

крытосеменные. Семейства Бобовые – Гранатовые. 975 с.

22. Деревья и кустарники СССР. Дикорастущие, культивируемые и перспективные для интродукции: в VII т. М., Л.: Изд-во АН СССР, 1960. Т. V: Покрытосеменные. Семейства Миртовые – Маслинные. 545 с.

23. Деревья и кустарники СССР. Дикорастущие, культивируемые и перспективные для интродукции: в VII т. М., Л.: Изд-во АН СССР, 1960. Т. VI: Покрытосеменные. Семейства Логаниевые – Сложноцветные. 380 с.

24. Матвеев Н.М. Биоэкологический анализ флоры и растительности (на примере лесостепной и степной зоны). Самара: Самарский университет, 2006. 311 с.

25. Плаксина Т.И. Конспект флоры Волго-Уральского региона. Самара: Самарский университет, 2001. 388 с.

26. Раков Н.С. Состав, структура и динамика адвентивной флоры Ульяновской области: дис. ... канд. биол. наук. Тольятти, 2012. 239 с.

27. Саксонов С.В., Сенатор С.А. Путеводитель по Самарской флоре (1851–2011). Флора Волжского бассейна. Тольятти: Кассандра, 2012. Т. 1. 511 с.

WOODY PLANTS IN STREET LANDSCAPING OF URBAN-TYPE SETTLEMENT ALEXEEVKA (SAMARA OBLAST)

© 2017

Makarova Yulia Vladimirovna, candidate of biological sciences, senior lecturer of Ecology, Botany and Nature Protection Department
Korchikov Evgeny Sergeevich, candidate of biological sciences, associate professor of Ecology, Botany and Nature Protection Department
Prokhorova Nataliya Vladimirovna, doctor of biological sciences, professor of Ecology, Botany and Nature Protection Department
Samara National Research University (Samara, Russian Federation)

Abstract. Our results support that introducents (72,1% of 68 found species) might have important impact on ecosystem of urban-type settlement Alexeevka, Kinel Urban Okrug of Samara Region. The local community of woody plants include 68 species from 48 genera, 21 families, 2 classes (Pinopsida, Magnoliopsida) and 2 divisions (Pinoophyta, Magnoliophyta). 30 species (44,1%) of trees and 25 species (36,8%) of bushes are dominant plants. They are basically summer-green, cross-pollinated (entomophilous) species, mesotrophes, mesophytes, sciogeliophytes and mezotermes, which fruits and seeds are spread by animals. Introducents (Eurasian, European-American and European types of habitats) were planted at different times. Rosaceae (21 species, 30,9%) are well represented and the largest number of species contain genera *Populus* (6 species), *Rosa* (4 species), *Ulmus*, *Crataegus* and *Acer* (3 species). We found seven rare species used in street landscaping: *Juniperus communis* L., *J. sabina* L., *Crataegus volgensis* Pojark., *Tamarix ramosissima* Ledeb., *Cotoneaster melanocarpus* Fisch. ex Blytt, *Populus alba* L. and *Salix alba* L. The change in variability of local communities has significant implications for our ability to predict how the patterns of biodiversity and ecosystem function will respond to environmental changes.

Keywords: street landscaping; woody plants; aboriginal species; adventive species; introducents; rare species; life forms of plant; taxonomic analysis; chorological analysis; bioecological analysis; urban-type settlement Alexeevka; Kinel Urban Okrug; Samara Oblast.

УДК 595.768.12

ОБЩАЯ СТРАТЕГИЯ РЕПРОДУКТИВНОГО ПОВЕДЕНИЯ ЖУКОВ-ЛИСТОЕДОВ (COLEOPTERA, CHRYSOMELIDAE)

© 2017

Павлов Сергей Иванович, кандидат биологических наук, доцент кафедры биологии, экологии и методики обучения
Самарский государственный социально-педагогический университет (г. Самара, Российская Федерация)

Аннотация. В течение 1974–2014 гг. в условиях Самарской области изучалось репродуктивное поведение 25 фоновых видов жуков-листоедов (Coleoptera, Chrysomelidae). Стратегия репродуктивного поведения имаго (принципиально отличающаяся у особей противоположного пола) – комплекс (включающий более 60 типов локомоторных) поведенческих реакций, ориентированный на привлечение активного партнера (обычно самца), поиски и подготовку самки к финальному этапу репродуктивного процесса – к спариванию. После отрождения, имаго-самка проходит 5 этапов репродуктивной трансформации (питание созревания, привлечение самца видоспецифическим аттрактантом, спаривание, овуляцию, яйцекладку), сопровождающихся 18 типами поведенческих реакций. Имаго-самец в течение жизни преодолевает тоже 5 этапов (подготовку к спариванию и питание созревания, поиски самки, подготовку самки к спариванию, спаривание, финальную послебрачную чистку), обеспечиваемых почти 30 типами поведенческих реакций. Оценивается временной и физической ресурс выживания самки и самца (в разных ситуациях), а также – временные бюджеты дневной активности обоих полов на разных этапах их генерационного цикла. Рассматриваются случаи возникновения нестандартных репродуктивных ситуаций (или сбоев), которые объясняются вполне объективными причинами (ошибками в хемонавигации самцов, нарушением генетически запрограммированной последовательности стадий поведения, несогласованностью половых циклов партнеров).

Ключевые слова: жуки-листоеды; имаго: самцы и самки; Самарская область; стратегии репродуктивного поведения; привлечение и поиски (дистантные и контактные) брачного партнера; ритуалы – знакомства партнеров и «ухаживания»; агрессивное и комфортное поведение самца; спаривание и яйцекладка.

Большинство экологических исследований последних лет использует в качестве основного морфологический критерий (например, особенности строения организма, общий фон окраски, характер рисунка покровов, приспособительные морфологические изменения и т.д.). Это, безусловно, важно, однако, это – не весь арсенал возможностей адаптации организма к среде обитания.

Главным в эволюции (и, в том числе, в приспособлении к динамике окружающей среды), на наш взгляд, является усложнение сигнальной деятельности, т.е. постоянная коррекция способности воспринимать сигналы окружающей действительности, оперативно обрабатывать их, тонко и адекватно реагировать на отдельные сигналы или их серии, изменяя поведение таким образом, чтобы гарантированно уходить от опасности и успешно отыскивать «зоны максимального комфорта».

Цель исследования.

Обобщение материалов авторских нативных и лабораторных наблюдений и экспериментов, и классифицировать основные типы реакций репродуктивного поведения жуков-листоедов.

Материал и методы исследований.

собран нами в 1974–2014 гг. на территории Самарской области. Были использованы стандартные методики, адаптированные автором: 1) *визуальные наблюдения* за жуками в природе (при обследовании территории на трансекте, модельном участке, в садках); 2) *наблюдение за естественным поведением жуков* в садках в лаборатории; 3) *эксперименты в садках* (с созданием искусственных помех – произвольным перемещением самок или самцов в разные сектора внутреннего объема садка, подсаживанием одиночного самца к копулирующей паре и др.); 4) *одновременная фото- и видеорегистрация* интересных моментов репродуктивного поведения жуков-листоедов.

