

УДК 576.895.771:591.5

**ОЦЕНКА РЕПРОДУКТИВНОГО УСПЕХА САМЦОВ  
ПО РАЗМЕРАМ ТЕЛА В РОЯХ *CULEX PIRIENS PIRIENS*  
(DIPTERA: CULICIDAE)**

© М. В. Федорова, С. А. Сербенюк

Проверяли гипотезу о том, что рои комаров являются местом конкуренции самцов за самок, в связи с чем самцы определенного фенотипа могут иметь преимущество при спаривании. Сравнивали размеры самцов, вылетевших из двух водоемов, расположенных рядом с местом роения, роящихся и спаривающихся самцов. Установлено, что в роях и в парах присутствуют самцы всех размерных классов, обнаруженных в исследованных водоемах, причем вероятность репродуктивного успеха самца не зависит от его размеров. Предполагается, что у *C. p. pipiens* функция роя заключается в поддержании в популяции высокого уровня генетической изменчивости.

Концентрация половозрелых самцов комаров в воздушные рои, куда прилетают готовые к спариванию самки, характерна для многих видов сем. Culicidae (Полякова, 1976; Charlwood, Jones, 1980). Существует несколько предположений относительно функции роев у этих насекомых. Наиболее широкое распространение получили две гипотезы. Согласно одной из них рои обеспечивают смешивание самцов из разных мест выплода, что позволяет поддерживать необходимый уровень генетической гетерозиготности (Downes, 1969; Gillett, 1984). Вторая рассматривает рои как места конкуренции самцов за самок (Bradbury, Gibson, 1983; Bradbury, 1986; Yuval, Bouskila, 1993). Принципиальное различие между этими гипотезами заключается в том, что первая подразумевает случайное образование пар в роях, тогда как во втором случае самцы определенного фенотипа могут иметь преимущество при спаривании. Целью нашей работы была проверка этих предположений в природной популяции комаров *Culex pipiens pipiens*.

Комары этого поливольтинного вида образуют в июне—сентябре многочисленные рои, в которых наблюдается интенсивное спаривание (Иванов, 1984). Репродуктивная активность самцов строго ограничена периодом сумеречного роения (Федорова и др., 1991). Благодаря этим особенностям поведения *C. p. pipiens* может служить удобной моделью для изучения закономерностей образования пар в роях у кровососущих комаров. Были поставлены следующие задачи: 1) определить, насколько разнообразие фенотипов самцов в рое отражает разнообразие фенотипов самцов в популяции; 2) выяснить, имеют ли роящиеся самцы определенного фенотипа преимущества при спаривании. В качестве признака для оценки фенотипа самца был выбран размер тела, который определяли по длине крыла. Известно, что эта величина коррелирует с сухим весом комаров и отражает их размеры (Packer, Corbet, 1989; Nasci, 1990).

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Объектом исследования служила популяция комаров *C. p. pipiens* в пос. Чашниково Московской обл. Развитие преимагинальных стадий происходило в заводях, образованных ручьем, вытекающим с полей фильтрации. Для определения размеров комаров в исследуемой популяции из двух водоемов, расположенных рядом с местом роения, брали пробы по 40 куколок 17, 22 и 27 июля 1996 г. Куколок самцов и самок разделяли по строению половых придатков и содержали при  $t = 21 \pm 1^\circ$  до вылета имаго. Размеры выплывших самцов (116 особей), отловленных из роев роящихся самцов (235 особей) и копулировавших насекомых (45 пар, принявших положение конец-в-конец), определяли по длине крыла, которую измеряли от основания крыла до вершины, исключая краевые чешуйки. Наблюдения за спариванием в рое проводили визуально с 22 июня по 15 августа. Учитывали количество пар, образующихся за 5 мин.

