

**РЕПРОДУКТИВНОЕ ПОВЕДЕНИЕ КОМАРОВ
(DIPTERA, CULICIDAE): ДИНАМИКА ОБРАЗОВАНИЯ
РОЕВ КАК ПРИМЕР САМООРГАНИЗАЦИИ**

М.В. Федорова, А.И. Азовский

Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова

Изучение поведения роящихся самцов комаров *Ae. communis* показало, что (1) состав роев постоянно меняется, (2) прилет самцов наиболее вероятен со стороны ближайшего роя, (3) вылет из роя происходит в сторону открытого пространства, (4) репродуктивный успех самцов и самок обратно пропорционален размеру роя. Предполагается, что в период роевания возникает динамическая система роев, связанных мигрирующими особями, которая препятствует разлету самцов от мест вылета самок и направлена на поддержание небольших агрегаций с высоким репродуктивным успехом для обоих полов. Обсуждаются возможные механизмы образования динамической системы роев.

Ключевые слова: роевание, безресурсные системы встречи полов, репродуктивный успех, комары, самоорганизация.

Адаптивные функции репродуктивного поведения интенсивно исследуются в течение последних трех десятилетий. Теоретической базой для большинства исследований служит теория полового отбора, в котором различают две формы: конкуренцию между самцами и выбор самкой полового партнера. Использование этого подхода привело к формированию представлений о том, что у многих видов насекомых реализация адаптивных функций репродуктивного поведения связана с наличием у самца ресурса, важного для самки (Brown et al., 1997). Роль таких ресурсов могут выполнять пищевые объекты или субстрат для откладки яиц (Bradbury, 1985). Поскольку важные для самок ресурсы обычно ограничены, самцы борются между собой за ресурс и, овладев им, защищают от конкурентов. Выбор самки фактически сводится к выбору оптимального для нее ресурса и как следствие этого — спариванию с владеющим ресурсом самцом. Такие формы репродуктивного поведения получили название систем встречи полов, основанных на ресурсах, где адаптивность поведения самцов обычно оценивают по их репродуктивному успеху, т.е. по числу спариваний. Считается, что чем выше репродуктивный успех, тем более конкурентоспособен самец.

Однако помимо указанных систем встречи полов в репродуктивном поведении насекомых обнаружены системы, где самцы не обладают никаким важным для самки ресурсом и ничего, кроме спермы, не предоставляют ей при спаривании (Bradbury, 1985). Главной сложностью при изучении адаптивных функций таких систем является отсутствие возможности выбора самкой полового партнера, поскольку нет признаков, по которым самка может оценить качества самца. Примером могут служить воздушные агрегации самцов, которые описаны у поденок (Allan, Flecker, 1989), ручейников (Petersson, 1990) и комаров (Downes, 1969). Механизм образования роев основан на зрительной реакции самцов на видоспецифи-

ческий знак роения (маркер), представляющий собой выступающий или контрастно окрашенный объект (Downes, 1969). Рои формируются на открытых участках (Allan, Flecker, 1989). Поведение самцов в агрегации характеризуется специфической формой активности — роением, которое представляет собой стереотипный полет на ограниченном пространстве над маркером, и отсутствием каких-либо взаимодействий между особями (Федорова, Сербенюк, 1999). Репродуктивно активные самки также привлекаются видоспецифичными маркерами и при попадании в рой практически немедленно атакуются самцами (Charlwood, Jones, 1980). Спаривание происходит в воздухе и продолжается несколько секунд, после чего самка покидает зону роения, а самец возвращается в рой. Таким образом, в этой системе встречи полов отсутствуют какие-либо важные для самки ресурсы и возможности выбора самкой партнера, что позволяет отнести рои к безресурсной системе встречи полов.

Целью нашей работы было изучение поведения роящихся самцов и анализ адаптивных функций роения на примере комаров *Ae. communis*. Были поставлены следующие задачи: 1) исследовать скорость изменения состава роев за период роения; 2) оценить влияние двух факторов (наличия открытого пространства или освещенности и расстояния между ближайшими роями) на направление прилета и вылета самцов из роя; 3) определить репродуктивный успех самцов и самок в роях разных размеров.