Обсуждение результатов исследования.

Весь комплекс репродуктивного поведения (как высшего уровня адаптации организма к существованию в условиях динамичной среды), отличающегося наибольшей сложностью и разнообразием, распадается на ряд последовательных этапов [1]: 1) привлечение и поиски брачного партнера, 2) ритуалы – знакомства партнеров и «ухаживания», 3) агрессивное и комфортное поведение самца, 4) спаривание и 5) откладка яиц.

Репродуктивный цикл начинается с появления на свет имаго самцов и самок. Стратегия и цели поведения у самцов и самок разные.

1. Стратегия репродуктивного поведения самки заключается в подготовке к встрече с брачным партнером (в результате секретирования девственными самками полового аттрактанта, привлекающего самцов своего вида), в спаривании, оплодотворении, «вынашивании» эмбрионов (овуляции) до состояния их готовности к жизни вне организма материнской особи и, в итоге, к яйцекладке.

У многих видов насекомых наблюдаются повторные спаривания, обеспечивающие гарантированное оплодотворение самки. Так, у моли *Pectinophora gossypiella* однократное спаривание регистрируется в 71% случаев, 2-кратное – в 20%, 3-кратное – в 7,1%, а у 1,4% самок оно повторялось до 7 раз [2]. Листоеды обычно спариваются единожды, хотя в ряде случаев нами наблюдались 2- и 3-кратные садки.

Питание созревания – процесс взросления, в результате которого имаго-самка достигает половой зрелости, растянут на 5–10 (в среднем – на 8) дней; в сутки занимает примерно 34% (или 3 ч. 31 мин.) «полезного» (т.е. с исключением из светлого периода утренних и вечерних часов, когда прохладно, присутствует роса и листоеды практически неактивны) времени (если сюда добавить еще время, требуемое на поиски кормовых растений и перемещения к ним в пространстве, то сумма составит около 3 ч. 57 мин., а за весь срок «созревания» – почти 30 час.).

Привлечение брачного партнера – процесс, при котором *один* из брачных партнеров (чаще всего, самка) определенным образом воздействуя на особь противоположного пола, вызывает у последней ответную двигательную реакцию (преследование). К подобным влияниям, вызывающим ответную локомоторную реакцию, относятся: из *ольфакторных* (запаховых) *сигналов* – нанесение основному кормовому растению характерных видоспецифических повреждений, дефекация, оставление пахучего следа, маркирование следа (рис. 1.1); из *визуальных* – видоспецифичность окраски насекомого и закономерный, типичный для вида «рисунок» повреждения растения, из *акустических* – в ряде случаев стридуляция (последняя реакция присуща особям обоих полов).

По данным А.Х. Тамбиева [3], шмели, например, оставляют в воздухе довольно долго сохраняющийся «ольфакторный след», выделяя вокруг себя пахучий секрет мандибулярных желез и нанося его капельки на окружающую растительность. Подобное же мы наблюдали, регистрируя самцов жуков-листоедов тщательно исследовавших края погрызов растений (оставленных до этого самками) и не проявивших при этом попыток трофической активности (т.е. явно выраженное контактное поисковое поведение).

Временной и физической ресурс самки (продолжительность ее ожидания встречи с партнером) достигает 50–55 (хотя, наиболее аттрактивной, т.е. привлекательной, для самцов она бывает в *первые* 7–10) дней. Еще короче (только *первые* 2 дня) продолжительность пика максимальной привлекающей способности самки стеклянницы-*Synanthedon pictipes* [4]. Как показали наблюдения [5], девственные самки, запрограммированные на оплодотворение, но, по каким-то причинам, не встретившие партнера, живут в 3 раза дольше (используя весь ресурс времени, отведенного им природой для репродукции).

Реакции избегания (защитное поведение) **самки** являются ответом на любое внешнее воздействие (будь то сотрясение листа растения порывом ветра или прикосновение «ухаживающего» самца). Интенсивность ответной реакции (в ситуации без вредных

для насекомого последствий) развивается в направлении угасания: 1-й этап – «глухая защита»; 2-й – на однозначный стимул (сотрясение листа и т.д.) – продолжительное «замирание»; затем – кратковременное прерывание движения (возможно, неоднократное) и, наконец, – продолжение нормальной локомоторной активности, сообразной с текущей природной обстановкой.

Второй повод для избегания контакта самки с половозрелым самцом – несогласованность их половых циклов. Только сексуально восприимчивые самки (особи готовые к спариванию в данный момент по причине синхронности половых циклов партнеров) не отвергают адресованных им реакций «ухаживания».

Блокировка защитного поведения самки самцом (своего рода, выработка условного рефлекса у самки на его присутствие рядом) заключается в использовании им реакций «ухаживания» – легком, монотонном и регулярном прикосновении к покровам самки (условный раздражитель) и ее ответном замирании. А поскольку прикосновение не влечет за собой негативных последствий (безусловный раздражитель), то самка скоро привыкает к близости самца и перестает реагировать на него как на фактор опасности.

Спаривание – квинтэссенция жизненного цикла любого насекомого. Все, что «работало» до этого – трофическое, защитное и все предыдущие этапы репродуктивного поведения – должно было лишь обеспечить успешный финал генерации – возможность спаривания.

Процесс спаривания (садки, или пребывания в состоянии *in soruli*) достаточно продолжителен (он занимает от 20 мин. до 3,5 ч., что в общем объеме светлого периода суток заключено в интервале 3,0–26,4%). Сама длительность нормального, естественно завершившегося спаривания обычно не влияет на количество оплодотворенных яиц, т.к. среднее число отложенных за сезон яиц, более или менее, стабильно.

После спаривания, аттрактивная (девственная) самка в течение 1,0–2,5 час. теряет свою запаховую привлекательность и перестает интересоваться половозрелых самцов. Причина подобной трансформации у *Bombux mori*, например, объясняется [6] тем, что, после копуляции и оплодотворения, нейронный сигнал о случившемся идет по брюшной нервной цепочке к мозгу (играющему роль нейронного регулятора), который инактивирует работу клеток, секретирующих видоспецифический половой аттрактант. То же самое показали исследования репродукции бабочек-стекляниц [4]: после спаривания привлекающая способность самок *Synanthedon pictipes* заметно снижалась.

Всплеск активности партнеров. Описывая брачное поведение жуков-усачей А. Михельсен [7], констатирует, что у «некоторых видов в процессе спаривания наблюдается явно спонтанная активность самцов». Нам приходилось неоднократно регистрировать точно такие же «всплески» активности копулирующих самцов разных видов листоедов. Обычно это выражается в очень резких, порывистых движениях: привставание на средних и задних ногах, прикосновение к переднеспинке самки, закидывание передних ног над головой, быстрое перебирание ими и

очень частое (порой переходящее в вибрацию), судорожное трепетание усиками – у самца *Gastrophysa polygoni* L. или потирание передних ног друг о друга – у щитоноски-*Cassida rubiginosa* Müll. (рис. 1.2 и 1.3). Есть основания полагать, что подобная двигательная активность жуков свидетельствует о чрезвычайно высокой степени возбуждения их в момент спаривания.

