указывающим ей адекватное место яйцекладки, тогда как все прочие акции самца (падение в воду, разведения крыльев) есть своего рода информационный шум — **СИМПТОМ** внутреннего состояния самца, а не сигнал в строгом смысле слова (см. Wenner, 2002).

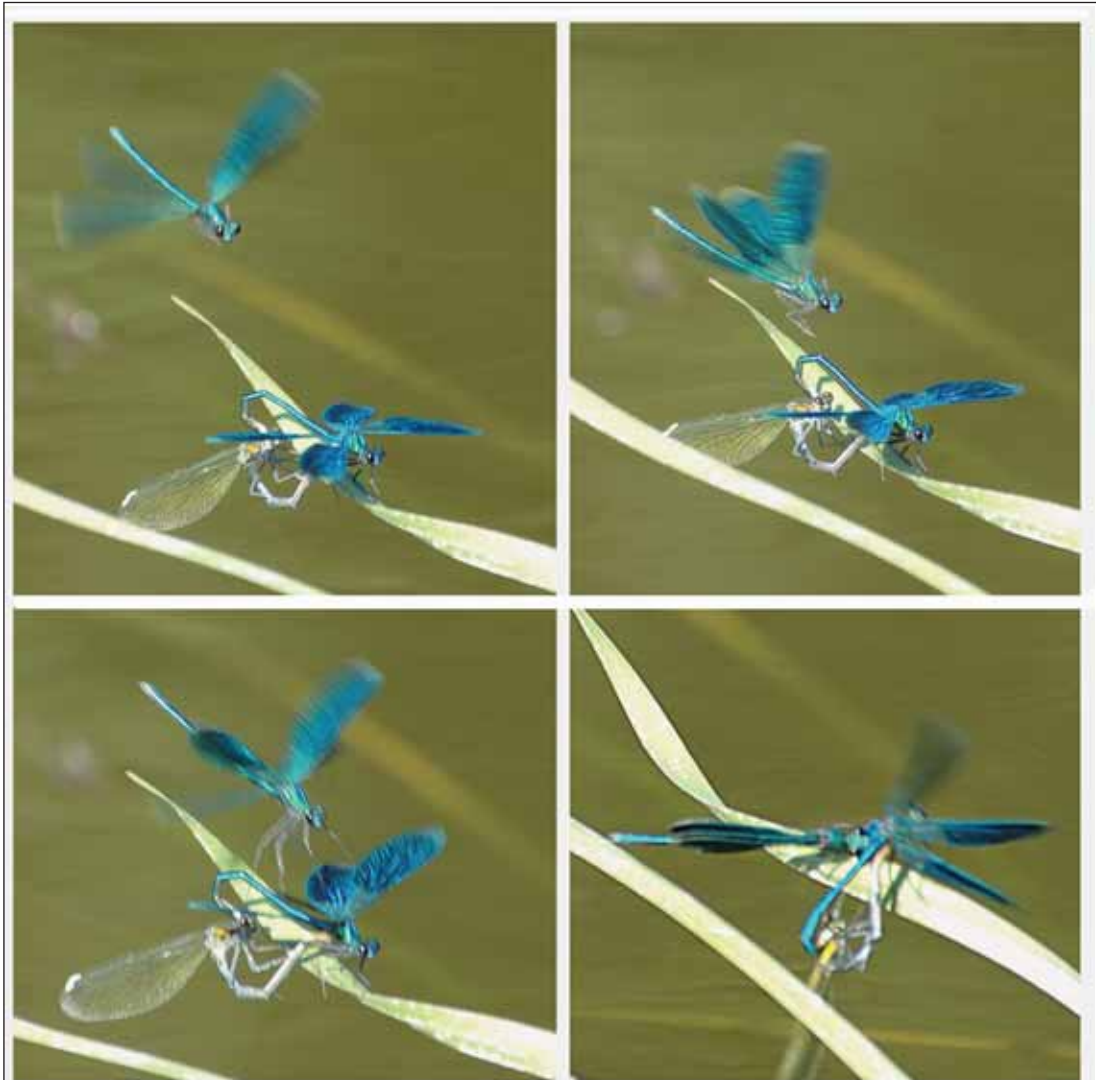


Рис. 12. Самец, удерживающий самку в тандеме, широко раскрывает крылья в ответ на попытку другого вмешаться в процесс копуляции (тот летит трепещущим полетом). Эта акция копулирующего самца не останавливает, однако, претендента, который садится на тандем.