Материалы и методы. Наблюдения проводили в смешанном лесу (п. Чашниково, Московская область) в мае 2001 г. Были выбраны 3 роя, отличающихся по числу роящихся самцов: рой 1 состоял в среднем из 70–80 самцов, рой 2 — из 20–30 самцов и рой 3 — из 15–25 самцов. Для проведения учетов вокруг каждого роя на расстоянии 1,5–2 м от его центра натягивали ленту и подсчитывали количество самцов, пересекающих обозначенную границу с каждой стороны. Самцов можно было легко отличить от самок по опущенным антеннам. При обработке результатов учитывали только данные, полученные в безветренную погоду.

Во время каждого учета регистрировали следующие параметры: 1) количество самцов в рое с помощью видеосъемки; 2) количество самцов и самок, пересекающих обозначенную лентой границу зоны роения в направлении роя и от него с каждой стороны роя (С — север, В — восток, Ю — юг, З — запад); 3) количество образующихся пар; 4) освещенность с разных сторон роя с помощью электрического экспонометра. Кроме того, в начале периода роения ежедневно определяли расстояние между исследуемыми роями и ближайшими к ним агрегациями.

Степень неравномерности распределения перемещений самцов в разных направлениях оценивали по критерию χ^2 . Скорость прилета и вылета самцов определяли как число самцов, влетевших в рой или покинувших его в течение 20 мин учета, а интенсивность прилета и вылета комаров (т.е. скорость смены состава роя V_{IN} и V_{OUT}) — как отношение скорости прилета и вылета к среднему числу самцов в данном рое. Относительную интенсивность прилета самцов в каждом направлении (V'_{IN}) выражали как разность между интенсивностью прилета в данном направлении (V_{IN}) и средней для роя интенсивностью прилета ($V_{IN\ mean}$) по всем направлениям: $V'_{IN} = V_{IN} - V_{IN\ mean}$. Аналогичным образом вычисляли относительную интенсивность вылета самцов из роев: $V'_{OUT} = V_{OUT} - V_{OUT\ mean}$. При оценке влияния близости роев на интенсивность обмена особями использо-

вали потенциальную функцию расстояния: $PD = 1/\sqrt{1/D_1^2 + 1/D_2^2}$, где D_1 и D_2 — расстояния до двух роев, ближайших к исследуемому в данном направлении. Влияние обоих факторов — открытого пространства и близости соседних роев — на скорости прилета и вылета из роя оценивали с помощью множественной линейной регрессии вида: $V' = a + b \lg PD + c \text{ SPACE}$; где PD — потенциальная функция расстояния до ближайших в данном направлении роев; SPACE — условная переменная, отражающая наличие открытого пространства и принимающая значения 1 при наличии открытого пространства, 0 — при отсутствии открытого пространства и 0,5 — при наличии отдельных препятствий (отдельно стоящих кустов, деревьев и т.п.). Репродуктивный успех самцов и самок определяли как отношение числа пар, зарегистрированных в рое за один учет, к среднему числу самцов в рое и числу самок, пересекших зону роения, соответственно.

Результаты. Скорости прилета и вылета самцов из роев, вычисленные суммарно для всех направлений, зависели от размеров роя (рис. 1а). При этом в больших роях число покидающих его самцов заметно превышало число вновь прилетающих. Такая тенденция должна приводить к постепенному уменьшению больших роев и увеличению или, по крайней мере, поддержанию на постоянном уровне малых агрегаций. Таким образом, в период роения существует непрерывный поток мигрирующих особей, направленный на поддержание динамического равновесия между роями.

