

Жизнь стрекоз глазами орнитолога

Е.Н.Панов, Е.Ю.Павлова

Уже третий год в окрестностях нашей деревни Черноморье летом почти нет птиц. Хотя июль, как известно, «мертвый» месяц для орнитологов, но чтобы с конца июня не увидеть ни синицы, ни зяблика, не услышать ни звука!.. Тем не менее в лесу стояла тишина, прерываемая лишь картавым криком кедровки. Эта птица благополучно живет во владимирских лесах без кедровых орехов, питаясь словыми семенами и насекомыми. Как было бы соблазнительно объяснить отсутствие мелких воробьиных птиц недостатком корма, но уж чего-чего, а насекомых вокруг хватало. Поневоле они-то и привлекли наше внимание...

Прежде чем скрыться в лесу, разбитая дорога черными колеями ныряла в низину. Здесь же брал начало овраг, уходящий в глубь леса и заполненный стоячей водой. На разъезженной грязи сидели сонмы бабочек, а среди высокой травы у берега неспешно, словно в замедленной съемке, проскальзывали там и тут миниатюрные стрекозы — голубые стрелки (*Enallagma cyathigerum*). В прогретой солнцем придорожной бочажине торчали меланхоличные морды лягушек. Изредка уж, посверкивая оранжевым затылком, черной лентой прорезал мутно-зеленую воду. Подальше, под пологом темного ольшаника, над руслом оврага барражировали крупные стре-



Евгений Николаевич Панов, доктор биологических наук, профессор, главный научный сотрудник лаборатории сравнительной этологии и биокоммуникации Института проблем экологии и эволюции им.А.Н.Северцова РАН, член Международной орнитологической комиссии, лауреат Государственной премии РФ (1993). Специалист в области эволюции поведения животных.



Екатерина Юрьевна Павлова, зоолог, руководитель кружка юных биологов Московского зоопарка (КЮБЗ). Область научных интересов — сравнительная этология.

козы-коромысла. Опушку леса обрамлял цветущий луг. Какая красота!

Вглядевшись чуть пристальнее, мы обнаружили, что стрелки избрали придорожный участок водоема для откладки яиц. Летали они парами — самцы держали самок за голову «щипчиками», которыми вооружен конец брюшка, и так же, вместе, садились на воду. Самки погружали задние концы палочковидных тел в воду и откладывали яйца, а самцы возвышались над ними, сложив прозрачные крылья и вытянувшись в струн-

ку. Если же покой чем-то нарушался, партнеры взлетали, не расцепляясь, и вскоре опускались в другом месте. Их полет напоминал номер воздушных гимнастов. Стоило одной парочке приводниться, как рядом подсаживались другие. Так на наших глазах формировались группы из пяти-шести пар стрекоз. Столь впечатляющий пример социального поведения не мог оставить этолога равнодушным. Мы приступили к систематическим наблюдениям в надежде получить объяснение увиденному.

© Панов Е.Н., Павлова Е.Ю., 2009

Вдвоем или в компании?

Мы заметили, что самец не покидал самку даже после завершения яйцекладки. Так и напрашивалась мысль, что он охраняет свою избранницу. Так называемая охрана генетического отцовства — важное понятие социобиологии, одного из направлений науки о поведении животных. Считается, что естественный отбор якобы выработал у каждой особи стремление всеми силами способствовать максимальному распространению в популяции своих собственных генов. У многих животных, и у некоторых видов стрекоз в частности, самка может спариваться в сезон размножения по несколько раз, зачастую с разными самцами. Самец, как полагают социобиологи, будет всячески препятствовать самке, спарившейся с ним, вступить в связь с другим самцом. Если все же произошла «измена», включается другой процесс, именуемый конкуренцией спермы, который, в свою очередь, может способствовать генетическому успеху одного из половых партнеров данной самки.

