

УДК 576.895.771 : 591.185.1 + 591.551

АКУСТИЧЕСКАЯ ОРИЕНТАЦИЯ САМЦОВ
Aedes dianthaeus ПРИ СПАРИВАНИИ

С. Г. Апасов, Р. Д. Жантiev, Н. А. Тамарина, М. В. Федорова

Изучена реакция самцов *A. dianthaeus* на искусственные звуки в природе при роении и в лабораторных условиях. Диапазон аттрактивных сигналов соответствует полосе частот, в которых зарегистрированы ответы Джонстоновых органов самцов *A. dianthaeus* и основным частотам звуков полета самок симпатрических видов. Встреча самцов и самок у *A. dianthaeus* происходит в рое с помощью звуковых стимулов, а распознавание особей своего вида осуществляется при контакте.

Спаривание у большинства видов комаров происходит в полете. Эксперименты с комарами из лабораторных культур показали, что самцы ориентируются на самок по звуку их полета (Roth, 1948; Wishart, Riordan, 1959; Nighout, Craig, 1971; Charlwood, Jones, 1979). В естественных условиях поиск самцами конспецифических самок осложняется присутствием самок симпатрических видов, так как звуки их полета различаются незначительно и совпадают с диапазоном чувствительности Джонстоновых органов самцов (Тамарина и др., 1980). Значение звуковых стимулов при встрече особей противоположных полов в такой природной ситуации до сих пор не изучалось. Для решения этого вопроса мы выбрали комаров *Aedes dianthaeus* N. D. K. Роение самцов происходит днем около добычи, на которую одновременно нападают самки нескольких симпатрических видов. Самцы перехватывают самок и копулируют с ними (Тамарина и др., 1977). Эти особенности поведения делают выбранный вид удобным для проведения этологических и акустических экспериментов в природе.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Полевые работы проводили в Московской обл. Роение *A. dianthaeus* наблюдали в лесу около мест выплода с конца мая до середины июня. За это время из роев было отловлено и диагностировано 133 пары комаров с самцами исследуемого вида. Самцы симпатрических видов в роях обнаружены не были. В специальной серии опытов в рой *A. dianthaeus* вводили конспецифических и гетероспецифических самок. Для этого их предварительно приклеивали к длинной нейлоновой нити, которую прикрепляли к стеклянному стержню. В большинстве случаев закрепленные таким образом самки сохраняли способность к полету. В акустических экспериментах роящихся самцов стимулировали записанными на магнитную ленту тональными звуками в диапазоне 300—500 Гц (с интервалом 50 Гц). Интенсивность сигнала составляла 70—75 дБ на расстоянии 5 см от динамика ИГД—40Р. В лаборатории сигнал длительностью 5 сек подавали со звукового генератора на пьезоэлектрический телефон через каждые 2 мин. Интенсивность звука на расстоянии 1 см была равна 64—65 дБ. Этот источник звука помещали в садок размером 30×30×30 см, в который предварительно отсаживали 10 самцов. За положительный ответ считали подлет к источнику звука и посадку на него. Опыты проводили в течение 5 сут после вылета комаров из куколок.

РЕЗУЛЬТАТЫ

1. Реакция самцов на искусственные звуки в лаборатории. В лабораторных опытах использовали комаров, выведенных из собранных в природе куколок. Через 36 ч после вылета у большинства самцов фибриллы антенн были подняты, что является показателем восприимчивости самцов к звукам летящих самок и свидетельствует о готовности их к спариванию (Roth, 1948; Foster, Lea, 1975; Nighout, 1978). Такое активное состояние антенн сохранялось в продолжении всего периода наблюдений. Реакция на искусственные звуки наблюдалась в диапазоне от 250 до 450 Гц в течение всего дня (рис. 1). Наибольшее число комаров привлекали звуки с частотой 320

