

УДК 612:821.6; 575:599.323.59

ЭТОЛОГИЧЕСКИЕ МЕХАНИЗМЫ ТОПИЧЕСКОЙ КОНКУРЕНЦИИ РЫЖИХ ЛЕСНЫХ МУРАВЬЕВ (*Fozmica aquilonia*) И ЖУЖЕЛИЦ (Carabidae)

© 2005 г. Е. А. Дорошева, Ж. И. Резникова

*Институт систематики и экологии животных СО РАН
Новосибирский государственный университет
630091, Новосибирск, Фрунзе, 11
e-mail: zhanna@reznikova.net*

Поступила в редакцию 30.09. 2005 г.

Экспериментально выявлены механизмы оптимизации пространственно-временного взаимодействия рыжих лесных муравьев и жуужелиц. Жуки избегают конфликтов с муравьями, используя для этого видоспецифические наборы стереотипных поведенческих тактик. В основе накопления индивидуального опыта у жуков лежит оперативный выбор и эффективное воспроизведение одного или нескольких из имеющихся в их поведенческом репертуаре стереотипов. Муравьи распознают и активно отпугивают хищных жуужелиц, но не обучаются избегать опасности. Среди разных функциональных групп в семье агрессию по отношению к жуужелицам проявляют “охранники” и “охотники”, но не сборщики пади. При распознавании врагов муравьи ориентируются на скорость движения, темный цвет, двустороннюю симметрию, наличие “выростов” (конечности, антенны) и запах. Гибкость поведенческих реакций, основанная на сочетании оперативного выбора и эффективного использования тактик из поведенческого репертуара насекомых, минимизирует число прямых конфликтов, обеспечивает пространственное разграничение муравьев и жуужелиц при сосуществовании на одной территории и способствует более полному использованию ресурсов топическими конкурентами.

Выявление этологических аспектов межвидовых отношений животных – фундаментальная проблема современной поведенческой и эволюционной экологии, решение которой поможет построить картину функционирования многовидовых сообществ, основанную на общих закономерностях и включающую кратковременные и долговременные последствия “отрицательных” (конкуренция, хищничество, паразитизм) и “положительных” (различные формы симбиоза) форм взаимодействия видов. Для беспозвоночных, в частности для насекомых, решение этой проблемы находится на самой начальной стадии. Традиционно считается, что гибкое поведение, запоминание и научение играют существенную роль в процессах регуляции межвидовых отношений только у позвоночных животных. Соотношение видотипических и гибких форм поведения насекомых при формировании стратегий межвидового взаимодействия практически не исследовано.

Под конкуренцией понимается взаимодействие организмов, использующих общую ограниченную базу ресурсов. В случае топической конкуренции в качестве ресурса выступает жизненное пространство. Отрицательное воздействие конкурентов

друг на друга оказывается результатом уменьшения количества общего ресурса (эксплуатационная конкуренция) или прямых столкновений с особями другого вида (интерференционная конкуренция) (Пианка, 1981). Предполагают, что конкурентные взаимоотношения играют важную роль в формировании сбалансированной структуры сообществ, однако большинство фактических данных носят косвенный характер (Риклефс, 1979; Джиллер, 1988; Гиляров, 1990, 1998). Актуальные механизмы конкуренции чаще остаются за пределами непосредственных исследований. Это связано со сложностью выявления конкуренции в естественных условиях: доступным для наблюдения обычно оказывается не сам процесс конкуренции, а его последствия.

Наибольший интерес для этологии и эволюционной биологии представляет интерференционная конкуренция, связанная с активным взаимодействием особей конкурирующих видов, поскольку в этом случае регуляция межвидовых взаимодействий может базироваться на сложных поведенческих стереотипах, возможно, вырабатываемых на основе коэволюционных процессов (Длусский, 1981). Такие формы взаимодействия требуют ком-

муникации (в широком понимании этого термина) на индивидуальном уровне. При этом особи взаимодействующих видов должны распознавать сигналы друг друга. Вопросы, связанные с соотношением стереотипного и гибкого поведения в межвидовых отношениях, остаются почти неисследованными, особенно для беспозвоночных. Имеющиеся результаты касаются в основном взаимодействия хищников и жертв. Известно, что поведение беспозвоночных животных весьма жестко детерминировано (Козлов, Тушмалова, 1995; Резник, 1993; Menzel, Erber, 1978). Вычленение переменной индивидуального опыта в системе врожденных реакций требует направленных экспериментальных исследований. Примером успешного выявления различных составляющих в поведении насекомых может служить исследование взаимодействия муравьев *Myrmica rubra* L. и ногохвосток: охотничье поведение муравьев основывается на сложном врожденном стереотипе, созревание которого у большинства особей требует многоэтапной доработки на основе индивидуального опыта (Резникова, Пантелева, 2001, 2003, 2005). Поведенческие механизмы регуляции конкурентных взаимоотношений гораздо труднее обнаружить в естественных условиях, и они остаются для насекомых практически неисследованными.