Нами также замечено, что очень часто периоды «спонтанной активности самцов» листоедов совпадают (рис. 1.2) или несколько (на 5–7 сек) опережают (рис. 1.4) «всплески активности» самок. В первом случае (у *Gastrophysa polygoni*) самка притопывает задними и средними ногами по субстрату, во втором – у *Cassida rubiginosa* начинает усиленно потирать лапки передних ног (при этом диски надкрылий обоих партнеров асинхронно наклоняются в стороны или в направлении «вперед-назад»).

Схожесть элементов трофического и репродуктивного поведения (имеются в виду движения конечностей, похожие на чистящие, производимые в момент спаривания) объясняется, возможно, еще и близостью соответствующих рецепторов пищеварительной и половой систем, воспринимающих сигналы от возбужденных участков смежных отделов органов брюшной полости и отсылающих эти сигналы от заднего отдела брюшной нервной цепочки в мозг (в том числе, в центры пищеварения и половых рефлексов). Реальным сигналом, свидетельствующим о завершении спаривания, может служить растяжение заполняющейся сперматозоидами копулятивной сумки партнерши [8].

Этим же (возбуждением соседних участков органов брюшной полости), вероятно, можно объяснить и факт питания самки в процессе спаривания (и невозможность подобных действий самца).

Сигналы «расставания», т.е. момент прекращения спаривания. У большинства видов жуков-листоедов к концу периода спаривания самка становится довольно беспокойной и производит определенные, вполне закономерные видоспецифические движения, которые служат для самца сигналом к окончанию садки [9]. Например, самка *Plagioderia versicolora* Laich. резкими и частыми подбрасываниями вершины брюшка подает самцу сигнал ретироваться (рис. 1.5). Обычно на 3–6 «толчок» самец отцепляет заднюю пару ног от надкрылий партнерши, высоко запрокидывает вверх брюшко (рис. 1.6) и уходит.

Нечто подобное («маятниковые движения» самки в плоскости, параллельной субстрату) у *Donacia aquatica* L. наблюдал А. Михельсен [7]: «заканчивая садку, оставаясь стоять на передних и средних ногах, она поднимает задние ноги и быстро поворачивает свой корпус из стороны в сторону, подобно маятнику, с центром вращения близ середины переднеспинки».

У самки *Gastrophysa polygoni* L. сигнал «расставания» выглядит иначе. В том случае, если копулирующие жуки располагаются на горизонтальной поверхности, партнерша резко прижимает вершину брюшка к сидящим на нем самцом к субстрату. Получив «толчок» в край пигидия, самец уходит. Если насекомые сидят на вертикальном субстрате, то самка, закинув задние ноги назад (рис. 1.7), цепляет ими средние и задние ноги размещившегося сзади самца и резким рывком стаскивает его со своих надкрылий.

По окончании спаривания самке еще предстоит благополучно пережить период овуляции, найти полноценную кормовую площадку в виде группы основных кормовых растений и отложить на них (или в их окрестностях) кладку яиц.

Овуляция – процесс созревания яиц (который длится 6–12 суток) до момента их откладывания.

Яйцекладка – процесс естественного удаления из организма материнской особи полностью развитого эмбриона (находящегося внутри яйцевой капсулы), способного жить самостоятельно во внешней среде. Продолжительность каждого акта яйцекладки составляет 10–16 мин., а в течение дня на этот процесс затрачивается до 8% (или 1 ч. 03 мин.) «полезного» времени. Весь сезон яйцекладки отдельной самки листоеда продолжается обычно 8–14 дней. Превентивная забота о потомстве [10] – маскировка, прятание яиц и т.п. (рис. 1.8) – требует значительных временных затрат (до 10% времени суток, или около 1 ч. 18 мин.).

Временные бюджеты дневной активности самки на разных этапах генерационного цикла. Питание созревания молодой самки (на начальном этапе генерации) занимает около 34% (или 3 ч. 31 мин.) светлого времени суток, соответственно питание оплодотворенной самки (в период овуляции) – уже 39% (или 5 ч. 08 мин.); продолжительность спаривания (на этапе копуляции) – до 26,4%; на один акт яйцекладки (в финале этапа овуляции) затрачивается 10–16 мин., за день их бывает 4–5 (на что требуется примерно 1 ч. 03 мин.).

Эмбриогенез – процесс отрождения и развития личинок растянут во времени на 5–7 суток. По нашим наблюдениям, кормовая база и комплекс погодных условий корректируют образ жизни личинки, что в итоге отражается на физическом состоянии имаго нового поколения. Хорошее (бесперебойное и полноценное) питание личинок ускоряет их развитие и влияет на размеры, а это, в свою очередь, ведет к увеличению массы отрождающихся имаго, делая их более конкурентоспособными при последующей репродукции [11]. Подобную же зависимость отмечает Е.Г. Голубева [12] – чем массивнее куколка (а значит и будущая самка) совки-*Mamestra brassicae* L., тем более вероятно ее оплодотворение при спаривании и как итог – существенно больше отложенных ею яиц.

Как показали наблюдения [13], выживаемость вида определяется не только плодовитостью особей в популяциях, но и рассредоточением их во времени (т.е. связью с рядом фенологических периодов в течение всего сезона генерации).

2. Стратегия репродуктивного поведения самца практически любого насекомого для обеспечения «процветания вида» заключается в необходимости оплодотворения как можно большего числа самок своего вида (в данном случае, действует принцип, «чем больше выборка, тем качественнее и гарантированнее результат»). Реализацию этой главной, крайне сложной жизненной программы (стратегии) обеспечивает ряд вспомогательных поведенческих блоков, в том числе: разнообразных локомоторных реакций, ориентировочного поведения (включаящего поиски самки), подготовку к спариванию и собственно спаривание.

Подготовка к спариванию. Природой запрограммирован более ранний выход из куколок самцов, поскольку для них требуется больше времени для полового созревания (подготовки к репродуктивному состоянию). Им нужно сформировать сперматозоиды, содержащие белок, которого (как такового) не было в корме, потребляемом личинками ранее. Поэтому молодые самцы, после их выхода из куколочной капсулы, начинают активно искать в почве, опаде, влажном песке и среди других не растительных субстратов необходимые им для спаривания белковые азотосодержащие вещества. Это характерно не только для жуков-листоедов (как показали наши наблюдения), но и для многих других таксонов насекомых [14–16].

Питание созревания самца продолжается 10–11 дней, что занимает более 34 ч., если к этой величине добавить время, требуемое на поиски корма (т.е. в среднем – 44 мин. в день), то общая сумма составит примерно 42 ч.