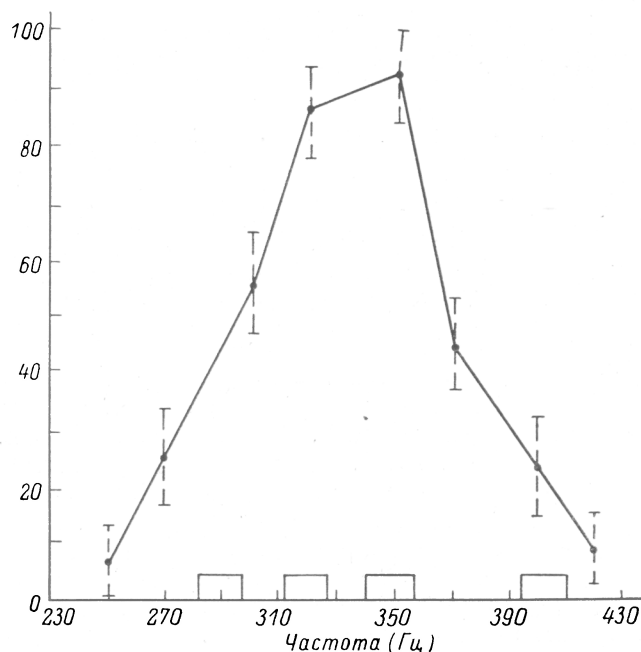


Рис. 1. Реакция самцов *Aedes diantaeus* на искусственные сигналы.

1 — *A. punctor*, 2 — *A. diantaeus*, 3 — *A. communis*, 4 — *A. cinereus*. По оси абсцисс — спектры звуков полета самок в области основной частоты, по оси ординат — количество самцов, реагирующих на звуки (в %).

и 350 Гц (85 и 100 % соответственно), т. е. звуки, близкие к основной частоте звука полета самок *A. diantaeus*, которая составляет 330 ± 13 Гц при 24°C (Тамарина и др., 1980). После выключения сигнала некоторые самцы продолжали летать, причем характер полета был схож с полетом роения в естественных условиях. Аналогичный длительный полет иногда можно было наблюдать также после попыток копулировать с самками, помещенными в садок.

2. Летняя активность и реакция комаров на искусственные звуки в природе. В течение всего дня самцы *A. diantaeus* находились в траве и в сумерках не собирались в настоящие рои, характерные для других весенних видов (*A. communis*, *A. punctor* и др.). Кошение сачком показало, что комары распределены по растительности равномерно на всей обследованной территории, в радиусе 10—15 м от мест выплода. У всех отловленных самцов фибриллы антенн были подняты. Вскоре после появления человека самцы взлетали и начинали роиться на высоте 0.5—1 м над поверхностью земли. Роящиеся насекомые не преследовали движущегося человека, а через некоторое время снова опускались в траву. Вокруг остановившегося человека собирались сотни комаров. В образовавшемся рое исследовали реакцию самцов на искусственные звуки. Реакция наблюдалась в течение всего времени подачи сигнала. Самцы подлетали к динамику, садились на него, пытались копулировать друг с другом. Звуки с частотой 300 и 350 Гц привлекали практически всех роящихся самцов в радиусе 1.5—2 м от источника.

При повышении частоты сигнала реакция заметно ослабевала и при 500 Гц полностью исчезала.

3. **Контакты самцов с самками в рое.** Во время роения самцы *A. diantaeus* подлетали к самкам, среди которых преобладали по численности *A. diantaeus* и *A. communis* и в незначительном количестве встречались *A. punctor* и *A. cinereus*. В результате наблюдений реакций самцов на влетающих в рой самок были выделены 4 типа поведенческих ситуаций (рис. 2).

Тип А — «пробные контакты» (рис. 2, А). Этот тип взаимодействия относительно редок. Реакция самцов заключается в единичном подлете к самке, иногда сопровождающемся кратковременным контактом.

Тип Б — «попытка образовать пару» (рис. 2, Б). Эта ситуация возникает наиболее часто при попадании самки в зону роения. Самец делает многократные попытки спариться, вступает с самкой в частые непродолжительные контакты, отлетает и сразу же повторяет атаку. Изредка наблюдается образование из трех особей — двух самцов и одной самки, — но они быстро распадаются.

Тип В — «только что образовавшаяся пара» (рис. 2, В). Отлов комаров производили в тот момент, когда самец подлетал к самке и соединялся с ней. Возможным исходом такой ситуации было образование копулирующей пары или разлет особей.