Рыжие лесные муравьи и жужелицы являются перспективными объектами для исследования этологических аспектов конкурентных взаимоотношений беспозвоночных. Рыжие лесные муравьи являются "инженерной" группой в лесных биоценозах и оказывают существенное влияние на население беспозвоночных не только как активные хищники, но и как топические конкуренты хищных герпетобионтов, в частности пауков и жуков. Пространственное распределение этих животных в значительной мере определяется расположением муравейников и сетью фуражировочных дорог, пронизывающих муравьиные территории (Захаров, 1980; Суворов, 1987; Cherix, Bourne, 1980; Hawes et al., 2002). Среди хищных беспозвоночных, взаимодействующих с муравьями, жужелицы обладают широкими пищевыми спектрами, высокой подвижностью и гибким поведением (Сергеева, 1992; den Boer, 1987; Lövei, Sunderland, 1996). Не исключено, что жуки способны оперативно реагировать на воздействие со стороны муравьев и обучаться избегать столкновений, тем более что срок жизни жужелиц достигает четырех лет (Сергеева, Грюнталь, 1988). Устойчивое снижение плотности жужелиц на территориях, заселенных муравьями *Formica polyctena* Foerst., *F. aquilonia* Yarr., *F. lugubris* Zett., *F. rufa* L. (Gridina, 1990; Рыбалов и др., 1998; Hawes et al., 2002; Niemela, 1990), указывает на вероятную топическую конкуренцию. Нет веских оснований предполагать, что перераспределение жуков происходит вследствие эксплуатационной конкуренции, поскольку в пределах муравьи-

ных колоний сохраняется достаточно высокая численность потенциальной добычи (Суворов, 1994; Laakso, 1999). Численность некоторых групп беспозвоночных даже увеличивается на территории муравьев. Это касается, например, дождевых червей, которые составляют существенную часть рациона крупных жуков рода *Carabus* и их личинок, а также входят в спектр добычи видов *Pterostichus* (Сергеева, 1982; Сергеева, Грюнталь, 1988, 1990; Соболева-Докучаева, 1975, 1983). Высказывались предположения, что частичное вытеснение хищных беспозвоночных за пределы пространства, контролируемого муравьями, происходит в результате конфликтных столкновений (Halaj et al., 1997; Hawes et al., 2002). Однако специально этот вопрос до сих пор не исследовался. Поведенческие аспекты взаимодействия жужелиц с муравьями фигурируют в работах Т.И. Гридиной (Gridina, 1990, 1994). В лабораторных экспериментах ею выявлена отчетливая тенденция избегания жуками муравьев. Однако генерализованный уровень описания поведенческих реакций не позволил выявить ни видовую специфику поведения при столкновениях, ни роль индивидуального опыта при длительном взаимодействии.

Экспериментальное исследование поведения муравьев и жужелиц при конфликтах является необходимой составляющей для исследования сравнительной роли стереотипного и гибкого поведения у насекомых в оптимизации взаимодействия с потенциальными конкурентами.

Для проверки гипотезы о взаимном обучении потенциальных конкурентов необходимо изучение репертуара тактических приемов, применяемых партнерами для избегания агрессивных конфликтов, и исследование взаимной модификации поведения, в частности выявление набора ключевых признаков, по которым происходит распознавание образа "жертвы" или "врага". Для беспозвоночных эта область поведенческой экологии к настоящему времени практически не исследована.

Целью нашей работы является экспериментальное исследование взаимодействия рыжих лесных муравьев *Formica aquilonia* и жужелиц (Carabidae) и выявление относительной роли гибкого и стереотипного поведения насекомых в проявлениях топической конкуренции.

При этом решались следующие задачи:

1. Исследовать влияние рыжих лесных муравьев на пространственное распределение и сезонную динамику активности жужелиц.
2. Выявить поведенческие тактики жужелиц разных видов при столкновениях с активными муравьями.
3. Исследовать специфику реакций на столкновение с потенциальными конкурентами у членов разных функциональных групп в семье муравьев (охранники, активные фуражиры, трофобионты)

по отношению к разным трофическим группам жужелиц (хищникам, миксофитофагам).

4. Выявить набор ключевых признаков, по которым происходит распознавание “врага” у взаимодействующих насекомых.

РАЙОНЫ, МЕТОДЫ И ОБЪЕКТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Исследования проводили в 1998–2004 гг. в рекреационных смешанных лесах новосибирского Академгородка. Полевые опыты и наблюдения проводили на осветленных участках березово-соснового разнотравного леса, в типичном местообитании рыжих лесных муравьев. Основными объектами для изучения поведенческих реакций выбраны муравьи *F. aquilonia* и жужелицы, выявленные на их кормовых участках и различающиеся размерами и типом питания, выделяемого нами согласно классификации И.Х. Шаровой (1981): облигатные зоофаги *Carabus regalis* F.-W. (длина тела 19–26 мм), факультативные зоофаги *Pterostichus niger* Schall (15–20 мм), *P. melanarius* Ill. (12–17.5 мм), *P. magus* Esch. (12.5–15.5 мм), *P. oblongopunctatus* F. (9–12 мм), миксофитофаги с преобладанием растительной пищи, *Harpalus smaragdinus* Duft. (9–11 мм), *Amara nitida* Sturm (6.5–7.5 мм).

