

УДК 595.733:591

П. А. Мокрушов

ТЕРРИТОРИАЛЬНОЕ ПОВЕДЕНИЕ ЧЕТЫРЕХПЯТНИСТОЙ СТРЕКОЗЫ (*LIBELLULA GUADRIMACULATA*) (ODONATA, ANISOPTERA)

Для многих видов стрекоз характерно территориальное поведение, выражающееся в выборе определенных участков, пригодных для размножения или питания, обеспечивающих защиту от особей своего или других видов. Территориализм у стрекоз часто сравнивают с поведением позвоночных, особенно птиц. Основная роль в управлении таким поведением у стрекоз принадлежит зрительному анализатору.

Территориальное поведение установлено и подробно исследовано для стрекоз родов *Calopteryx* (Pajunen, 1966; Heymer, 1972; Waage, 1972; Alcock, 1979), *Leucorrhinia* (Pajunen, 1966), *Cordulia* (Ubukata, 1975), *Orthetrum* (Heymer, 1969; Krüner, 1977), *Aeschna* (Kaiser, 1974). В отечественной литературе такие наблюдения публикуются редко. Даже для такого обычного вида, как четырехпятнистая стрекоза (*Libellula quadrimaculata* L.), приводится только краткое упоминание о территориальном поведении (Заика, 1977). Очевидно, это обусловлено тем, что данный вид часто встречается в массовом количестве (до 5 экз/м²). Это затрудняет количественные учеты, так как меченые особи теряются в общей массе насекомых.

Мы провели серию полевых наблюдений и опытов с целью подробно проанализировать территориальное поведение стрекоз *L. quadrimaculata* и установить оптические признаки, по которым стрекозы этого вида определяют границы индивидуального участка и место посадки.

Методика. Для опытов были подобраны небольшие водоемы в окр. г. Киева, на которые собирались самцы *L. quadrimaculata*. Водоемы различного характера условно обозначались буквами: А — лесное заболоченное озеро, размером 40×40 м; В — луговой водоем, 12×3 м; В — лесное озеро в балке, 180×20 м, вытянутое с востока на запад. На крутом южном берегу сосновый лес подступал к воде; пологий северный берег открытый. При малой плотности расселения насекомых мы пользовались общепринятыми методами регистрации поведенческих реакций стрекоз (Мокрушов, 1972; Заика, 1977). Если плотность превышала 1 экз/м², то для стрекоз выставляли искусственные насесты — желтые палочки толщиной 1 см и высотой 40—50 см — через 10—20 см друг от друга. Протоколировалось поведение только меченых особей. Всего было помечено цветным кодом на крыльях более 200 стрекоз. После высыхания краски насекомых выпускали на те же водоемы, где их отловили, или переносили на другие. После выпуска стрекоза бросалась ввысь, укрываясь в кронах, но уже через 15—20 минут маркированных насекомых можно было встретить на водоеме. 32 стрекозы с индивидуальными метками удавалось наблюдать на протяжении 5—13 дней.

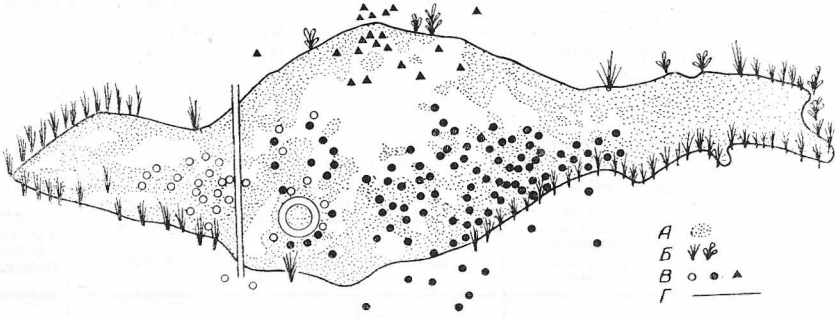
Результаты. Выбор территории и ее охрана. Анализ более 40 ситуаций, в которых самцы *L. quadrimaculata* проявляли территориальное поведение, показывает, что самца привлекает водная поверхность, освещенная солнцем. Особенно привлекательны для самцов мелководья с небольшими предметами на поверхности (листья деревьев, клочки тины и т. п.). Обнаружив такое место, самец садится на траву, ветки или другой субстрат и поджидает пролетающих самок. Самец может контролировать избранный участок и в полете. При появлении в поле зрения самца пролетающего насекомого подходящих размеров, он взлетает и устремляется к этому насекомому. При сближении происходит окончательное распознавание партнера. В том случае, если движущийся объект окажется самцом своего вида, происходит стычка, и соперник преследует его до тех пор, пока он не будет изгнан за пределы охраняемого участка. Приемы борьбы у самцов *L. quadrimaculata* подобны описанному у *Libellula pulchella* (Pezalla, 1979), *Leucorrhinia rubikunda* (Pajunen, 1966). Самка, залетевшая на избранную самцом территорию, после спаривания откладывает яйца под охраной самца.