Казалось бы, поведение стрекоз вполне укладывается в эту систему взглядов. Действительно, к чему затрачивать усилия и отгонять после спаривания других претендентов, если можно попросту исключить контакт с ними, физически удерживая самку? Правда, в таком случае возникает другая проблема: тандем из двух особей хорошо заметен и не так маневрен и скор, как одиночная стрекоза. Так что и вероятность быть съеденной каким-либо водным хищником (например, лягушкой) у пары, наверное, выше, чем у свободно летающей самки. А уж скопление нескольких пар — и вовсе «ресторан» для охотников за насекомыми. Эдак не только собственные гены, но и собственную шкуру не сбережешь...

Специальное исследование, проведенное группой канадских энтомологов, подтвердило,



Скопление тандемов голубой стрелки.

Здесь и далее фото Е.Н.Панова

что тандемы другого вида мелких стрекоз — стрелок-девушек (*Coenagrion puella*) чаще становятся жертвами хищного водяного клопа гладыша (*Notocerca glauca*), чем одиночные самки. Статья так и называется: «Охрана самок самцами у стрекоз-стрелок увеличивает риск самок

в тандемах пасть жертвой хищника» [1]. Надо сказать, что это исследование было экспериментальным, т.е. проводилось в условиях искусственного замкнутого водоема. Что же касается наших наблюдений, то за все время (а мы провели у бочага не один день) ни одной ля-



Разнокрылая стрекоза коромысло синее (*Achna cyanea*).



Тандем голубой стрелки, приземлившийся на спину опасного хищника — лягушки прудовой.

гушке не удалось полакомиться стрелками. Мы специально за этим следили, мечтая отснять такой сюжет на пленку.

Немецкий ученый Г.Рефелдт описал подобную ситуацию на примере стрелок, относящихся к другому их виду — *Sympetrum vulgatum*, который обитает в Западной Европе [2]. Рефелдт вел свои наблюдения в естественных условиях — на водоеме, где, как и в нашем бочаге, в изобилии жили зеленые лягушки (*Rana esculenta*). Оказалось, что тандем, присоединяясь к группе сородичей, не принимает во внимание присутствие хищников. Жертвами лягушек чаще становились те пары, которые «шли на посадку» поодаль от других тандемов. Возможно, внимание хищника рассеивается, если в его поле зрения присутствует несколько потенциальных объектов нападения, а на единственной паре стрекоз «сосредоточиться» легче. Но когда самки уже приступали к откладке яиц, вероятность быть съеденными оказывалась одинаковой и для одиночных пар, и для тех, что

нерестились группами. Однако самки, сидящие на поверхности воды, погибали от хищников несколько чаще, чем возвышающиеся над ними самцы.

Вернемся к нашим наблюдениям. Охота за интересными фотографиями привела нас на берег мелкой родниковой речки. Прямо перед нами порхали изумительные ярко-синие стрекозы красотки-девушки (*Calopteryx virgo*). Как хотелось получить эффектные групповые снимки и этих стрекоз!

Однако даже отдельные тандемы красоток нам не попадались. В чем же дело? Сразу стало ясно, что их поведение резко отличается от нравов крупных стрекоз-коромысел, о которых мы уже кое-что знали из прежних знакомств с ними и из специальной литературы. Для коромысел характерно ярко выраженное территориальное поведение. Иными словами, каждый самец ревностно охраняет небольшой водоем или же участок акватории площадью в несколько десятков квадратных метров. Он активно преследует любого

рискующего залететь на его территорию соперника, и тот немедленно ретируется. Иногда дело доходит до настоящей драки. С самками все иначе: им позволено посещать территории самцов, где в случае успешного хода событий происходит спаривание, после чего они свободно располагают собой и откладывают яйца там, где заблагорассудится. Таково социальное поведение этих так называемых разнокрылых стрекоз, отличающихся стремительным полетом [3]. Можно сказать, что они используют пространство подобно синицам, зарянкам, соловьям и другим нашим певчим птицам, самцы которых охраняют индивидуальные участки от вторжения конкурентов мужского пола. Такая самоизоляция самцов позволяет им принять на своей территории одну самку (иногда нескольких) и без помех устроить свою дальнейшую семейную жизнь.