Поиски брачного партнера. После достижения периода полового созревания у насекомого начинают проявляться признаки повышенной активности, выражающейся в разнообразных поисковых действиях, целью которых является обнаружение потенциально брачного партнера. В зависимости от вида листоеда, его местообитания и конкретной природной ситуации те или иные черты поискового поведения могут существенно варьировать [1].

Самец находит самку по запаху [1; 17; 18]. В процессе поиска самки самцы стремятся занять положение, максимально удаленное от поверхности земли: они либо взлетают в воздух (рис. 3.1) и совершают обзорные полеты в пределах биотопа, либо вползают на возвышающиеся части растений (рис. 3.2 и 3.3), а в случае отсутствия последних привстают на передних конечностях. Подобный отрицательный геотаксис жуков объясняется 2 причинами: 1) возможностью ольфакторного обследования большего объема воздушного пространства (площадь, умноженная на высоту «воздушного цилиндра»); 2) лучшей подвижностью воздушных масс на большем удалении от поверхности земли, а, следовательно – возможностью получения жуком более разнообразной и богатой информации о местоположении самки.

Дистантные ольфакторные поиски самки, проводимые самцом в приземном воздушном пространстве на сравнительно больших (относительно размеров тела насекомого) расстояниях, подразделяются на 2 «настройки»: *грубую* (показывающую направление – «румб поиска») и более *тонкую* (ориентирующую жука на определение высотного горизонта относительно поверхности земли). Контактный ольфакторный поиск – узконаправленное, локальное, пошаговое (рис. 3.4) обследование оставленной самкой следовой дорожки. Причем, по поведению и степени возбуждения листоеда можно заключить, на каком этапе находятся поиски – на рис. 3.4 видно, что самец близок к финалу поиска (голова его опущена, усики вибрируют с такой частотой, что почти не видны, в ход идут даже нижнечелюстные щупики, трогающие субстрат).

В классификации Л.Н. Медведева [19; 20] вторичнополовых образований листоедов, выделена особая группа морфологических структур, связанных с поиском и опознаванием самки и свойственных

только самцам, для которых характерно: с одной стороны, усиленное развитие органов обоняния и осязания, выражающееся в увеличении и расширении члеников усиков и нижнечелюстных щупиков, появлении дополнительных пучков волосков на усиках; с другой – увеличение размеров глаз, с третьей – в общем увеличении сенсорных элементов.

Поиски самки занимают до 48% времени суток (или около 6 ч. 08 мин. в день) половозрелого самца.

Самцы стараются выбрать самок с лучшими репродуктивными качествами – более крупных и молодых. Процент успешных спариваний обычно не зависит от возраста самца, но зависит от возраста самки.

Драки самцов-конкурентов. Существуют таксоны (*Labidostomis*, *Coptocephala*), с генетически запрограммированным преобладанием самцов. Попытки завладения самкой решаются в них крайне радикально – путем ожесточенных драк (рис. 2). Инициатором их обычно становится одиночный самец (активность и агрессивность которого зависит от физиологического состояния организма и условий внешней среды). Агрессивное поведение жуков включает (около 12 типов реакций, развивающихся за 4 этапа): **демонстрацию** агрессивности на расстоянии; **угрозу**, предшествующую нападению; **нападение** и **защиту** (рис. 2.1–2.8). Наблюдения за другими группами жесткокрылых [21] не выявили какого-либо предпочтения самками самцов с мощно развитыми мандибулами – очевидно, что крупные верхние челюсти у жуков могли возникнуть в ходе эволюции как результат постоянного противоборства между самцами.

Место встречи партнеров обычно располагается в пределах сектора питания (рис. 3.5) аттрактивной самки листоеда, которую в итоге поисковых действий (дистантной и контактной ориентации – см. выше) обнаруживает половозрелый самец.

Реакции ритуалов знакомства и «ухаживания». Знакомство партнеров сводится к процессу передачи самцом и получения самкой видоспецифических ольфакторных, визуальных, акустических и тактильных (рис. 3.6) сигналов, тормозящих защитное поведение самки и обеспечивающих обоюдное опознавание потенциальных партнеров.

Для многих насекомых трудно провести границу между ритуалами знакомства и «ухаживания» – обычно *первое* постепенно переходит во *второе*. Однако у ряда видов эта разница прослеживается довольно четко. Ритуал знакомства продолжается примерно 1,1% времени суток, или 6–10 мин., а ритуал «ухаживания» и демонстрации занимают до 3% светлого периода суток (примерно 25 мин.).

Назначением весьма сложного ритуала «ухаживания» самца за самкой (своего рода, видоспецифического тактильного пароля, запрограммированного в генетической памяти обоих партнеров) является блокировка защитных реакций самки и подготовка ее к спариванию [22].

Второй весьма важной функцией строгой видоспецифической упорядоченности движений в ритуалах знакомства и «ухаживания» является механизм жесткой межвидовой изоляции листоедов.

Реакции демонстрации – комплекс локомоторных реакций (например, предъявление эдеагуса *Timarcha tenebricosa*), назначением которых является

подготовка самки к спариванию в результате синхронизации половых циклов партнеров.

Садка – сам процесс спаривания и поза, которую жуки занимают в этот момент. Поза довольно стереотипна (рис. 3.7) – самец располагается на надкрыльях (или брюшке) самки, несколько смещаясь к их предвершинной трети. В зависимости от размеров партнеров, рельефа элитр самки и длины конечностей самца поза садки может заметно варьироваться.

Прелюдией садки пары листоедов-скрытоглавов бывает предбрачный «танец» самца, который, по нашим наблюдениям, обеспечивает правильное совмещение скульптуры поверхности пигидия самки с рельефом дорсальной части вершины брюшка самца, что в итоге позволяет ввести эдеагус в половые пути самки (по принципу «замка и ключа») под требуемым углом. Это – *один* из надежнейших механизмов межвидовой изоляции среди близкородственных видов насекомых. Похожие примеры морфологической изоляции отмечены [23] у кузнечиков рода *Idiostatus*.

Кроме морфологических отличий близких видов (окраска покровов, форма гениталий, поза садки), важную роль в межвидовой репродуктивной изоляции играет большая разница в деталях полового поведения [23; 24].

Сигналы «расставания» и уход самца. Спаривание заканчивается, когда через определенное время самец оставляет самку. Иногда это происходит без каких-либо попыток самки прогнать его. Однако, в большинстве случаев, к концу садки самка производит ряд стереотипных видоспецифических движений телом или конечностями, вынуждающих партнера покинуть ее.

Чистка (комфортное поведение) самца (рис. 3.8). Поскольку у большинства видов листоедов самцы спариваются неоднократно, то и времени на процедуру чистки им требуется значительно больше, чем самкам (до 1,6% светлого периода суток, или около 15 мин. в день). Необходимость послебрачной чистки (включающей минимум 5–6 типов двигательных реакций) объясняется тем, что, при касании покровов самки, лапки, усики и другие части тела самца приобретают индивидуальный запах данной самки, который впоследствии может стать помехой при поисках очередной самки (перебивая слабый запаховый сигнал, идущий из окружающего пространства).