**Статистика.** Обработку результатов проводили по программе Stadia. Анализ каждой выборки осуществляли в следующей последовательности: оценивали нормальность распределения по критериям Колмогорова—Смирнова и Фишера, затем попарно сравнивали выборочные средние и дисперсии по *t*-критерию Стьюдента и *F*-критерию Фишера соответственно.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

В районе наблюдений рой самцов *C. p. pipiens* всегда образовывались над светлыми маркерами и обычно представляли собой колоссальные агрегации, поднимающиеся вверх на высоту до 5—6 м или вытянутые горизонтально над поверхностью земли иногда на 10—15 м. Минимальные расстояния между этими агрегациями составляли 80—100 м, но, как правило, были значительно больше (до 500 м и более). Рядом с большими роями в радиусе 2—25 м могли периодически возникать небольшие сателлитные рои, количество, численность и продолжительность существования которых значительно варьировали. Для учетов мы выбрали рой, расположенный между двумя исследованными водоемами. Ближайшая к нему агрегация находилась на расстоянии 100 м на юго-востоке, тогда как в других направлениях нам не удалось обнаружить роев самцов этого вида.

Роение самцов *C. p. pipiens* в природе начиналось перед заходом солнца при освещенности 450—400 лк и продолжалось 1.5—2 ч. Количество роящихся особей быстро увеличивалось в первые 5—10 мин роения, достигая нескольких тысяч, и в дальнейшем численность их по визуальным оценкам менялась незначительно. Спаривание в рое начиналось через 10—20 мин после появления роящихся самцов. Число пар постепенно нарастало, достигая в отдельные дни 80—90 пар за 5 мин, а затем резко снижалось, так что общая продолжительность периода образования пар не превышала 35—45 мин, из них интенсивное спаривание наблюдалось лишь в течение 10—15 мин (рис. 1).

Определение видового состава самок комаров, нападающих на наблюдателя во время учетов, показало, что среди них нет представителей *C. p. pipiens*. Таким образом, интенсивное образование пар в рое не было следствием привлечения самок к прокормителю.

Процесс образования пары занимал в среднем 2—4 с. На влетающую в рой самку всегда реагировало несколько (от 2 до 5) самцов, в результате чего возникала группа, падающая вниз. Не долетая до нижней границы роя, группа распадалась, а оставшиеся две особи уже оказывались в положении конец-в-конец. Точно установить момент соединения пары конец-в-конец было не-

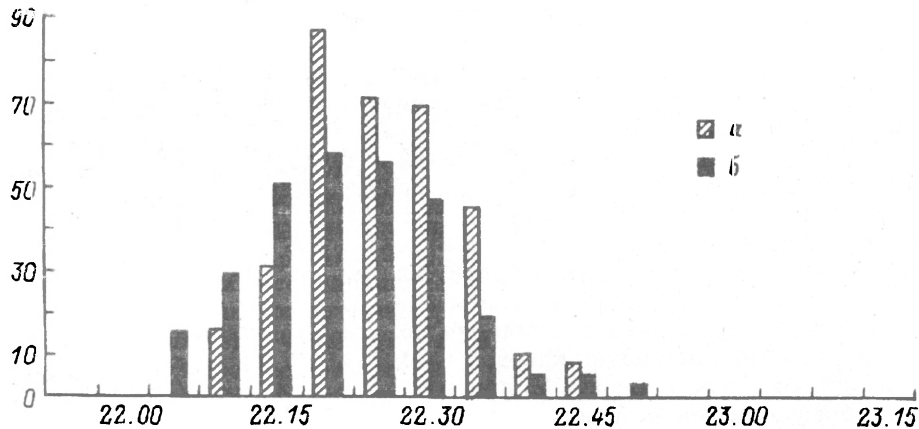


Рис. 1. Интенсивность образования пар в роях *Culex pipiens pipiens*.  
 а — 25 июня, б — 4 июля; по оси абсцисс — время роения (часы); по оси ординат — количество пар в рое за 5 мин.

Fig. 1. Intensity of formation of couples in swarms of *Culex pipiens pipiens*.