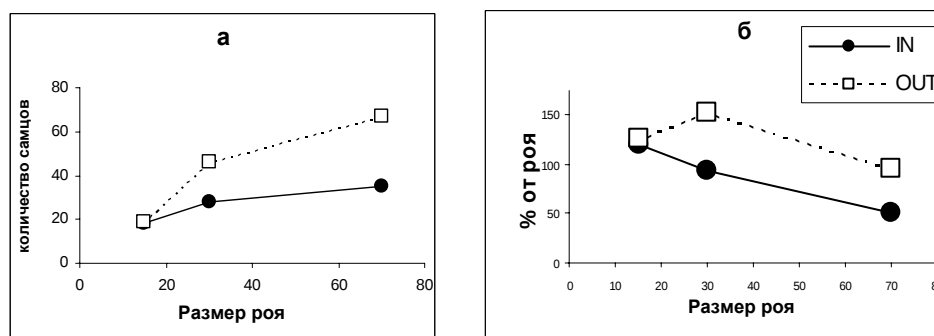


Рис. 1. Скорость прилета (●) и вылета (□) самцов в роях разных размеров:
а — абсолютная скорость, б — относительная скорость

В то же время скорость смены состава роя, т.е. интенсивности как прилета, так и вылета самцов, связаны с размерами роя отрицательной линейной зависимостью (рис. 1б). Следовательно, в небольших роях состав самцов будет меняться быстрее, чем в больших.

В большинстве случаев направления вылета и прилета самцов оказались неслучайными: распределение числа перемещающихся самцов по разным направлениям достоверно отличается от равномерного (табл. 1, рис. 2). Результаты регрессионного анализа (табл. 2) показали, что самцы покидают рой преимущественно в направлении высокой освещенности, т.е. открытого пространства (рис. 2 в, г). Если открытого пространства вокруг роя нет, самцы летят в случайных направле-

ниях. Прилет самцов в рой, напротив, происходит в основном со стороны ближайших агрегаций (рис. 2 а, б). При этом наиболее интенсивный обмен особями происходит между роями, которые разделяет не более 5 метров.

Таблица 1

Количество самцов *Ae. communis*, влетающих и вылетающих в разных направлениях из роев разных размеров

Номер роя	Размер роя	Кол-во учетов	Направление полета	Кол-во самцов, перемещавшихся по разным направлениям				Σ	χ^2	P
				С	З	Ю	В			
1	70	6	Прилет в рой	11	2	8	14	35	9,0	0,061
			Вылет из роя	27	7	11	22	67	15,6	0,004
2	30	6	Прилет в рой	5	8	9	6	28	1,4	0,844
			Вылет из роя	12	7	14	13	46	2,5	0,634
3	20	4	Прилет в рой	7	2	3	6	18	3,8	0,434
			Вылет из роя	1	2	4	12	19	15,7	0,003

Таблица 2

Результаты регрессионного анализа интенсивности перемещений самцов как функции расстояния до ближайшего роя (PD) и наличия открытого пространства (SPACE)

Фактор	Прилет в рой		Вылет из роя	
	Коэффициент $\pm$ ст. ошибка	P	Коэффициент $\pm$ ст. ошибка	P
Lg PD	$-41,387 \pm 13,131$	0,008	$-26,566 \pm 14,196$	0,084
SPACE	$9,43 \pm 7,085$	0,206	$26,907 \pm 7,660$	0,004
R ²	0,532		0,612	