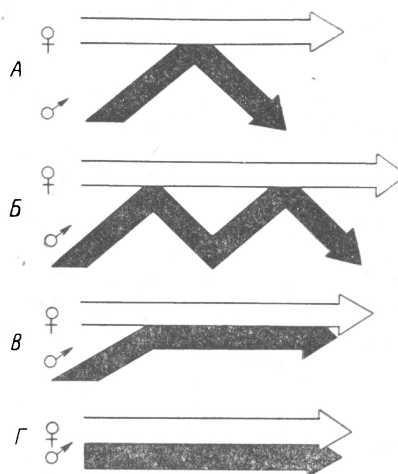


Рис. 2. Схемы типов взаимодействия комаров при роении.

А — пробный контакт, Б — попытки образовать пару, В — только что образовавшаяся пара, Г — копулирующая пара.

Тип Г — «копулирующая пара» (рис. 2, Г). Отлавливали спаривающихся комаров без учета начального момента образования пары и продолжительности копуляции.

Сведения о видовом составе отловленных в каждом случае пар приведены в таблице.

Среди гетероспецифических самок самцы *A. diantaeus* наиболее часто атаковали *A. communis* и полностью игнорировали *A. cinereus*. Редкость контактов с *A. punctor* может быть отчасти обусловлена более низкой численностью этого вида по сравнению с *A. communis*. Взаимодействия с гетероспецифическими самками наблюдались в трех поведенческих ситуациях — А, Б и В. В первых двух — «пробные контакты» и «попытка образовать пару» — участвовали в основном самки симпатрических видов, а в ситуации В — «только что образовавшаяся пара» — преобладали контакты с конспецифическими самками. Таким

Видовой состав самок рода *Aedes* в различных поведенческих ситуациях

Тип взаимодействия	Количество отловленных пар			
	<i>A. diantaeus</i>	<i>A. communis</i>	<i>A. punctor</i>	<i>A. cinereus</i>
А	2	8	1	0
Б	2	28	1	0
В	18	8	1	0
Г	64	0	0	0

образом, самцы *A. diantaeus* реагировали на любую самку, оказавшуюся в зоне роения, и пробовали вступить с ней в контакт, однако образование пары (ситуация В) происходило преимущественно с самками своего вида. В четвертом

типе взаимодействий — «копулирующая пара» — были отловлены самки только *A. diantaeus*. Это свидетельствует о способности самцов исследуемого вида распознавать конспецифических самок, несмотря на присутствие в рое самок симпатрических видов.

4. Реакция самцов в рое на прикрепленных самок. Для выяснения роли звуковых стимулов при распознавании конспецифических самок в рой вносили прикрепленных к нейлоновой нити живых и мертвых самок *A. diantaeus* и *A. communis*. Живые прикрепленные самки в большинстве случаев сохраняли способность к полету. Конспецифические самки подвергались непрерывным атакам, которые в ряде случаев заканчивались спариванием. На самок *A. communis* самцы реагировали частыми подлетами, обычно сопровождавшимися непродолжительными контактами, но ни разу не завершившимися копуляцией. К живым неподвижным и мертвым самкам обоих видов наблюдались редкие подлеты без контактов.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Встреча особей противоположных полов у *A. diantaeus* в природе происходит с помощью звуковых стимулов во время роения. Живые неподвижные и мертвые самки не привлекают самцов, но они реагируют на летающих самок как конспецифических, так и гатароспецифических. Следовательно, самцы *A. diantaeus* не могут опознавать самок своего вида по звукам их полета. Диапазон искусственных сигналов, привлекающих самцов, соответствует полосе частот, в которой зарегистрированы ответы их слуховых органов (Тамарина и др., 1980). Он совпадает с основными частотами звуков полета самок всех видов, отловленных на месте наблюдений (рис. 1). Однако попытки спариться с гетероспецифическими самками имели место только в двух случаях: с *A. communis* и *A. punctor*. Контакт с *A. cinereus* в рое не было (см. таблицу). Сопоставление частотно-пороговой кривой Джонстоновых органов самцов *A. diantaeus* со спектрами звуков полета самок *A. cinereus* показывает, что основная частота этих звуков лежит у границы диапазона воспринимаемых частот, где пороги реакции рецепторов составляют 60—65 дБ. Интенсивность звука самки равна 60—62 дБ на расстоянии 1 см. Вполне вероятно, что самцы *A. diantaeus* не воспринимают такие сигналы, хотя они реагируют на звуки той же частоты при большей интенсивности (70—75 дБ с расстояния 5 см). Возможно, это позволяет ограничить число межвидовых контактов и частично обеспечивает репродуктивную изоляцию симпатрических видов.