Стрекозы относятся к подотряду равнокрылых стрекоз, у которых полет по сравнению с разнокрылыми слаб и неустойчив, а истинное территориальное поведение, как мы уже видели, полностью отсутствует. К равнокрылым стрекозам относятся и красотки. Первое, что бросилось нам в глаза при встрече с ними, — красочные стайки самцов, порхающие над водой.

Мы обнаружили, что около двух десятков этих стрекоз все время держались довольно плотным скоплением на ограниченном участке реки. Ни вправо, ни влево от этого места в таком количестве их не было.

Да ведь это же ток!

На следующий день, взяв с собой видеокамеру, мы принялись знакомиться с ситуацией более основательно. Оказалось, что каждый великолепный синий самец большую часть времени проводит на собственной присаде — выступающем из воды стебле водного растения ли-

бо длинном листе свисающей с берега осоки. Эти индивидуальные присады расположены вблизи друг от друга — иной раз примерно в метре (максимально до 4–5 м), что и обуславливает все дальнейшие события.

Самец не остается подолгу неподвижным, он периодически (с интервалами в несколько минут) взлетает, привлекая внимание соседа, который также поднимается в воздух. Теперь оба летают друг подле друга, не делая, однако, попыток сблизиться вплотную и тем более напасть на компаньона. Если соседние присады расположены уж очень близко, два самца вылетают на сопредельный участок и поднимают в воздух третьего, тот — четвертого и т.д. Таким образом возникают рои из семи-восьми особей. Проходит несколько минут, и все участники «авиашоу» возвращаются на свои постоянные места и рассаживаются по привычным насестам.

О стрекозах вообще и о красотках в частности энтомологами написано очень много. Существует даже целая отрасль зоологии, именуемая одонатологией (от латинского названия отряда стрекоз — *Odonata*). Мы же как орнитологи-этологи сразу уловили поразительное сходство происходящего с тем, что известно для целого ряда видов птиц, у которых контакты самцов и самок происходят на токах. Принцип организации таких группировок самцов таков, что именно это самое их компактное объединение обеспечивает возможность для самок найти половых партнеров с минимальной затратой времени и усилий. В этом смысле тока у позвоночных животных (они есть помимо птиц также у млекопитающих — копытных и рукокрылых) получили название «горячих точек».

Разумеется, профессиональные энтомологи не обязаны представлять себе образ жизни таких птиц, как, скажем, манатины, поэтому и не ведают о сходстве социальной организации



Самец красотки великолепной (*C. splendens*) на своей постоянной присаде.

этих южноамериканских пернатых и стрекоз-красоток. Самцы-резиденты черно-белого манатина (*Manacus manacus*), обитающего на о. Тринидад, постоянно удерживают и охраняют на току территории диаметром от 60 до 90 см, отделенные друг от друга дистанциями того же размера [4]. Персональный состав самцов на току весьма устойчив, что объясняется строгой привязанностью каждого резидента к своей территории и высокой продолжительностью их жизни. Некоторые самцы удерживали свои участки в течение пяти лет. Наиболее предпочитаемы и по-

стоянны территории в центре тока. Малая привлекательность краевых территорий отчасти обуславливает, по-видимому, существование нетерриториальных самцов-претендентов, которые с возрастом могут занимать освободившиеся участки ближе к центру. За пределами тока самцы кормятся на перекрывающихся участках, где нечасто контактируют друг с другом, а при встречах редко вступают в конфликты. Ближайшие тока отделены друг от друга расстояниями порядка 250–300 м.

Самки, живущие на перекрывающихся участках обитания



Совместные полеты самцов красоток.