Кроме того, данная чистка позволяет избежать нежелательных встреч с другими самцами (бесплодных для вида и отнимающих время, требуемое на реальную копуляцию). Аналогичные наблюдения сделаны А. Михельсеном [7], который свидетельствует, что самцы, только что закончившие спаривание (и не успевшие еще произвести серию чистящих движений), часто «атакуются» для спаривания другими самцами, воспринимающими исходящий от самцов-«лидеров» запах самок (приобретенный ими в ходе копуляции) и реагирующими на них, как на потенциальных самок.

Очередной брачный цикл (с новой аттрактивной самкой). Как показали наши наблюдения, уже через 2–3 ч. самец готов к очередному спариванию, а за весь сезон репродукции он успевает взаимодействовать с 10–15 самками (разумеется, подобная результативность зависит от возраста самца, состояния его организма и конкретной природной ситуации).

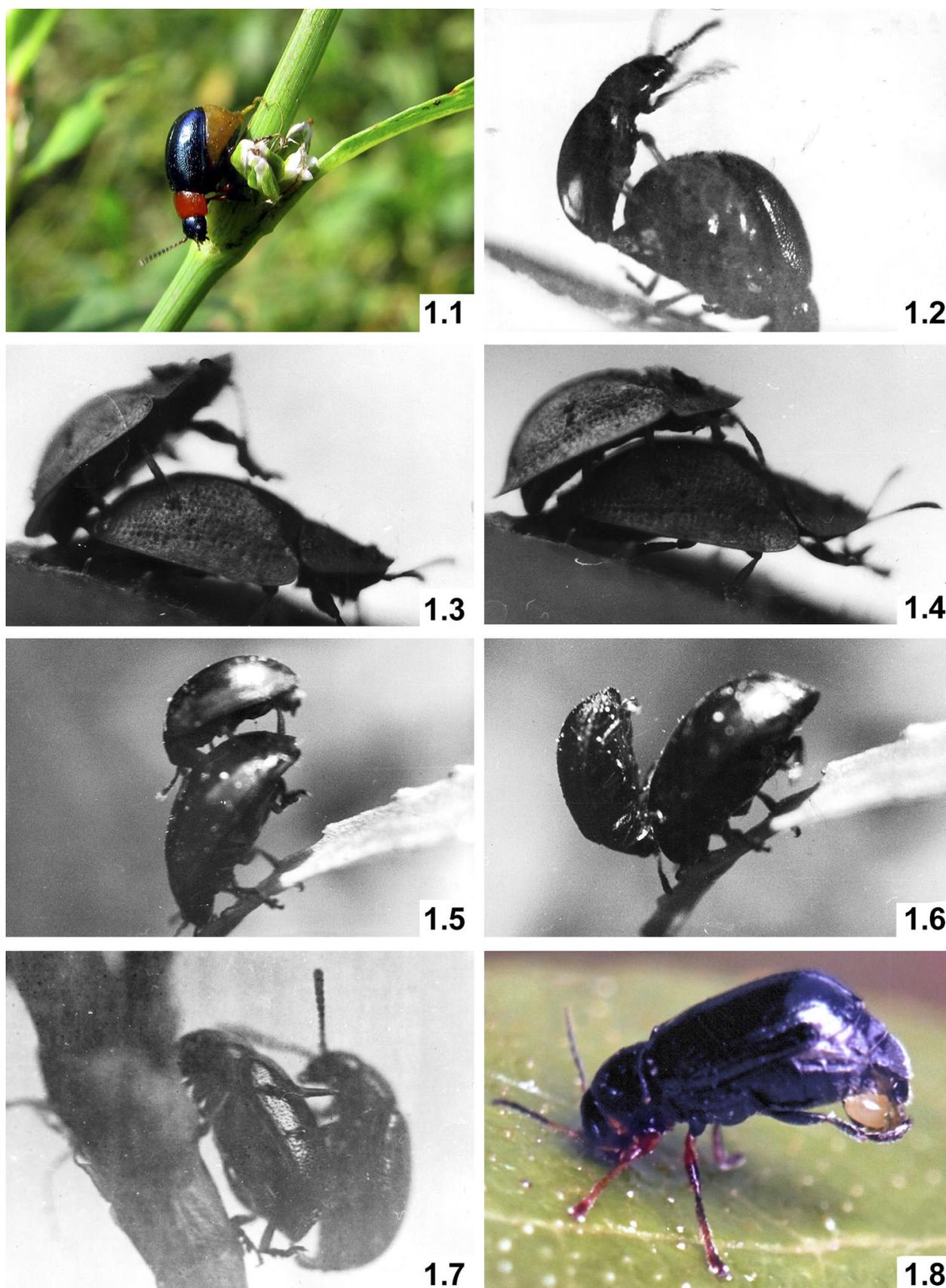


Рисунок 1 – Стратегия репродуктивного поведения самки листоеда.

- 1.1 – мечение самкой *Gastrophysa polygoni* L. ее следовой дорожки (фото В.Н. Макаренкова);
1.2 – всплеск активности пары копулирующих *Gastrophysa polygoni* (фото С.И. Павлова);
1.3 – всплеск активности самца бодяковой щитоноски-*Cassida rubiginosa* Müll. (фото С.И. Павлова);
1.4 – всплеск активности самки щитоноски-*Cassida rubiginosa* (фото С.И. Павлова);
1.5 – сигнал «расставания» самки ивового синего листоеда-*Plagioderma versicolora* Laich. (фото С.И. Павлова);
1.6 – сигнал «расставания» самки и уход самца *Plagioderma versicolora* (фото С.И. Павлова);
1.7 – стаскивание самца (приподнятая задняя нога) – сигнал «расставания» самки *Gastrophysa polygoni* (фото С.И. Павлова); 1.8 – яйцекладка (момент лепки чехлика) самки скрытоглава (фото В.Н. Макаренкова)