Казалось бы, для самца наиболее эффективный способ продемонстрировать самке окраску его крыльев состоит в том, чтобы медленно раскрывать и закрывать их, как это происходит в случае «крестообразной демонстрации». С этой точки зрения полезно сопоставить частоту использования этой акции в преддверии копуляции и по окончании ее. В одном случае их было 6 перед спариванием и 124 после его завершения, до момента погружения самки в воду¹¹. Это вполне стандартная картина. Показательно также, что самец продолжает «демонстрировать» окраску своих крыльев тем же способом и после погружения самки в воду или ее отлета с участка. Иногда эта акция вообще не используется в прелюдии к спариванию, либо самец успевает проделать ее лишь 1-2 раза. С другой стороны, ее можно увидеть, хотя и не часто, во время самой копуляции, когда самка уже схвачена самцом.

Ту же логику нетрудно применить в отношении таких акций самца, которые на первый взгляд соблазнительно истолковать как «позу угрозы» или «предупреждения» Мы имеем в виду частичное или полное раскрывание крыльев (рис. 8, 10, 11) в ответ на приближение другого самца. Наблюдения приводят к очевидному выводу, что эти действия никак не отражаются на поведении тех участников событий, которым, как можно думать, они адресованы (см. рис. 12). Подчеркнем, что эти моторные координации идентичны у самцов и самок, как видно из рис. 11

Если высказываемая здесь точка зрения верна, то трудно представить себе, чтобы каждая из перечисленных выше «демонстраций» вырабатывалась отбором (естественным или половым)¹² для выполнения тех сигнальных функций, которые им приписывают. Коль скоро поведение является высоко интегрированной системой, совершенно неясно, каковы могут быть механизмы процесса, при котором отбор способен вычленишь и лелеять какой-либо одну из компонент так называемого «сигнального поведения». Несколькими перефразируя слова Мейена (1975: 89), можно сказать, что отбору не под силу заниматься мелочной опекой каждого отдельного сигнала.

Все сказанное позволяет прийти к заключению, что в данном случае сама теория эволюции сигнального поведения у стрекоз красоток посредством полового отбора, как и вытекающие из нее представления о механизмах дивергенции в этой группе насекомых, оказываются построенными на песке.

3. О двух тактиках репродуктивного поведения самцов: насколько они реальны у красотки блестящей?

С момента выхода в свет работы Пайюнена (Pajunen, 1966) ни у кого, кажется, не возникло сомнения в том, что ответ здесь может быть только положительным. Напомним, что согласно этим воззрениям, в популяции присутствуют самцы «территориальные», которым принадлежит приоритет в качестве производителей потомства, и такие, которые не способны удерживать за собой индивидуальный участок. Этим

¹¹ К концу яйцекладки самка обычно уходит под воду (видеокалип 8 на сайте panov-ethology.ru), где продолжает откладывать яйца (подробнее см. Панов, Павлова, 2009).

¹² См., например, Svensson et al., 2006.

последним удается спариться с самкой, лишь улучив удобный момент при мимолетном вторжении на участок территориального самца. Они именуются «нетерриториальными», а также «увиливающими от ответственности» (sneakers — от английского глагола sneake — шнырять там и тут). Эти две тактики именуются **альтернативными** (см. например, Forsyth., Montgomerie, 1987), определение, справедливость которого, по сути дела, отвергают сами эти авторы (см. ниже).

Эта идея имеет своим продолжением стремление доказать, что нетерриториальные самцы не столь ярко окрашены, как те, что обладают индивидуальными участками. Доводы в пользу этой идеи можно найти, в частности в работах: Grether, 1997; Siva-Jothy 1999. Второй из