в окрестностях тока, посещают его поодиночке или группами до пяти особей. Даже за одну «прогулку» самка может нанести визит нескольким самцам. В течение же года она гнездится по крайней мере 2–4 раза и время от времени, по-видимому, может спариваться с разными самцами. Самцы, надо сказать, столь же ветрены: некоторые из них, имеющие наибольший успех у самок, за сезон могут иметь до 15 партнеров. Большинство самок, спаривающихся на одном току, и гнездятся поблизости. Небольшие участки вокруг гнезда они защищают друг от друга. Насиживает и кормит птенцов тоже только самка. При успешном гнездовании примерно через месяц после вылета птенцов из гнезда связь матери с выводком утрачивается, и самка приступает к новому циклу размножения.

У птиц дополнительным средством привлечения особей слабого пола служит пение самцов. Например, на току все те же черно-белых манакинов каждый самец под пологом тропического леса расчищает от опада и растительной ветоши клочок земли диаметром около метра, посередине которого возвышается тонкий древесный по-

бег. Его самец освобождает от листьев, создавая таким образом шест для своих акробатических упражнений. Собравшись вместе и держась на расстоянии метра-другого, самцы быстро крутятся вокруг своих шестов, одновременно издавая особые трелевые и трескучие звуки.

Наши красотки, в отличие не только от птиц, но даже от таких «поющих» насекомых, как кузнечики и цикады, лишены голоса. Поэтому самцы располагают единственным эффективным средством для привлечения самок к месту скопления — повадкой периодически порхать над водой в компании себе подобных.

Проблема выбора

До сих пор о самках стрекоз-красоток речи не было. Мы рассуждали лишь о поведении самцов. Как-то мы заговорили о них в присутствии профессионального переводчика, весьма далекого от жизни насекомых. Когда он услышал наше зоологическое «самец красотки-девушки», то очень развеселился.

И все же, каким образом самки входят в очерченную карти-

ну? Оказалось, что так же, как это происходит у манакинов (или глухарей, тетеревов, дупелей и т.д.), где самки время от времени посещают ток ради встречи с партнерами. Не помтив самок индивидуально (что мы собираемся сделать на будущий год), уяснить детальную картину происходящего невозможно. На каждом из двух токов, где мы вели наблюдения, удавалось увидеть, как правило, только одну самку, в немногих случаях двух одновременно. Самки появлялись на месте действия эпизодически, так что выяснить, разные ли самки были здесь в разное время или же одни и те же посещали ток повторно, не представлялось никакой возможности. Но немало интересного нам все-таки удалось узнать.

Как только на току появлялась самка, кто-либо из самцов срывался в погоню за ней, увлекая за собой других кавалеров с соседних индивидуальных участков. В погоне участвовали иногда до пяти-шести самцов. Вся эта кавалькада носилась туда и обратно вдоль по реке, каждый из претендентов пытался настигнуть самку первым. Как выяснилось впоследствии, результат если и зависел от этих соревнований, то в самой ничтожной степени.

У стрекоз спариванию предшествует захват самки самцом «за шею». Как мы уже упоминали, он удерживает ее за «стебелек», соединяющий голову и грудь особыми «щипчиками» (церками) на конце брюшка. На лету это сделать практически невозможно. Осуществить такой захват самцу удастся лишь в том случае, если самка сядет на его участке, то есть пассивно будет содействовать успеху спаривания.

В ритуал «помолвки» входило особое поведение самца. В тот момент, когда самка оказывалась на его участке, он летал вокруг нее своеобразным трепещущим полетом, как у бабочек-бражников. Крылья рабо-



Два самца красотки великолепной, устремляющиеся к севшей на воду самке (слева), и самец, взлетающий после падения в воду около самки.

тали с такой частотой, что их взмахи становились почти неразличимы глазом. Именно по специфическому поведению самца нам иной раз и удавалось определить, где именно готова приземлиться (или, точнее, приводниться) самка. Когда она садилась, что указывало на ее готовность к спариванию, самец подлетал к ней трепещущим полетом, падал в воду буквально «у ее ног», а затем уже выбирался на стебель водного растения в непосредственной близости от самки. Может быть, конструкция его летального аппарата не столь совершенна, чтобы обеспечить плавную посадку при таких скоростях работы крыльев.