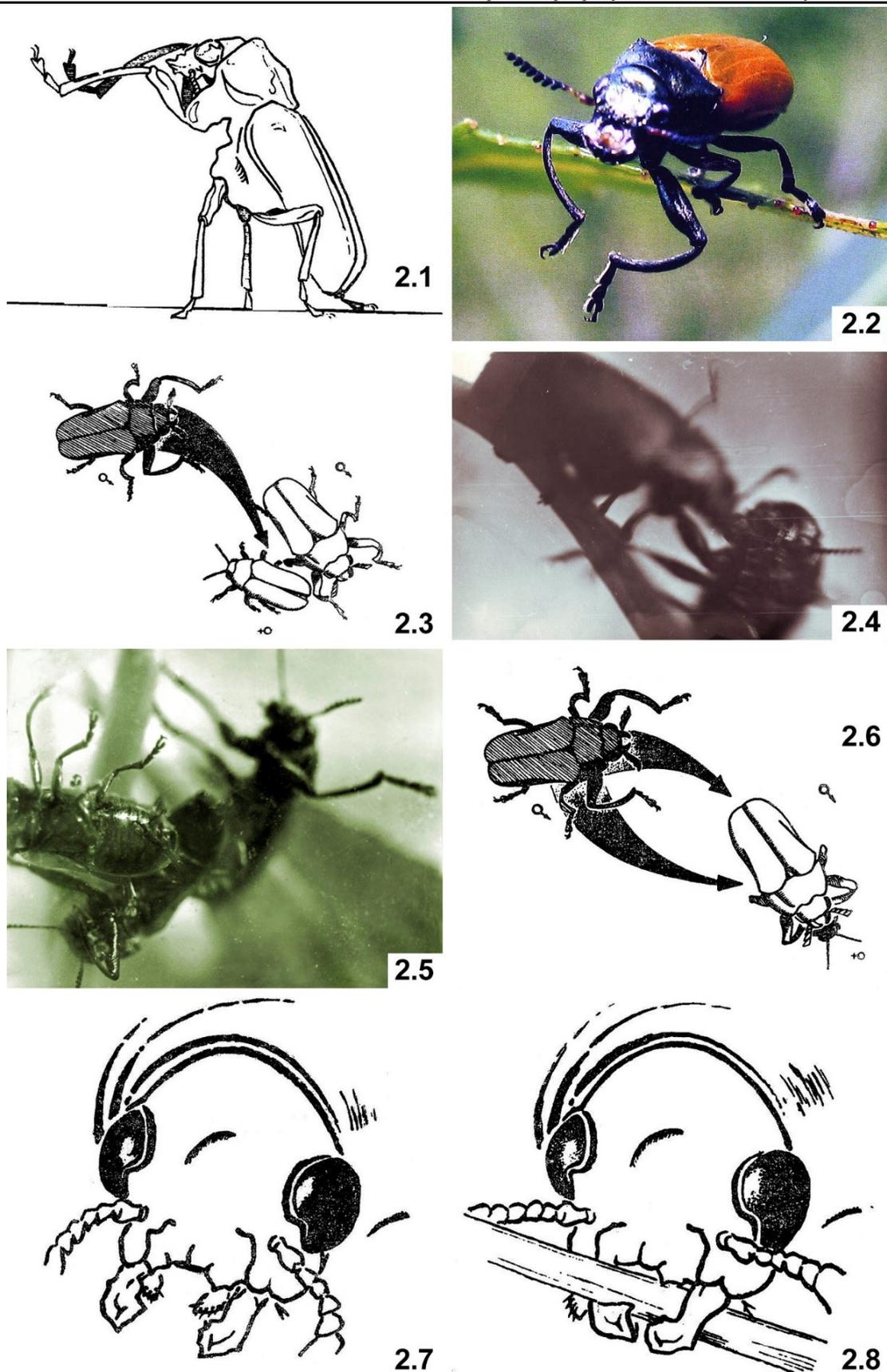


Рисунок 2 – Стратегия репродуктивного поведения самца (драки крупночелюстных).

- 2.1 – угроза, предшествующая нападению одиночного самца лабидостомиса (рис. С.И. Павлова);
 2.2 – нападение самца *Labidostomis longimana* L. на более удачливого соперника (фото В.Н. Макаренкова);
 2.3 – тактика нападения («вбивание клина») на готовящихся к спариванию жуков (рис. С.И. Павлова);
 2.4 – драка между 2 свободными самцами *Labidostomis pallidipennis* Gebl. (фото С.И. Павлова);
 2.5 – нападение (вид снизу) самца сзади на копулирующую пару *L. pallidipennis* (фото С.И. Павлова);
 2.6 – тактика нападения сзади на копулирующую пару (рис. С.И. Павлова);
 2.7 – «пространство захвата» между раскрытыми челюстями самца лабидостомиса (рис. С.И. Павлова);
 2.8 – момент захвата челюстями конечности соперника (рис. С.И. Павлова)

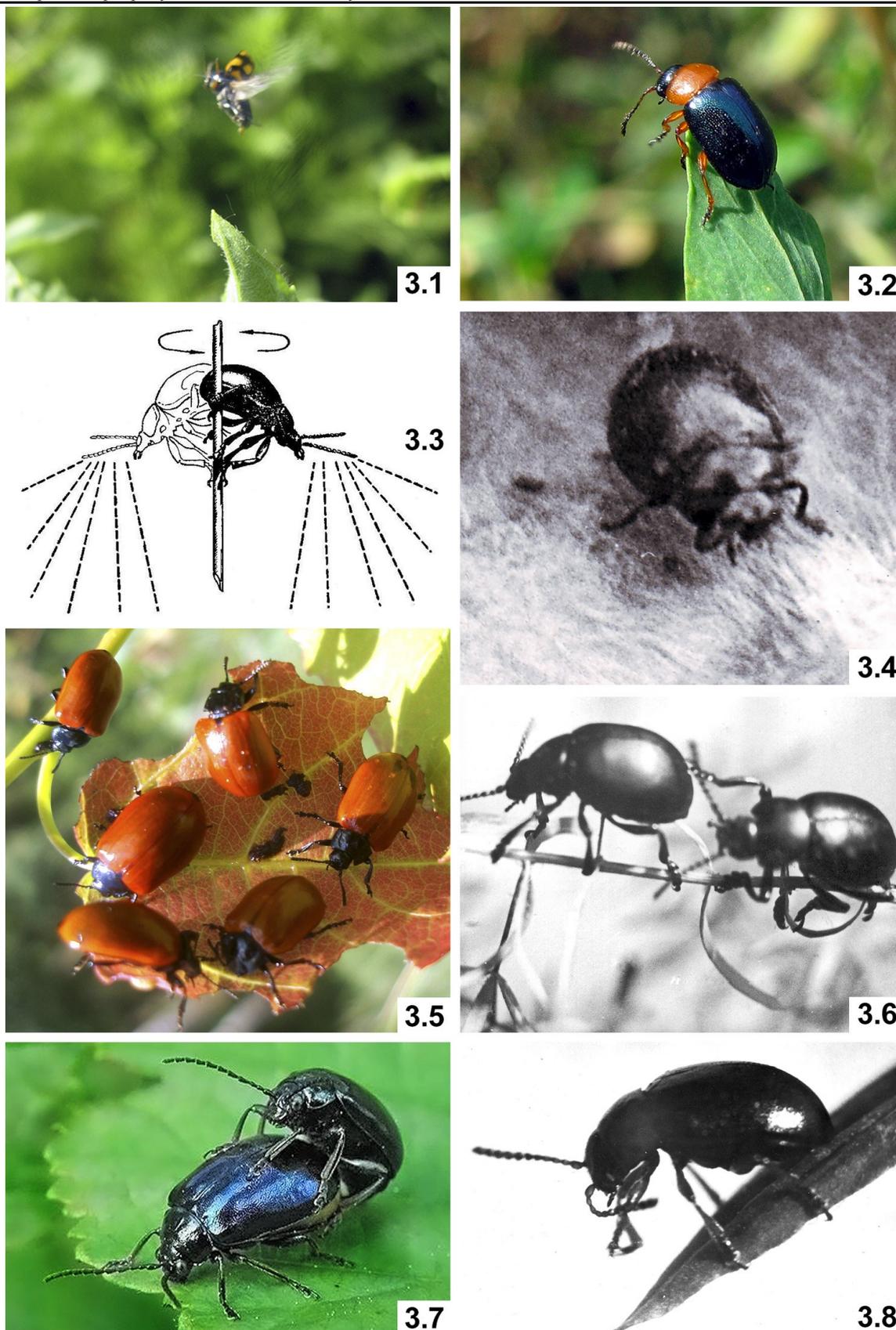


Рисунок 3 – Стратегия репродуктивного поведения самца листоеда.