Для выявления оптических признаков, по которым самец находит дорогу назад к месту старта, мы провели предварительный опыт. На водоеме А был выбран маркированный самец (№ 12), который покинул насест на 1—2 мин. За это время можно было успеть внести изменения в окружающий ландшафт:

1) вокруг насеста на расстоянии 20 см была удалена вся растительность; такое изменение микротопографии участка не повлияло на поведение самца, он продолжал садиться на прежнее место;

2) на высоте насеста (45 см) было поочередно установлено два белых флажка 20×20 см на расстоянии 20 см от насеста, такие же ориентиры поместили на воду. В обоих случаях самец вел себя так же, как и при отсутствии этих предметов, и сел на прежнее место. Неподвижная фигура человека вблизи насеста также не вызывала у самца изменений в поведении.

Размеры охраняемого участка. Наиболее четко территориальное поведение самцов *L. quadrimaculata* в наших опытах проявлялось на водоемах А и Б. Так как водоем А целый день освещался солнцем и изобиловал естественными местами для посадки,



Схематическое изображение водоема Б (с панорамной фотографии Л. И. Францевича):

А — участки водоема покрытые ряской; Б — травянистая растительность; В — наиболее привлекательные для самцов места на охраняемой ими территории; Г — масштаб — 1 м.

то стрекозы распределялись по его площади довольно равномерно. Минимальное расстояние между двумя территориальными самцами равнялось 3,5—4 м, а максимальное — 12—15 м. В обоих случаях поведение самцов существенно не отличалось. Они реагировали на пролетающих стрекоз с расстояния от 0,3—0,4 до 2,5—3 м. Если расстояние между территориальными самцами не превышало 5—6 м, то хозяин территории преследовал соперника не далее чем на 2—4 м. Если сражающаяся пара вылетала за пределы охраняемой территории, то ее полет неизменно привлекал других самцов, вызывая у них реакцию преследования. Отогнав нарушителей, самцы возвращались на свои насесты. Было замечено, что некоторые места своего участка самцы обследуют более тщательно. Самец останавливается около таких мест в трепещущем полете на несколько секунд и может возвращаться к ним неоднократно. На схематическом изображении водоема Б показаны места, привлекающие территориальных самцов (рисунком).

По-другому вели себя стрекозы на водоеме В. Большую часть дня южный берег был затенен, и основная масса стрекоз концентрировалась вдоль северного берега. Поскольку водоем был небольшой и мест для посадки стрекоз было мало, то общая картина представляла хаотическое движение сотен летающих насекомых. Вдоль береговой линии не далее 3—5 м от берега над водой стрекозы летали небольшими стайками в 5—8 особей. Плотность стрекоз достигала здесь 2—3 экз/м². На этом же водоеме, кроме насекомых в стаях, можно было выделить и другую, менее многочисленную группу стрекоз. Эти стрекозы занимали индивидуальные участки и проявляли территориальное поведение. Для выяснения размера охраняемой территории в этих условиях мы расставляли вдоль берега искусственные насесты, которые очень скоро занимали пролетающие самцы. Самцы взлетали с этих насестов и вступали в борьбу с одиночными соперниками или пролетающими

стайками, но вскоре возвращались на свое место. Удалось сделать два учета с мечеными самцами. Самец № 5 не реагировал на других самцов, если они садились на искусственный насест в 40—50 см от насеста, занятого хозяином. Преследуя других самцов, он удалялся от места старта максимально до 2—3 м к середине водоема и до 3 м вдоль береговой линии. Иногда при возврате он занимал не прежний насест, а другой, ошибка достигала 30 см. Самец № 6 охранял большую по размерам территорию. Он реагировал агрессивно на тех самцов, которые пытались занять насест ближе полутора метров от него. Над водой этот самец преследовал соперников до 5 м, при возврате с такого расстояния он не всегда садился на место старта, а занимал соседние насесты. При смещении центра территории после возврата хозяина, его сосед мог захватить часть освободившейся территории.

Продолжительность охраны участка. Чтобы выяснить, как долго самец *L. quadrimaculata* может охранять свой участок, мы проводили хронометраж поведения маркированных особей на водоемах с разной плотностью половозрелых стрекоз (таблица).

Продолжительность охраны участка при разной плотности у стрекоз
Libellula quadrimaculata L.