Теперь наступил момент спаривания, которое у стрекоз выглядит довольно необычно. Еще до того как «невеста» появляется на его участке, самец загибает конец брюшка под грудь и помещает порцию спермы в пузырек на своем совокупительном органе — эдеагусе. Этот довольно сложно устроенный инструмент выглядит как выпячивание на третьем (считая от головы) членике брюшка. После того как в процессе спаривания самец ухватит самку за шею, она загибает брюшко так, что его конец с рас-

положенными там половыми органами входит в соприкосновение с эдеагусом самца. При этом спермии попадают в ее половые отверстия. Теперь нам стало понятно, почему у красоток мы не видим тандемов, столь характерных для стрекоз: контакт партнеров длится не более двух минут, после чего самец отпускает самку. Она еще минуты две-три сидит неподвижно, а затем, изогнув брюшко дугой, приступает к откладке оплодотворенных яиц в воду тут же, на его участке.

Что касается самца, то он устраивается рядом с ней на ближайшей присаде. Чаще всего это стебель растения, лежащего в воде и едва выступающего из нее. О том, что возбуждение самца еще не иссякло, говорят движения его крыльев: они медленно и ритмично раскрываются и снова складываются домиком. Если самка не улетает (иногда ее вынуждают к этому посторонние самцы), то ее партнер на протяжении всего процесса яйцекладки остается рядом. Он



Самец готовится к спариванию с самкой, севшей на его участке.



Сближение партнеров (слева) и момент захвата самцом головы самки.

либо сидит, поводя крыльями, либо вспархивает ненадолго, увлекаемый другими самцами, но неизменно возвращается.

По крайней мере в двух случаях из пяти, когда нам удалось проследить процесс от начала до конца, все завершилось край-

не неожиданно. Самки внезапно утонули. Да-да, они ушли под воду прямо у нас на глазах, погрузились, точно водолазы! Одну из них мы больше так и не видели. «Неужели конец?! — подумали мы, — неужели все заканчивается суицидом?!». В обоих случаях

самец не покидал места событий, словно ожидая возвращения возлюбленной. Но однажды нам удалось увидеть «возвращение ихтиандра» и даже засечь время, проведенное самкой под водой, — она пробыла там около десяти минут!



Спаривание стрекоз красоток.



Самка начинает откладывать яйца, самец возбужденно поводит крыльями.



Погружение самки в воду.

Впрочем, случалось и так, что самка сама начинала перелетать в поисках места для яйцекладки и в конце концов оставалась в гордом одиночестве. Но и при таком ходе событий одна из самок ушла под воду. Мы тщательно вглядывались в зеркало воды на протяжении «положенных» десяти минут, но так ничего и не увидели. Вероятно, в большинстве случаев самки выныривают совсем не там, где ушли под воду. И это не удивительно, ведь стрекоза скорее подводный житель, чем наземный: два года насекомое проводит под водой в стадии личинки, а жизнь взрослой особи длится несколько теплых весенне-летних месяцев.

Мы долго рассуждали о странном поведении этих малознакомых нам существ. И опять возникло несколько объяснений. Женское восприя-

тие подсказывало, что, погружаясь в воду, самка спасается от притязаний назойливых кавалеров. Ведь они преследуют ее, мешая целиком отдать делу продолжения рода. Но может быть, она попросту спускается вниз по стеблю растения, откладывая яйца все ниже и ниже, не испытывая никаких трудностей под водой, а мы думаем, что это какая-то поведенческая адаптация. В дальнейшем оказалось, что дело именно так и обстоит.