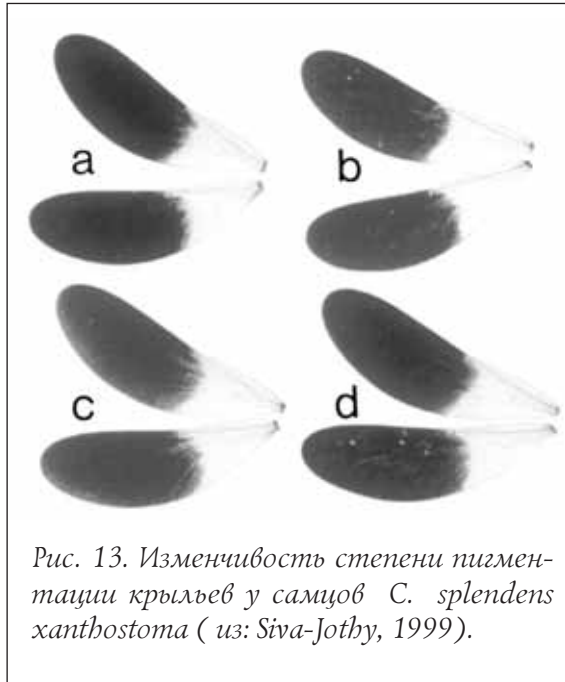


Рис. 13. Изменчивость степени пигментации крыльев у самцов *C. splendens xanthostoma* (из: Siva-Jothy, 1999).

этих авторов пытается убедить читателя, что самки *C. splendens xanthostoma* в состоянии распознавать перед спариванием степени пигментации крыльев самцов, показанные на рис. 13. С другой стороны, в тщательной работе по *Calopteryx maculata* с использованием калориметрической техники и точных измерений показано, что никаких различий между «территориальными» и «нетерриториальными» самцами обнаружить не удается (Shorter, 2007).

Подобное расхождение в результатах скорее всего обусловлено характером составления сравниваемых выборок. Наши наблюдения приводят к выводу, что используемые при этом способы не отвечают поставленной задаче. Невозможно, например, поймать несколько десятков «территориальных» и сопоставимое количество «нетерриториальных» самцов наугад, ничего не зная об их возрасте и «биографии». Выполненные нами наблюдения за последовательностью событий в судьбе нескольких меченых самцов говорят о том, что он может обладать индивидуальным участком, привлекательным для самок, в одно время и не обладать до и после этого.

При этом между понятиями «нетерриториальный» и «действующий по случаю» не следует ставить знак равенства. Стремление захватить самку, если тому благоприятствует удачный случай, имманентно присуще каждому самцу, достигшему стадии половозрелости¹³. Мы наблюдали формирование тандемов в ранние утренние часы, когда самцы

¹³ Нами описан случай захвата самцом самки, вынырнувшей после откладки яиц на его участке. Этому не предшествовало какое-либо ухаживание самца за ней, а копуляция не произошла из-за отказа самки контактировать половым отверстием с его копулятивным органом.



Рис. 14. Самцы в утренние часы в месте коллективной ночевки. Видны 9 особей.
Фото А.С. Опаева.



Рис. 15. Конкуренция самцов из-за доступа к самкам на площадке 2 (рис. 4). Верхний ряд слева — самец-претендент, пытаясь захватить самку, блокировал церки первого самца, который до этого удерживал ее. Справа приближается третий претендент. Блокированный первый пытается вырваться, но безуспешно (показано в увеличенном виде справа).

Средний ряд — то же взаимодействие (ближе к правому нижнему углу) в присутствии еще четырех потенциальных претендентов.

Нижний ряд слева — к трем самцам, оседлавшим самку (она лежит в воде, видны только крылья) приближается четвертый; справа — тот же, с участием уже четырех самцов. Один из них (на переднем плане) практически целиком погружен в воду и едва виден.

еще не заняли своих участков на воде и кормятся попеременно с самками, взлетая в воздух с береговой растительности. В это время динамическая плотность особей обоих полов, ночевавших здесь группами, достаточно высока (рис. 14), что благоприятствует случайным сексуальным контактам.

Однако, будучи захвачена самцом силой, самка, как правило, 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 (видеокалип 9 на сайте panov-ethology.ru) более 10 раз (до 13), но без малейшего успеха. Этим наблюдениям противоречат данные, согласно которым 49 из 53 случаев насильственного захвата самки самцом (63.1% от 84 попыток) закончились копуляцией (Cordero A. 2010). Мы полагаем, что этот исследователь не контролировал исход взаимодействий с помощью бинокля, как делали мы.