Соответствующие расчеты показывают, что в области максимальной чувствительности, где пороги реакции рецепторов слуховых органов равны 27—40 дБ, самец может слышать самку с 20—80 см. Такое расстояние вполне достаточно для ориентации в пределах зоны роения, где происходит встреча особей противоположных полов.

Результаты анализа видового состава пар, отловленных из роя, показывают, что распознавание самок у *A. diantaeus* происходит при контакте. Попытки спариться с гетероспецифическими самками всегда заканчивались разлетом особей (ситуации А и Б). Атаки конспецифических самок, напротив, завершались образованием пары и копуляцией (ситуация Г). Такие особенности поведения *A. diantaeus* не являются уникальными. Как показали Найгут и Крейг (Nighout, Craig, 1971), в лабораторных условиях *Anopheles polynesiensis* и *An. albopictus* при наличии выбора в 100 % случаев копулируют с конспецифическими самками, а *A. aegypti* — в 98 %. В результате последовательной инактивации лапок самцов *A. aegypti* было установлено, что в распознавании конспецифических самок принимают участие рецепторы лапок передних и средних ног. Подобный механизм распознавания, возможно, существует и у *A. diantaeus*.

Л и т е р а т у р а

- Тамарина Н. А., Александрова К. В. Наблюдения за *Aedes diantaeus* в природе и опыт культивирования в лаборатории. — Мед. паразитол., 1977, N 1, с. 19—23.
Тамарина Н. А., Жантиев Р. Д., Федорова М. В. Частотные характеристики звуков полета и Джонстоновых органов симпатрических комаров рода *Aedes* (Culicidae). — Паразитология, 1980, т. 14, вып. 5, с. 398—402.

- Charlwood J. D., Jones M. D. R. Mating behaviour in the mosquito *Anopheles gambiae*. s. 1 — I. Close range and contact behaviour. *Physiological Entom.*, 1979, vol. 4, p. 111—120.
- Foster W. A., Lea A. O. Sexual behaviour maturation in male *Aedes triseriatus* (Diptera, Culicidae): a re-examination. — *J. Med. Entomol.*, 1975, vol. 12, N 4, p. 459—463.
- Nighout H. F., Craig G. B. Reproductive isolation in *Stegomyia* mosquitoes. III. Evidence for a sexual pheromone. — *Ent. Exp. Appl.*, 1974, vol. 14, p. 399—412.
- Nighout H. F. Control of antennal hair erection in males mosquitoes. — *Biol. Bull.*, 1978, N 153, p. 591—603.
- Roth L. M. A study of mosquito behaviour. An experimental laboratory study of the sexual behaviour of *Aedes aegypti* (Linnaeus). — *Amer. Midland Nat.*, 1948, vol. 40, p. 262—352.
- Wishart G., Riordan D. F. Flight responses to various sounds by adult males of *Aedes aegypti* (Linnaeus). — *Can. Ent.*, 1959, vol. 91, p. 181—191.

МГУ

Поступила 5 V 1985

ACOUSTIC ORIENTATION OF *Aedes diaantaeus* MALES DURING PAIRING

S. G. Apasov, R. D. Zhantiev, N. A. Tamarina, M. V. Federova

SUMMARY

The reaction of males of *Aedes diaantaeus* to different auditory stimuli was studied in natural environment during swarming and under laboratory conditions. The males were attracted by 250—420 Hz that corresponds to the main frequencies of flight tones of sympatric females and the range of sensitivity of male Johnston's organs. Behavioural data show that in natural environment swarming males are attracted by flying conspecific and heterospecific females rather than by dead or immobilized females. Contact with heterospecific females always ended in parting of mosquitoes while contact with conspecific females resulted in pairing. Thus, swarming males of *Aedes diaantaeus* localize females by their flight tones but recognize the females of their own species in contact.