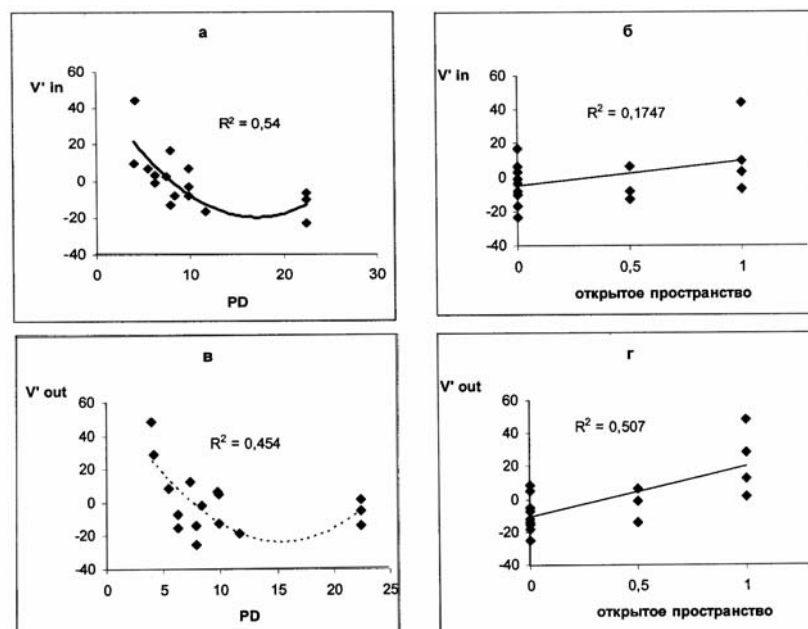


Рис. 2. Относительная интенсивность прилета (V'_{in}) и вылета (V'_{out}) как функция расстояния между роями (PD, м) (а, в, соответственно) и наличия открытого пространства (б, г, соответственно)

Количество самок, пересекающих рой, а также число образующихся пар во всех исследованных роях было приблизительно одинаковым и достоверно не отличалось. Однако вероятность спаривания, т.е. репродуктивный успех, была заметно выше в самом маленьком рое как для самцов, так и для самок (рис. 3).

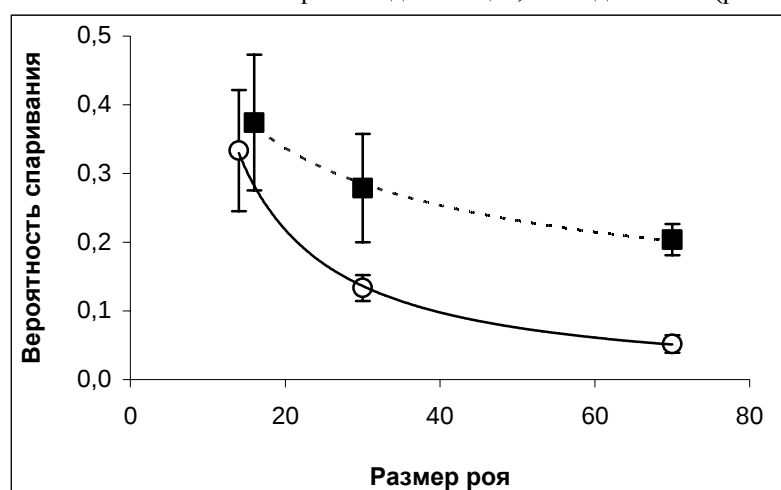


Рис. 3. Вероятность спаривания самцов (○) и самок (■) в роях разных размеров. Погрешности — стандартные ошибки средней

Обсуждение. Полученные данные свидетельствуют о том, что состав роев *Ae. communis* постоянно меняется, причем самцы прилетают в рой и покидают его в неслучайных направлениях. Прилет самцов наиболее вероятен со стороны ближайшего роя, а вылет происходит в сторону открытого пространства. Эти факты указывают на то, что в период роения самцы могут перемещаться между роями. Поскольку репродуктивный успех самцов *Ae. communis* неодинаков в разных роях и зависит от размеров роя, то, перелетая из роя в рой, самцы могут изменять свой репродуктивный успех. Однако он повысится только в том случае, если самец переместится в маленький рой. Перемещение в большой рой, напротив, приведет к снижению успеха. Имеет ли в таком случае перемещение между роями какое-либо адаптивное значение?

Ответить на это вопрос позволяет анализ последовательности действий самцов в период роения. Как показывают наши наблюдения, покинувшие рой самцы либо предпринимают свободный полет, либо совершают посадку. После посадки самцы могут вернуться в рой или начать свободный полет. Таким образом, в период роения у самцов *Ae. communis* наблюдаются два типа летной активности: роение и свободный полет, которые могут чередоваться. Переключение со свободного полета на роение определяется зрительной реакцией на маркер (Downes, 1969), тогда как переход от роения к свободному полету, видимо, управляется эндогенными факторами и определяется предшествующей активностью. Такая спонтанная смена поведенческих паттернов у готовых к спариванию самцов известна в разных группах насекомых (Clausnitzer, 1998). Как показывают наши данные, покидающие рой самцы летят в сторону открытого пространства, т.е. ориентируются с помощью положительного фототаксиса, что увеличивает вероятность прилета в другие рои, которые обычно образуются на открытых участках (Charlwood and Jones, 1980; Allan and Flecker, 1989). Достигнув следующего маркера, самец вновь переключается на полет роения и, если над маркером есть рой, присоединяется к нему.