Насильственные захваты самок мы наблюдали в скоплении красоток блестящих на р. Мстерке, где динамическая плотность была необычайно высока (рис. 1, 2). Здесь каждый захват самцом самки привлекал внимание многих других самцов, так что в одном случае на самку активно претендовали 4 самца (рис. 15). Аналогичная ситуация описана для очень плотных репродуктивных скоплений *Calopteryx haemorrhoidalis*. На площадке с умеренной плотностью 77% из 96 спариваний предшествовало предкопуляционное 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-подпольщиками». Впрочем, как это ни странно, авторы этой статьи не отказываются от идеи существования двух «хорошо известных» (well-known) репродуктивных тактик. Такова непоколебимая сила убеждений в истинности господствующих представлений.

По наблюдениям этих авторов, при типичной попытке насильственного спаривания самец захватывает самку в момент откладки ею яиц. Мы наблюдали такое поведение лишь однажды (всего зафиксировано 49 копуляций, из которых 20 прослежены от начала до конца). Дважды имели место неудачные попытки самцов отнять самку из тандема (видеоклип 10 на сайте panov-ethology.ru) 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, промышляющих похищением самок.

Более реалистичную, на наш взгляд, картину рисует упоминавшаяся уже работа 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).

Сходного мнения придерживаются Коскюмаки с соавторами (Koskumäki et al., 2009) Они пишут: «Исследования по разным видам р. *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 sneaker они предлагают говорить о самцах, перемещающихся в пространстве (wanderers).

Одним из факторов, влияющим на перспективы самца, оказывается уровень содержания жира в его тканях. Так, у молодых самцов, еще не обосновавшиеся на индивидуальных участках, запасы этого источника энергии избыточны, но постепенно уменьшаются с возрастом до минимума, когда самец оставляет место, где он пребывал в качестве хозяина на протяжении нескольких дней¹⁴ (Plaistow, Siva-Jothy, 1996). Полученные нами результаты выглядят вполне совместимыми с предложенными трактовками.

В заключение стоит упомянуть мнение (Córdoba-Aguilar, Cordero-Rivera, 2005), согласно которому стрекозы семейства Calopterygidae представляют собой прекрасный модельный объект в сфере изучения экологии и эволюции. Мы хотим добавить к этому, что данная группа может стать столь же заманчивой для этологов, если они обратят на нее пристальное внимание, чего до сих пор, к сожалению сделано не было. Детальное изучение поведения этих замечательных насекомых поможет эволюционной биологии избавиться от многих бытующих в ней мифов, которые, как выясняется, имеют мало общего с реальностью.

¹⁴ До 20 дней у *C. maculata* (Forsyth, Montgomerie, 1987).