Плотность	Продолжительность охраны участка, мин.	Время (%), проведенное		Частота взлетов в час	Самый продолжительный полет, мин.
		в полете	на насесте		
1 экз. на 1 м ²	72	32	68	180	0,9
1 экз. на 4 м ²	27,5	74	26	78	7,0
1 экз. на 10—12 м ²	35	94	6	14	12,0

Из таблицы видно, что время, которое самцы тратят на полет и на пребывание на насесте, зависит от плотности насекомых. Так, при высокой плотности самец стартует очень часто, но его полеты непродолжительны (3—6 сек), и большую часть времени он проводит сидя на месте. При низкой плотности самцы охраняют участок в полете. Если вблизи нет других стрекоз этого вида, то самцы *L. quadrimaculata* патрулируют над участком недолго.

Обсуждение. Самцы *L. quadrimaculata* в репродуктивный период обладают территориальным поведением. Как и у большинства исследованных ранее неравнокрылых стрекоз, у самцов этого вида с увеличением их плотности на водоеме увеличивается количество стычек, а площадь охраняемого участка уменьшается. При превышении некоторой пороговой плотности (в условиях наших наблюдений — 2—3 экз/м²) образуется две группы самцов с различающимся поведением. Первая группа — это территориальные самцы, которые контролируют постоянные участки, причем размер участка и агрессивность хозяина меньше чем при плотности 1 экз/ 10—15 м². Вторая группа представляет собой самцов, не имеющих собственного участка. Самцы этой группы собираются в стаи и не ведут себя агрессивно.

Сведения о том, что стрекозы могут безошибочно возвращаться после дальнего разлета с мест окрыления и непродолжительного кормления к своим водоемам (Utzeri, Falchetti, 1976), свидетельствуют об их высоких ориентационных способностях. Отмечается, что стрекозами предпочитают местные оптические ориентиры. Мы допускаем, что они могут ориентироваться также по Солнцу или поляризации неба.

Стрекозы способны решать и другую задачу, связанную с ближней ориентацией на местности, неоднократно возвращаясь на место старта при охране охотничьего участка или мест яйцекладки. При анализе траекторий полета у территориальных самцов *L. quadrimaculata* нам

не представилось возможным установить оптические ориентиры, по которым самец определяет границы своего участка, хотя и были отмечены места, которые привлекали самцов, в тех случаях, когда плотность насекомых была невысокой. Однако эти точки были расположены не только по границам участка, но и внутри него. Изменение микро-топографии местности вокруг насеста не повлияло на способность самца *L. quadrimaculata* возвращаться на этот насест. Самец может безошибочно возвращаться к месту старта после 3—4 мин. полета над оптически гомогенным участком, представляющим собой водное зеркало, покрытое ивовым пухом. Подобное поведение самцов позволяет предположить, что возврат насекомых в район покинутого насеста может осуществляться по астроориентирам. Непосредственный выбор места для посадки (линейные и точечные объекты) описан нами ранее (Мокрушов, 1972). Для стрекоз *Calopteryx* (Heumer, 1972) показано, что они запоминают и узнают свой участок по отдельным местным предметам. Стрекозы *L. quadrimaculata*, обладающие более быстрым полетом и часто выбирающие в качестве территории довольно однородные участки, по всей вероятности, определяют их границы по-другому. Известно, что решающим фактором, влияющим на размер территории, а отсюда и на ее границы, является плотность соперников на водоеме в данный момент. Не исключено, что частота встреч с соперниками является тем фактором, который определяет приемлемое расстояние агрессивного преследования от центра участка до его границ.

Таким образом, примерная схема ориентационных задач, решаемых стрекозами *L. quadrimaculata* при территориальном поведении, может быть представлена следующим образом.

Самцы *L. quadrimaculata* руководствуются оптическими признаками предметов при выборе: береговой зоны водоема; участка зоны, пригодного для яйцекладки; насеста в этом участке.

Однако при охране территории оптические признаки предметов теряют первоочередную роль, и в полетах по участку самец руководствуется: допустимым расстоянием, которое можно пролететь, отгоняя противника; возвратом к месту старта по астроориентирам.

SUMMARY

The territory size guarded by the male of *Libellula quadrimaculata* during reproductive period depends on the rivals density in a pool. The larger is dragonfly population, the smaller is the guarded area. When population density exceeds the threshold value of 2-3 individuals per square meter, two groups of males appear: territorial and non-territorial. Territorial male behaviour at high population density is characterized with short chasing flights and prolonged periods of perching; at low density they guard over their territories in hovering flight. A possible role of optical signs in the choice of an appropriate zone in the pool bank and guarded territory within it is discussed. The limits of the territory are assumed to be defined by a possible chase distance. The quick return to perching site is probably provided by sun compass orientation.