Противоречия полового отбора

Вернувшись в Москву, мы сразу же углубились в чтение литературы. Оказалось, что красотки рода *Calopteryx*, к которому относятся интересующие нас стрекозы, обитают не только в Евразии,

но и на других континентах. Их социальное поведение находится в центре пристального внимания европейских и американских ученых. Более того, эти стрекозы — один из основных объектов особого направления социобиологических исследований, именуемого послебрачным половым отбором.

Рассказ о стрекозах мы начали с бытующего представления, что самец охраняет самку, с которой он спарился, от посягательств других самцов ради охраны своего генетического отцовства [5]. В системе господствующих сегодня в западной научной литературе воззрений на мотивы поведения животных задача самца состоит в том, чтобы максимально распространить в популяции собственные гены. Что же касается задач самки, то они состоят в том, чтобы вы-



Самцы стрекоз красоток — *C. virgo* (слева) и *C. splendens*.

брать в качестве полового партнера того из самцов, который обладает «хорошими» или «лучшими» генами. Эта идея созвучна представлениям Дарвина, внесшего в науку понятие «половой отбор».

Однако несложные наблюдения показывают, что охрана самцом самки не гарантирует его полностью от ее «измены». Например, даже у моногамных видов птиц широко распространены так называемые внебрачные спаривания [6]. Что касается стрекоз, то у большинства их видов, и у красоток в частности, самка может спариваться как минимум дважды за день и в основном с разными самцами.

Такое положение вещей привело социобиологов к поискам каких-то дополнительных механизмов, «страшающих» благоприятную судьбу генов данного конкретного самца. Именно так появилась идея «послебрачного

полового отбора», основанного на явлении «конкуренции спермы». И красотки оказались здесь, среди нескольких прочих видов насекомых, именно теми животными, на примере которых это явление выглядит наиболее выпукло.

Множество тщательнейших исследований показали, что у этих насекомых самец в момент спаривания первым делом с помощью своего совокупительного органа удаляет из половых путей самки сперму предыдущего ее партнера (см. например, [7]). Известный отечественный генетик М.В.Голубовский прокомментировал это следующим образом: «Повадки стрекоз напомнили мне действия Одиссея, вернувшегося после долгих странствий к Пенелопе. Прежде чем сблизиться с ней, он произвел “зачистку” и разогнал других самцов, пристававших к его супруге».

В итоге получается, что устремления самок и самцов входят в противоречие. Действительно, с точки зрения социобиологов особи женского пола стремятся спариться с «лучшими» самцами. Второй претендент может оказаться «не столь хорошим» в генетическом отношении, но его сперма имеет все шансы заместить сперму первого избранника самки. Эта ситуация получила в социобиологии наименование «конфликта самцов и самок» [8].

Конфликт возникает и между двумя группами исследователей, изучающих поведение красоток. Одни утверждают, что решающая роль во всем этом процессе принадлежит самцам: они, дескать, осуществляют тотальный контроль над результатами репродукции за счет охраны партнерши и замещения спермы. Им возражают другие, указывая при этом на два обстоятельства. Во-

первых, спаривание у красоток возможно лишь при пассивном содействии со стороны самки. Самец, как уже упоминалось, не в состоянии овладеть ею силой. Во-вторых, устройство половой системы самки таково, что она может регулировать поступление спермиев к яйцам в момент их оплодотворения. Сперма, полученная самкой при спаривании, запасается впрок в разных резервуарах — в так называемой бурсе и в двух сперматеках. Оказалось, что если самка откладывает яйца сразу же после последнего спаривания, то они оплодотворяются спермой из бурсы (а мы помним, что она принадлежит в основном самцу, заместившему прежнее содержимое бурсы своими гаметам). Однако если откладка яиц происходит через некоторое время, то для их оплодотворения самка использует сперму из парных сперматек [9].