Библиография

- Гитт В. 2007. Если бы животные могли говорить. <http://zveri911.ru/strekoza.php>
- Матюхин А.В., Медведев Ю.Н., Пыхов С.Г., Матюхин Г.А. 2002 Симбиотопия *Calopteryx virgo* и *C. splendens* на малых реках России. Мат. II научно-практ. конф. «Животные в городе»: 98-101.
- Мейен С.В. 1975. Проблема направленности эволюции. С. 66 - 117 в «Итоги науки и техники. Зоология позвоночных 7». ВИНТИ.
- Панов Е.Н., Павлова Е.Ю. 2009, Жизнь стрекоз глазами орнитолога. Природа 11: 28-37.
- Cannings S.G. 2003. Status of River Jewelwing (*Calopteryx aequabilis* Say) in British Columbia. Wildlife Bulletin No. B-110: 1-10.
- Corbet, P.S. (1999). Dragonflies: Behaviour and Ecology of Odonata. Colchester, United Kingdom: Harley Books.
- Contreras-Garduco J., Córdoba-Aguilar A., Lanz-Mendoza H. and Cordero-Rivera A. 2009. Territorial behaviour and immunity are mediated by juvenile hormone: the physiological basis of honest signalling? Functional Ecology: 157—163.
- Cordero A. 2010. Forced copulations and female contact guarding at a high male density in a Calopterygid Damselfly. Journal of Insect Behavior 12 (1): 27-37
- Cordero, A. and Andrés, J.A. 2002. Male coercion and convenience polyandry in a calopterygid damselfly. Journal of Insect Science, 2.14. 7 pp <http://www.insectscience.org/2.14/>
- Córdoba-Aguilar A. 2002. Wing pigmentation in territorial male damselflies, *Calopteryx haemorrhoidalis*: a possible relation to sexual selection. Animal Behavior 63:759—766
- Córdoba-Aguilar A., Cordero-Rivera A. 2005. Evolution and ecology of Calopterygidae (Zygoptera: Odonata): status of knowledge and research perspectives. Neotrop. Entomol. 34 (6) <http://www.scielo.br/scielo.php?script>
- Eberhard, W.G. 1996. Female control: Sexual selection by cryptic female choice. Princeton Univ.Press. 501 p.
- Forsyth A., Montgomerie R.D. 1987. Alternative reproductive tactics in the territorial damselfly *Calopteryx maculata*: sneaking by older males. Behavioral Ecology and Sociobiology 21(2): 73-81.
- Grether G. F. 1997. Survival cost of an intrasexually selected ornament in a damselfly. Proceedings: Biological Sciences 264 (№ 1379): 207-210
- Johnson J. 2004. Flashing your bling: male *Calopteryx maculata* displays, territoriality and body morphology. <http://en.scientificcommons.org/22614808>.
- Koskumäki J., Rantala M.J., Suhonen J. 2009. Wandering males are smaller than territorial al males in the damselfly *Calopteryx virgo* (L.) (Zygoptera: Calopterygidae). Odonatologica 38(2): 159-165.
- Mullen S.P., Andrés J.A. 2007. Rapid evolution of sexual signals in sympatric *Calopteryx* damselflies: reinforcement or «noisy-neighbour» ecological character displacement. Journal of Evolutionary Biology 20: 1637-1648.
- Noor, M.A.F. 1999. Reinforcement and other consequences of sympatry. Heredity 83: 503—508
- Pajunen, V.I.**, 1966. Aggressive behaviour and territoriality in a population of *Calopteryx virgo* L. (Odonata: Calopterygidae). Annls zool. fenn. 3: 201-214.
- Plaistow S., Siva-Jothy M. T. 1996. Energetic constraints and male mate-securing tactics in the damselfly *Calopteryx splendens xanthostoma* (Charpentier). Proceedings of the Royal Society of London Series B Biological Sciences 263: 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/>

- Svensson E. I., Eroukhmanoff F., Friberg M. 2006. Effects of natural and sexual selection on adaptive population divergence and premating isolation in damselfly. *Evolution* 60(6): 1242—1253.
- Siva-Jothy M. T. 1999. Male wing pigmentation may affect reproductive success via female choice in a calopterygid damselfly (Zygoptera). *Behaviour* 136(10/11): 1365-1377.
- Тынккынен К., Grapputo A., Kotiaho M.J., Rantala S., Vаддланен S., Suhonen J. 2008. Hybridization in *Calopteryx* damselflies: the role of males. *Anim. Behaviour*. 75: 1431-1439.
- Waage J.K. 1978. Oviposition duration and egg deposition rates in *Calopteryx maculata* (P. de Beauvois) (Zygoptera: Calopterygidae). *Odonatologica* 7: 77-88.
- Waage, J.K. 1979. Reproductive character displacement in *Calopteryx* (Odonata: Calopterygidae). *Evolution* 33: 104—116.
- Wellenreuther M., Тынккынен К., and Svensson E.I. 2009. Simulating range expansion: male specific recognition and loss of premating isolation in damselflies. *Evolution* 64 (1): 242 — 252
- Wenner A.M. 2002. The elusive honey bee dance «language» hypothesis. *J. of Insect Behavior* 15(6): 859-878.
- Wenner A. M., Wells P. H. 1990. *Anatomy of a Controversy. The question of a «language» among Bees.* N.Y.: Columbia Univ. Press. 399.

На сайте panov.ethology.ru будут вывешены лишь немногие видеоклипы. Большинство же файлов большего размера доступны на Online Disk.ru

www.onlinedisk.ru/file/530943
www.onlinedisk.ru/file/532318
www.onlinedisk.ru/file/534328
www.onlinedisk.ru/file/534340
www.onlinedisk.ru/file/534360
www.onlinedisk.ru/file/534390
www.onlinedisk.ru/file/534411
www.onlinedisk.ru/file/535040
www.onlinedisk.ru/file/535294

на протяжении двух месяцев с момента последнего скачивания.