- 3.1 – предбрачные поисковые полеты самца *Cryptocephalus octocosmus* Bedel. (фото В.Н. Макаренкова);
3.2 – ольфакторное обследование с растения воздушного пространства самцом *Gastrophysa polygoni* (фото В.Н. Макаренкова); 3.3 – «считывание» запаховой информации в «воздушном цилиндре» вокруг куста полыни самцом *Chrysolinae graminis* L. (рис. С.И. Павлова); 3.4 – контактный («пошаговый») поиск самки по свежему следу самцом *Plagioderia versicolora* (фото С.И. Павлова);
3.5 – место встречи – агрегация жуков листоеда – *Chrysomela populi* L. (фото О.В. Павловой);
3.6 – ритуал знакомства (прикосновения) половозрелых жуков *Timarcha tenebricosa* F. (фото С.И. Павлова);
3.7 – садка (состояние in soruli) жуков *Agelastica alni* L. (фото О.В. Павловой);
3.8 – послебрачная чистка лапок и усиков самца *Gastrophysa polygoni* (фото С.И. Павлова)

Временной и физический ресурс самца. Весь сезон спаривания *одного* самца растянут на 11–20 дней (с убыванием двигательной и, вероятно, сексуальной активности за каждые 7 дней примерно на 50%).

После окончания спаривания (обычно многократного с рядом самок), практически завершается генерационный цикл самца (как носителя наследственной информации), т.к. все его дальнейшее существование с точки зрения выживания вида не имеет смысла. В индивидуальном же плане самец продолжает еще какое-то время жить, однако его защитные реакции ослабевают, а порог чувствительности к опасности снижен.

Временные бюджеты дневной активности самца на разных этапах генерационного цикла. Питание созревания самца (на начальном этапе генерации) занимает около 34 ч. в течение 10–11 дней; продолжительность спаривания с несколькими самками (на этапе генерации) составляет до 64 ч. (исходя из средней продолжительности *одной* копуляции в 1 ч. 30 мин.), если добавить к этому суммарное время, требуемое на знакомство, «ухаживание» за партнершей и послеполовую чистку, то общие затраты самца на репродукцию за 1 сезон достигнут примерно 80 ч.).

3. Случаи возникновения нестандартных репродуктивных ситуаций (сбоев), существенно затрудняют или полностью исключают успешное воспроизведение потомства. Нами [25] зарегистрировано 6 типов подобных сбоев: 1) *попытки межвидового спаривания* (являющиеся навигационными ошибками самцов разных видов, самки которых питаются на одних и тех же кормовых растениях и, по этой причине, в состав половых аттрактантов этих видов входят одинаковые пахучие радикалы). Подобные же сбои в хемонавигации у самцов листоверток Tortricidae отмечает А.Ф. Сафонкин [26]; 2) *попытки спаривания с неживым объектом* (например, выполнение ритуала «ухаживания» самцом тополевого листоеда по отношению к блестящему и красному галлу ивовой галлицы, пахнущему соком ивы, подобно аттрактанту самки тополевого листоеда); 3) *нарушение ритуала знакомства* (когда самец блошки приближается к самке своего вида не в направлении «лоб в лоб», как этого требует генетическая программа, а двигаясь сбоку, и спугивает ее); 4) *отказ самки от спаривания* (когда возраст и половые циклы партнеров по каким-то причинам не совпадают и должно пройти время, чтобы они синхронизировались). Случаи «отказа» самки от совокупления отмечаются также [27; 28] у тараканов и мух рода *Zaprionus*; 5) *нарушение жесткой (генетически запрограммированной) последовательности стадий поведения* (когда идущий по следу самки жук видит другую самку, сидящую на соседнем листе, он, тем не менее, не стремится к ней, т.к. наследственная программа «диктует» – только след может привести к объекту его оставившему); 6) *неудачи при спаривании от переизбытка в популяции самцов* (самцы-конкуренты часто только мешают друг-другу, делая полноценное спаривание невозможным).

В заключении следует отметить, что развитие всего живого (в том числе, жуков-листоедов) шло в

направлении усложнения их поведения (сигнальной деятельности) и адаптации организма к обитанию в довольно неустойчивых экологических условиях. Это в *первую* очередь отразилось на эволюции репродуктивного поведения (как самого важного с точки зрения выживания вида функционального поведенческого блока), отличающегося чрезвычайной сложностью и сбалансированностью.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ:

1. Медведев Л.Н., Павлов С.И. Репродуктивное поведение жуков-листоедов (Coleoptera, Chrysomelidae) // Зоол. ж. 1985. Т. 64. Вып. 8. С. 1168–1177.
2. Ouye Milton T., Graham Harry M., Richmond Clyde A., Martin Dial F. Mating studies of the pink bollworm // Econ. Entomol. 1964. 57. № 2. P. 222–225.
3. Тамбиев А.Х. Запахи в жизни животных и растений // Биология наших дней: сб. Вып. 1. М.: Знание, 1982. С. 53.
4. Wong Tim T.Y., Cleveland M.L., Davis D.G. Sex attraction and mating of lesser peach tree borer moths // J. Econ. Entomol. 1969. 62. № 4. P. 789–792.
5. Chaudhary J.P., Kapil R.P. Reproductive biology of knapra beetle, *Trogoderma granarium* Ev. (Col., Dermestidae) // Z. angew. Entomol. 1976. 81. № 1. P. 30–37.
6. Wu C.C., Suzuki K. Brain factors controlling diapause hormone release from the suboesophageal ganglion of the silkworm, *Bombyx mori* // 20 Int. Congr. Entomol., Firenze, Aug. 25–31, 1996: Proc. Firenze, 1996. P. 212.
7. Michelsen A. The sexual behavior of some longicorn beetles (Coleoptera, Cerambycidae) // Ent. Meddelelser. 1966. 34. 4. P. 329–366.
8. Sasaki Masami, Riddiford Lynn M. Regulation of reproductive behavior and egg maturation in the tobacco hawk moth, *Manduca sexta* // Physiol. Entomol. 1984. 9. № 3. P. 315–327.
9. Медведев Л.Н., Павлов С.И. Брачное поведение жуков-листоедов (Coleoptera, Chrysomelidae) // Энт. обзр. 1987. Т. 66. Вып. 4. С. 745–753.
10. Павлов С.И. Этолого-экологические адаптации в процессе проявления превентивной заботы о потомстве у жуков-листоедов (Coleoptera, Chrysomelidae) // Вестник Волжского ун-та им. В.Н. Татищева. Сер. Экология. 2011. Вып. 12. С. 72–78.
11. Thompson David J. Lifetime reproductive success in dragonflies // 19 Int. Congr. Entomol. Beijing. June 28–July 4, 1992: Proc. Abstr. Beijing. 1992. P. 216.
12. Голубева Е.Г. Влияние массы куколок на репродуктивные показатели у капустной совки *Mamestra brassicae* L. // Экология. 1995. № 2. С. 164–166.
13. Labeyrie Vincent. The significance of the environment in the control of insect fecundity // Annu. Rev. Entomol. Vol. 23. Palo Alto, Calif. 1978. P. 69–89.
14. Atkinson P.R. Mating behavior and activity patterns of *Eldana saccharina* Walker (Lepidoptera: Pyralidae) // Proc. 3 Entomol. Congr. Pretoria, 16–18 Sept., 1980. P. 20.
15. Subramanian M., Subramanian T. Mating behavior and spermatophore transfer in *Gryllodes sigillatus* Walker (Orthoptera: Gryllidae) // Mitt. Zool. Mus. Berlin. 1990. 66. № 1. P. 65–71.
16. Wood T.K., Dowell R. Reproductive behavior and dispersal in *Umberonia crassicornis* (Homoptera: Membracidae) // Fla Entomol. 1985. 68. № 1. P. 151–158.