- Зайка В. В. Поведение стрекоз Северной Кулунды в репродуктивный период.— В кн. Этологические проблемы экологии насекомых Сибири. Новосибирск, 1977, с. 106—135.
- Мокрушов П. А. Зрительные стимулы в поведении стрекоз. I. Охота и посадка у стрекозы четырехпятнистой *Libellula quadrimaculata* L.— Вестн. зоологии, 1972, № 4, с. 46—51.
- Alcock J. Multiple mating in *Calopteryx muculata* (Odonata: Calopterygidae) and the advantage of non-contact guarding by males.— J. Natur. Hist., 1979, 13, N 4, p. 439—446.
- Kaiser H. Verhaltensgefüge und Temporalverhalten der Libelle *Aeschna cyanea* (Odonata).— Z. Tierpsychol., 1974, 34, H. 4, p. 398—429.
- Grüner U. Revier- und Fortflanzungsverhalten von *Orthetrum cancellatum* (Linnaeus). (Anisoptera, Libellulidae).— Odonatologica, 1977, 6, N 4, p. 263—270.
- Heumer A. Fortpflanzungsverhalten und Territorialität bei *Orthetrum coerulescens* (Fabr., 1798) und *O. brunneum* (Fonsc., 1837) (Odonata; Anisoptera).— Rev. Comp. Animal., 1969, 3, N 2, p. 1—24.

- Heymer A. Comportements social et territorial des Calopterygidae (Odon. Zuptera).— Ann. Soc. ent. Fr., 1972, 8, N 1, p. 3—53.
- Pajunen V. I. The influence of population density on the territorial behaviour of *Leucorrhinia rubicunda* L. (Odon. Libellulidae).— Ann. Zool. Fenn., 1966, 3, N 1, p. 40—52.
- Pajunen V. I. Aggressive behaviour and territoriality in a population of *Galopteryx virgo* L. (Odon. Calopterygidae).— Ann. Zool. Fenn., 1966, 3, N 3, p. 201—214.
- Pezalla V. M. Behavioral ecology of the dragonfly *Libellula pulchella* Drury (Odonata: Anisoptera).— Amer. Midland Natur., 1979, 102, N 1, p. 1—22.
- Ubukata H. Life and behavior of a Corduliid Dragonfly, *Cordulia aenea amurensis* Selys II. Reproductive period with special reference to territoriality.— Jour. Fac. Sci. Hokkaido Univ., Ser. 6, Zool., 19, N 4, 1975, p. 812—833.
- Utzeri C., Falchetti E., Carchini G. Alcuni aspetti etologici della ovideposizione di *Lestes barbarus* (Fabricius) presso pozze temporanee (Zygoptera: Lestidae).— Odonatologica, 1976, 5, N 2, p. 175—179.
- Waage J. K. Longevity and mobility of adult *Calopteryx maculata*. (Beauvois, 1805). (Zygoptera: Calopterygidae).— Odonatologica, 1972, 1, N 3, p. 155—162.

Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена
АН УССР

Поступила в редакцию
26.III 1981 г.

ФАУНИСТИЧЕСКИЕ ЗАМЕТКИ

К синонимии палеарктических комаров-лимонид (Diptera, Limoniidae).— В последнее время из Ирана был описан ряд новых видов семейства (Alexander, 1975, Jour. N.Y. Ent. Soc., 83: 2—9, 121—128). При ознакомлении с соответствующими диагнозами и сопровождающими их рисунками гипопигиев самцов обнаружилось, что некоторые из этих видов уже были раньше известны под другими названиями из центр. Европы и Закавказья. В связи с этим возникла необходимость в установлении следующей синонимии:

Cheilotrichia (Empeda) minima (Strobl, 1898) (ю.-в. Европа, Ср. Азия) = *Ch. (E.) gnoma* Alexander, 1975, syn. nov.

Gonomyia (s. str.) *subtenella* Savtshenko, 1972 (Закавказье) = *G. (s. str.) elburzensis* Alexander, 1975, syn. nov.

Gonomyia (s. str.) *conoviensis* Barnes, 1924 (ц. Европа, Закавказье, Ср. Азия) = *G. (s. str.) oxybeles* Alexander, 1975, syn. nov.

Symplecta (Psiloconopa) alexanderi (Savtshenko, 1973), comb. nov. (Закавказье) = *Erioptera (Pseuderioptera) schmidi* Alexander, 1975, syn. nov.

Подрод *Pseuderioptera* Alexander, 1975 принципиально ничем не отличается от подрода *Psiloconopa* Ztt. из рода *Symplecta* Meigen (sensu Savtshenko, in litt.) и должен рассматриваться в дальнейшем лишь как его младший синоним.

Как показало исследование особей *Lipsothrix iranica* Alexander, 1975, из Закавказья (Талыш), это всего лишь наиболее светло окрашенная форма в ряду клинальной изменчивости *L. nigristigma* Edwards, 1938, заслуживающая самое большее ранга подвида последнего — *Lipsothrix nigristigma iranica* Alexander, 1975, stat. nov.— Е. Н. Савченко (Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена АН УССР).