возможно. Образовавшаяся пара вылетала из роя и через несколько секунд распадалась, не достигнув земли. Самец всегда возвращался в рой, а самка покидала зону роения, не подвергаясь преследованиям других самцов. Следует также отметить, что ни падающая группа, ни образовавшаяся пара не привлекали роящихся вокруг самцов.

Распределение самцов по длине крыла не отличалось от нормального (рис. 2) во всех 4 исследованных группах. Сравнение по этому признаку самцов, вылетевших из разных водоемов, показало, что из одного водоема вылетают преимущественно мелкие особи, а из другого — более крупные (рис. 2, а, б), причем различия достоверны ( $t = 4.6$ , для  $k = 114$  при  $P < 0.001$ ). Так как водоемы отличались по характеру растительности, степени зарастания и ряду других признаков, можно предположить, что обнаруженные различия в размерах комаров являются следствием различий в условиях развития личинок.

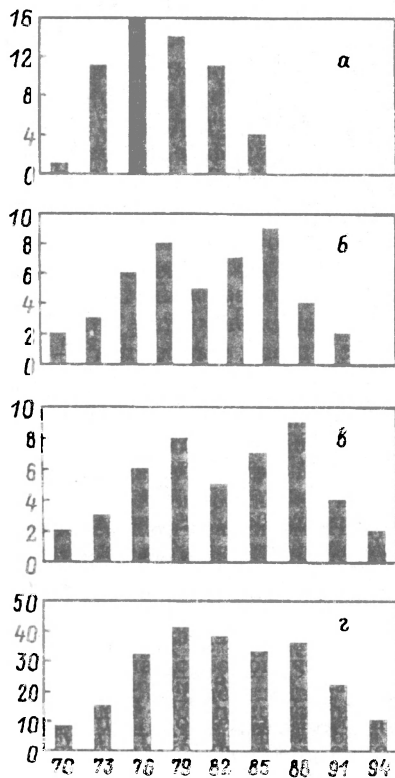


Рис. 2. Распределение самцов *Culex pipiens pipiens* по длине крыла.

а, б — самцы, вышедшие из куколок, собранных из водоемов 1 и 2 соответственно (критерий Колмогорова—Смирнова = 0.18 при  $k = 57$  и 0.16 при  $k = 59$  соответственно); в — самцы из пар (критерий Колмогорова—Смирнова = 0.14 при  $k = 45$ ); г — самцы, отловленные из роев (критерий Колмогорова—Смирнова = 0.12 при  $k = 235$ ); по оси абсцисс — длина крыла (мм); по оси ординат — количество особей.

Fig. 2. Wing length in *Culex pipiens pipiens* males.

При сравнении длины крыла у выплывших из куколок и роившихся самцов оказалось, что вариабельность признака у последней группы достоверно шире, чем в обеих выборках из водоемов ( $t = 4.4$ , для  $k = 349$  при  $P < 0.001$ ). В рое было обнаружено значительное количество как более мелких, так и более крупных особей (рис. 2, з). Эти результаты свидетельствуют о том, что в каждом рое могут присутствовать не только комары, вылетающие из близлежащих водоемов, но и мигранты.

Чтобы проверить предположение о том, что роящиеся самцы определенного фенотипа имеют преимущества при спаривании, была сформулирована следующая нулевая гипотеза: вероятность спаривания в рое не зависит от размеров самца. Сравнение по длине крыла роившихся и спаривавшихся самцов показало отсутствие достоверных различий между этими группами ( $t = 0.03$ , для  $k = 277$  при  $P > 0.01$ ). Таким образом, мы не можем отвергнуть принятую нулевую гипотезу.

#### ОБСУЖДЕНИЕ

Высокая интенсивность образования пар в роях *C. p. pipiens* и присутствие большого количества мигрантов служат косвенным указанием на то, что у этого вида рои являются основным местом встречи полов. Как показали наши наблюдения, репродуктивный успех роящегося самца не зависит от его размеров. Этот результат можно интерпретировать в двух аспектах: 1) выбранный нами признак — размеры особи — не отражает конкурентной способности самцов; 2) рои *C. p. pipiens* служат в основном для поддержания высокого уровня гетерозиготности в популяции.