Один из важнейших методологических принципов науки — «брита Оккама». Суть его состоит в следующем: «не умножай сущностей сверх необходимого». Или, попросту говоря, не следует прибегать к сложным объяснениям там, где вполне годятся простые. В данном случае для каждого, кто знаком с биологией стрекоз, очевидно следующее. Инстинкт заставля-

ет самку правильно выбрать место для откладки яиц, чтобы выжило максимальное число личинок. С этой точки зрения повадка самок красоток откладывать яйца под водой может рассматриваться не как противодействие назойливости самцов, а как механизм предохранения яиц от опасности высыхания при значительном понижении уровня воды в особенно жаркое лето [10, 11].

Другое насущное требование состоит в том, чтобы количество спермы, полученной самкой при спаривании, оказалось достаточным для оплодотворения нескольких сот яиц, продуцируемых в ее организме. Здесь, разумеется, многое зависит от характеристик самца, но плодовитого самца от неплодовитого по внешним признакам самка отличить не в состоянии [12]. Поэтому вполне разумным выглядит предположение, что самка выбирает не самца, а участок водной глади, где он обосновался в сезон размножения. Выбор участка самцом так же отвечает потребностям выживания личинок, как и тот, что осуществляется самкой. Все это приводит к выводу, что половой контакт партнеров, заканчивающийся откладкой яиц, есть событие случайное, мало зависящее от их «намерений» [13].

В отношении птиц, размножающихся на токах, многократно показано, что самка выбирает в качестве полового партнера не конкретного самца, а некий участок в центре тока [6]. Так ли дело обстоит у красоток, мы собираемся проверить в будущем году.

А сейчас мы привезли с собой в Москву фотоматериалы — все увиденное засняли с помощью фото- и видеокамер (см. www.panov-ethology.ru), а кроме того, кое-что наговорили на диктофон. Просматривая фотографии на большом экране компьютера, мы сделали еще одно открытие. Оказалось, что мы имели дело с двумя разными видами стрекоз: на одном из двух токов, где мы вели наблюдения, это были красотки великолепные (*C.splendens*), на другом — преимущественно красотки-девушки (*Calopteryx virgo*), среди которых, впрочем, встречались и одиночные особи красотки великолепной! Пристальное изучение изображений не оставило сомнений в том, что здесь присутствуют и гибридные самцы. Таким образом, закономерности, которые первый автор этой статьи всю свою жизнь изучал на птицах, теперь предстоит проверить на беспозвоночных. Вдруг сработают! ■

Литература

1. Zeiss Ch., Martens A., Rolff J. // Can. J. Zool. 1999. V.77. №6. P.1013—1016.
2. Rehfeldt G.E. // Behavioral Ecology Sociobiology. 1992. №30. P.317—322.
3. Campanella P.J. // Behaviour. 1975. №54. P.278—310.
4. Панов Е.Н. Поведение животных и этологическая структура популяций. М., 1983. (2-е изд.: 2010 г.)
5. Waage J.K. // Behavioral Ecology Sociobiology. 1979. №6. P.147—154.
6. Панов Е.Н. Бегство от одиночества. Индивидуальное и коллективное в природе и в человеческом обществе. М., 2001.
7. Ubía E., Rivera A.C. // Animal Behaviour. 2005. №69. P.797—804.
8. Fincke O. // Biological Journal of the Linnean Society. 1997. №60. P.201—220.
9. Siva-Jothy Michael T., Hooper R E. // Behavioral Ecology Sociobiology 1986. №39. P.389—393.
10. Buskirk R.E., Sherman K.J. // Florida Entomologist. 1985. V.68. №1. P.39—51.
11. Fuske O.M. // Behavioral Ecology Sociobiology. 1986. №18. P.405—412.
12. Shorter J.R. Coloration as an Indicator of Male Quality in the Dark-Winged Damselfly *Calopteryx maculata*. 2007 (http://deepblue.lib.umich.edu/bitstream/2027.42/57583/1/Shorter_John_2007.pdf).
13. Kempnaers D. // Advances in Study of Behavior. 2007. V.37. P.189—278.