17. Lingenhölle Arthur. Zucht und Flugverhalten von *Lemonia taraxaci* Denis & Schiffermüller (Lepidoptera) // Beitr. naturk. Forsch. Südwestdeutschland. 1985. 43. 124–125.
18. Ono Tomohiro. Male approach to the female and the role of two pheromone components in the rosette moth *Phthorimaea operculella* (Lepidoptera: Gelechiidae) // Appl. Entomol. fnd Zool. 1985. 20. № 1. P. 34–42.
19. Медведев Л.Н. О функциональном значении вторичнополовых признаков жуков-листоедов (Coleoptera, Chrysomelidae, Camptosoma) // Зоологический журнал. 1962. Т. 41. Вып. 1. С. 77–84.
20. Медведев Л.Н. Листоеды Сибири и Дальнего Востока: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 1973. 35 с.
21. Brown Luther, Macdonell Joan, Fitzgerald V. Jean. Courtship and female choice in the horned beetle, *Bolitotherus cornutus* (Panzer) (Coleoptera, Tenebrionidae) // Ann. Entomol. Soc. Amer. 1985. 78. № 3. P. 423–427.
22. Павлов С.И. Ритуал «ухаживания» как необходимый инструмент, запускающий репродуктивный процесс насекомых // Вестник Волжского ун-та им. В.Н. Татищева. Сер. Экология. 2015. Вып. 19, № 4. С. 298–305.
23. Renz David C. The lock and key as an isolating mechanism in katydids // Amer. Sci. 1972. 60. № 6. P. 750–755.
24. Juberthie-Jupeau Lysiane, Casals Monique. Différences éthologiques dans l'accouplement de quatre populations de Coléoptères Catopidae (*Speonomus delarouzei* Fairm.), en relation avec la spéciation // C. R. Acad. Sci. 1985. ser. 3. 300. № 15. 559–562.
25. Павлов С.И. Анализ нестандартных репродуктивных реакций жуков-листоедов (Coleoptera, Chrysomelidae) с позиции сигнальной теории // Проблемы современной биологии: мат-лы 5-й Междунар. науч.-практ. конф. Журн. Естественные и технические науки. М.: Спутник+, 2012. С. 19–26.
26. Сафонкин А.Ф. Репродуктивное поведение, полиморфизм и хемокоммуникация как факторы поддержания разнообразия в семействе листоверток (Lepidoptera; Tortricidae): автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 2008. 47 с.
27. Ziegler Rolf. Sexual- und Territorialverhalten der Schabe *Gromphadorhina brunneri* Butler. // Z. Tierpsychol. 1972. 31. № 5. 531–541.
28. Leroy Y. Différences génériques des comportements sexuels des Mouches Drosophilinae *Drosophila* et *Zaprionus* // C. R. Acad. Sci. 1978. D287. № 5. 559–561.

GENERAL STRATEGY OF LEAF BEETLES REPRODUCTIVE BEHAVIOR (COLEOPTERA, CHRYSOMELIDAE)

© 2017

Pavlov Sergey Ivanovich, candidate of biological sciences,
associate professor of Biology, Ecology and Methods of Teaching Department
Samara State University of Social Sciences and Education (Samara, Russian Federation)

Abstract. Reproductive behavior of 25 background species leaf beetles was studied in the conditions of Samara Region during 1974–2014 (Coleoptera, Chrysomelidae). Strategy of adult's reproductive behavior, which fundamentally different from individuals of the opposite sex is a complex includes more than 60 types of locomotion behavioral reactions and aimed to attracting the active partner, usually the male, search and preparation of the female for the mate as final stage of the reproductive process. Adult-female undergoes five stages of reproductive transformation accompanied by 18 types of behavioral reactions after emergence. There are food of ripening, involvement of species-specific male of attractant, mating, ovulation and egg laying. Adult-male overcomes five stages too, provided almost by 30 types of behavioral reactions in the course of life. There are preparation, mating, and food maturation, search for females training females to mating, mating, and post-nuptial final cleaning. Temporal and physical resource of female and male survival in different situations, as well as time budgets, of both sexes daily activity at different stages of its generation cycle estimated. Occurrence of non-standard reproductive situations or failures, which are explained by objective reasons, for example errors in chemonavigation of males, violation of a genetically programmed sequence of stages of behavior, inconsistency sexual cycles of the partners discusses.

Keywords: leaf beetles; imago: males and females; Samara Region; strategy of reproductive behavior; attraction and quest of marriage partner (distant and contact); rituals of dating partners and courtship; aggressive and comfortable behavior of male; mating and oviposition.

УДК 574.474

АНАЛИЗ ЭКСКРЕТОРНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ МЛЕКОПИТАЮЩИХ-ФИТОФАГОВ В ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМАХ

© 2017

Пилипко Елена Николаевна, кандидат биологических наук, доцент кафедры лесного хозяйства
Вологодская государственная молочнохозяйственная академия имени Н.В. Верещагина
(г. Вологда, Российская Федерация)

Аннотация. В данной статье рассмотрен один из видов средообразующей деятельности зооценоза – экскреторный. Представлены результаты экспериментальных данных по влиянию экскрементов животных-фитофагов на почвообразовательные процессы, посредством пополнения почвы органическим веществом в процессе разложения непереваренных растительных остатков. Органическое вещество (гумус) является ис-