Подобное чередование паттернов летной активности, видимо, обеспечивает возможность самцу, ищущему самку, облететь максимальную территорию и в то же время не покинуть биотопа, где вероятность встречи велика. Места роения (маркеры) являются при этом стимулами, тормозящими разлет половозрелых самцов далеко от мест выплода самок, а спонтанное переключение с полета роения на свободный полет действует как механизм, препятствующий концентрации самцов в нескольких больших роях. Такое поведение комаров в период роения приводит к формированию динамической системы роев, размеры которых широко варьируют. Однако благодаря тому, что в больших агрегациях количество вылетающих самцов превышает число прилетающих, результирующий вектор перемещений направлен из крупных роев к мелким, наиболее выгодным с точки зрения репродуктивного успеха. Следовательно, перемещение самцов между роями можно рассматривать как поведенческий механизм, который (1) препятствует концентрации самцов в нескольких крупных роях, где вероятность спаривания невелика, и (2) обеспечивает поддержание динамической системы небольших роев с высокими шансами на индивидуальный репродуктивный успех как для самцов, так и для самок. Адаптивная функция роения, очевидно, заключается в ограничении зоны поиска самцом рецептивной самки и предотвращении разлета самцов далеко от мест выплода самок. При этом механизм, действующий на уровне отдельной особи (чередование паттернов активности), оказывается достаточным для возникновения и поддержания динамической структуры популяционного

уровня — системы мелких роев, связанных потоками мигрирующих самцов. Формирование подобных структур, имеющих адаптивное значение, может быть объяснено процессом самоорганизации без привлечения гипотезы конкуренции самцов за ресурс.

ЛИТЕРАТУРА

- Федорова М.В., Сербенюк С.А.** Анализ изменчивости поведения роения самцов *Aedes communis* (Diptera, Culicidae) // Успехи соврем. биол. 1999. Т. 119. № 3. С. 223–226
- Allan J.D., Flecker A.S.** The mating biology of a mass-swarming mayfly // Anim.Behav. 1989. V. 37. P. 361–371.
- Bradbury J.W.** Contrasts between insects and vertebrates in the evolution of male display, female choice and lek mating. In: Hölldobler B. & Lindauer M. (Edit.) Experimental behavioral ecology and sociobiology. 1985. Stuttgart–New York: G.Fischer Verlag. P. 273–289.
- Brown W.D., Crespi B.J., Choe J.C.** Sexual conflict and the evolution of mating systems. In:Choi J.C.& Crespi B. (Edit.) Social Competition and Cooperation in Insects and Arachnids.Vol. 1. Evolution of Mating Systems. 1997.Cambridge: Cambridge University Press. P. 352–370.
- Charlwood, J.D. & Jones M.D.R.** Mating in the mosquito *Anopheles gambiae* s.l. II. Swarming behaviour // Physiol. Entomol. 1980. V. 5. P. 315–320.
- Clausnitzer V.** Territorial behavior of a rainforest dragonfly *Notiothemis robertsi* (Odonata: Libellulidae): proposed functions of specific behavioral patterns // J. Zool. Lond. 1998. V. 245. P. 121–127.
- Downes J.A.** The swarming and mating flight in Diptera // Ann.Rev.Entom. 1969. V. 14. P. 271–298.
- Petersson E.** Age-assortative mating patterns in two swarming caddis fly species (Trichoptera:Leptoceridae) // J.Insect Behav. 1990. V. 3. P. 797–803.
- Sivinski J., Petersson E.** Mate choice and species isolation in swarming insects. In:Choi J.C.& Crespi B. (Edit.) Social Competition and Cooperation in Insects and Arachnids.Vol.1. Evolution of Mating Systems. 1997. Cambridge: Cambridge University Press. P. 294–309.