Размеры имаго у многих насекомых являются показателем репродуктивных потенций (например, Thornhill, 1980; Thornhill, Alcock, 1983). В отношении комаров известно, что более крупные самки обладают большей продолжительностью жизни, плодовитостью, кровососущей и летной активностью (Day e. a., 1990; Willis, Nasci, 1994, и др.). Хотя сведения о самцах весьма ограничены, имеются данные, что в роях *Anopheles freeborni* чаще копулируют крупные самцы (Yuval e. a., 1993), а у представителей близкого сем. Chironomidae, напротив, большую активность в спаривании проявляют мелкие самцы (Neems e. a., 1990). Специальные исследования показали, что длина крыла и величина тела контролируются у комаров генетически (Vandehey, Craig, 1962). Таким образом, эти признаки могут быть связаны с репродуктивным успехом самцов и отсутствие подобной корреляции может свидетельствовать в пользу второго предположения.

Конкуренция за самку описана у некоторых роящихся видов в различных семействах насекомых. Она может проявляться в следующих формах: 1) самцы преследуют образовавшуюся пару и пытаются прервать копуляцию (Peterson, 1990); 2) самец преследует пару и, дождавшись окончания копуляции, немедленно вступает в контакт с освободившейся самкой (Savolainen, Syrjämäki, 1971); 3) рои самцов структурированы таким образом, что наиболее конкурентоспособные (крупные) особи находятся ближе всего к местам расположения самок (Thornhill, 1980). Ни одна из этих стратегий не обнаружена у самцов *C. p. pipiens*. Хотя на влетающую в рой самку, как правило, реагирует несколько самцов, копулирует, видимо, тот самец, который настаивает ее первым, независимо от его размеров. Главная причина этого может заключаться в особенностях физиологического механизма встречи особей противоположных полов у комаров. В рассмотренных выше примерах конкуренции в роях самцы привлекаются к самкам на основании зрительных и/или ольфакторных стимулов. У комаров самцы находят самок только по звуку их полета (Roth, 1948). Поскольку звук пары, видимо, отличается от

звука одиночной самки, реакция самцов может быстро прекращаться, и они не преследуют копулирующих особей.

Необходимость поддерживать высокий уровень гетерозиготности в популяции и избегать конкуренции за самок может быть обусловлена сильным влиянием факторов внешней среды на развитие личинок. Как показали наши наблюдения, особи, вылетающие даже из расположенных рядом водоемов, существенно различаются по размерам. В этом случае концентрация самцов в рои может служить механизмом, компенсирующим действие случайных факторов на преимагинальные стадии путем предоставления всем имаго равной возможности оставить потомство и тем самым увеличить вероятность его выживания в разнообразных водоемах.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 96-04-49 314).

#### Список литературы

- Иванов О. И. О роении *Culex pipiens pipiens* L. // Мед паразитол. 1984. Т. 53, № 1. С. 22—25.
- Полякова П. Е. Роение кровососущих комаров рода *Aedes* и *Culiseta* в районе Бачкарских болот Томской области // Изв. Сиб. отд. АН СССР. Сер. биол. 1976. Т. 15, № 3. С. 60—64.
- Федорова М. В., Тамарина Н. А., Лачинова Р. И., Захарченко О. В. Изучение половой секреции у самцов комаров (Diptera, Culicidae) природных популяций // Энтомол. обозр. 1991. Т. 70, № 1. С. 47—52.
- Bradbury J. W. Contrasts between insects and vertebrates in the evolution of male display, female choice, and lek mating // Experimental behavioral ecology. Holldobier B., Lindauer M. (eds). Stuttgart; N. Y.: G. Fischer Verlag, 1986. P. 273—289.
- Bradbury J. W., Gibson R. Leks and mate choice. // Mate choice. Bateson P.P.G. (ed.). Cambridge: Cambridge University Press, 1983. P. 109—138.
- Charlwood J. D., Jones M. D. K. Mating in mosquito *Anopheles gambiae* s.l. 2. Swarming behaviour // Physiol. Entomol. 1980. Vol. 5. P. 315—320.
- Day J. F., Ramsey A. M., Zhang J.-T. Environmentally mediated seasonal variation in mosquito body size // Environ. Entomol. 1990. Vol. 19. P. 469—473.
- Downes J. A. The swarming and mating flight in Diptera // Ann. Rev. Entomol. 1969. Vol. 14. P. 271—298.
- Gillett J. D. Insect swarming // Antenna. 1984. Vol. 8. P. 117—180.
- Nasci R. S. Relationship of wing length to adult dry weight in several mosquito species (Diptera, Culicidae) // J. Med. Entomol. 1990. Vol. 27. P. 716—719.
- Neems R. M., McLachlan A. J., Chambers R. Body size and lifetime mating success of male midges (Diptera, Chironomidae) // Anim. Behav. 1990. Vol. 40. P. 648—652.
- Packer M. J., Corbet P. S. Size variation and reproductive success of female *Aedes punctator* (Diptera, Culicidae) // Ecol. Entomol. 1989. Vol. 14. P. 297—309.
- Peterson E. Male age, copulation duration and insemination success in *Mystacides azurea* (Leptoceridae, Trichoptera) // Ethology. 1990. Vol. 85, № 2. P. 156—162.
- Poth L. M. A study of mosquito behaviour. An experimental laboratory study of sexual behaviour of *Aedes aegypti* // Amer. Medl. Nat. 1948. Vol. 40. P. 265—352.
- Savolainen E., Syrjämäki J. Swarming of *Trichocera maculipennis* Meig. (Diptera, Trichoceridae) // Ann. Zool. Fennici. 1972. Vol. 9. P. 137—138.
- Thornhill R. Sexual selection within mating swarms of the lovebug *Plecia nearctica* (Diptera, Bibilionidae) // Anim. Behav. 1980. Vol. 28. P. 405—412.
- Thornhill R., Alcock J. The evolution of insect mating systems. Cambridge; London: Harvard University Press, 1983. P. 415.
- Vandehey R. C., Craig G. B. Genetic variability in *Aedes aegypti* (Diptera, Culicidae). II. Mutations causing structural modifications // Ann. Entomol. Soc. Am. 1962. Vol. 55. P. 58—69.
- Willis F. S., Nasci R. S. *Aedes albopictus* (Diptera, Culicidae) population density and structure in southwest Louisiana // J. Med. Entomol. 1994. Vol. 31. P. 594—599.

Yuval B., Wekesa J. W., Washino R. K. Effect of body size on swarming and mating success of male *Anopheles freeborni* (Diptera, Culicidae) // *J. Insect Behav.* 1993. Vol. 6. P. 333—342.

Yuval B., Bouskila A. Temporal dynamics of mating and predation in mosquito swarms // *Oecologia.* 1993. Vol. 95. P. 65—69.

МГУ, Биологический факультет,  
119899

Поступила 29.07.1998

#### EVALUATION OF MALE REPRODUCTIVE SUCCESS THROUGH BODY SIZE IN SWARMS OF *CULEX PIPIENS PIPIENS* (DIPTERA: CULICIDAE)

M. V. Fyodorova, S. A. Serbeniouk

*Key words:* reproductive success, body size, swarm, mosquito.

#### SUMMARY

One of the possible functions of mosquito swarms is the intrasexual competition between males. It means that reproductive success of males with different phenotypes can differ. We compared the body size of males that emerged from two reservoirs situated near swarming site with that of swarming and coupled males. It was shown that mating in swarms lasted only 35—45 min in the middle of daily swarming period (fig. 1). The body size of males from different reservoirs differed significantly (fig. 2, *a, b*). The males of all size groups were found in swarms and pairs (fig. 2, *c, d*) though there were also present the males of larger and smaller size. The results indicate that male reproductive success in *C. pipiens pipiens* does not depend on male body size.

---