Влияние муравьев на пространственное распределение жужелиц исследовали с помощью учетов ловушками, представляющими собой пластиковые стаканчики диаметром 7.5 см, глубиной 10 см, без фиксатора.

В 1998 г. исследовали пространственное распределение жужелиц на территории крупной колонии *F. aquilonia*, включающей около 100 муравейников. Для этого 30 ловушек размещали в трех зонах относительно муравейников: I – прилегающей к пригнздовой территории (4–5 м от крупных муравейников – с диаметром основания 160 см и более); II – промежуточной (10–20 м от крупных муравейников, 5–6 м от некрупных муравейников – с диаметром основания до 80 см и высотой до 35 см, 0.5–1.5 м от ближайшей фуражировочной дороги муравьев; III – периферической (10–12 м от ближайшей фуражировочной дороги). Ловушки экспонировали с 10 по 20 июня и проверяли ежедневно. Достоверность различий в распределении жужелиц по зонам I – III определяли с помощью однофакторного дисперсионного анализа для связанных выборок (one-way ANOVA).

Сезонную динамику численности жужелиц на окраине муравьиной колонии (7–8 м от небольших муравейников) по сравнению с контрольным участком вне муравьиной территории (сходным по уровню освещенности и составу растительности) исследовали в 2000–2001 гг. В 2000 г. по 15 ловушек экспонировали на каждом участке по 2 сут 21 раз с 26 апреля по 29 июля. В 2001 г. по 15 ловушек

экспонировали по 2 сут 13 раз с 1 мая по 10 сентября. Для оценки сезонных изменений динамической плотности муравьев в 2000 г. 15 дополнительных ловушек, содержащих раствор спирта слабой концентрации, экспонировали на каждом участке по 2 сут в мае, июне и июле; в 2001 г. – в мае, июне, июле и августе. Дополнительные ловушки со спиртом использовали для краткосрочного учета плотности муравьев, поскольку в отличие от жуков муравьи легко покидают ловушки без фиксатора. Динамическую плотность жужелиц на разных участках попарно, для каждого из массовых видов и для жужелиц в целом, сравнивали с помощью критерия Стьюдента.

Эксперимент с переселением части колонии *F. aquilonia*, проведенный Н.М. Бугровой в 2000 г. (Бугрова и др., 2005; Слепцова и др., 2005), позволил наблюдать изменения в пространственном распределении жужелиц, связанные с появлением нового поселения рыжих лесных муравьев. В начале июня 2000 г. 24 крупных гнезда (с диаметрами оснований от 1 до 4 м) были перенесены на новый, сходный по лесорастительным условиям участок в связи с постройкой жилого здания на территории этих гнезд. В 2001 г. в комплексе переселенных муравейников 13 раз в течение сезона в те же сроки, что и на двух других исследованных участках, экспонировали 15 ловушек на расстоянии 5–6 м от небольших муравейников (с диаметром основания 50–70 см и высотой 25–30 см); 4 раза в течение сезона – 15 ловушек на расстоянии 1.5–2 м от тех же муравейников. В 2004 г. по 15 ловушек экспонировали по 2 сут 4 раза в течение сезона на контрольном участке и на территории комплекса переселенных муравейников 1) на расстоянии 5–6 м от муравейников с диаметром основания 60–100 см и высотой 30–35 см, 2) на расстоянии 1.5–2 м от тех же гнезд.

Всего учеты составили 2160 ловушко-суток (далее л.-с.). В учетах 2000–2001 гг., чтобы избежать истощения популяции жужелиц вследствие частых сборов, жуков отлавливали живыми, определяли (путем сравнения с образцами, ранее отловленными на данной территории) и в тот же день выпускали в месте отлова.

Привлекательность для жужелиц муравьев как пищевых объектов. Чтобы проверить реакцию жужелиц на запах муравьев, экспонировали ловушки с муравьями *F. aquilonia* и *F. pratensis* (умерщвленными в чашках Петри однократным и быстрым термическим воздействием), с материалом с купола муравейников данных видов и контрольные, с лесной подстилкой (всего 360 л.-с.). Достоверность различий в количестве жужелиц, собранных в ловушки, определяли с помощью критерия Стьюдента.

В лабораторных опытах жужелицам, выдержанным три дня без пищи, предлагали мертвых (25

жукам: 20 *P. magus* и 5 *C. regalis*) и живых (также 25 жукам) муравьев. Каждого жука и муравьев (3 живых или 3 мертвых) сутки содержали в стакане, закрытом крышкой с отверстиями.

Экспериментальное исследование способности жужелиц избегать столкновений с муравьями. Жуков *C. regalis*, *P. magus*, *P. niger* и *P. oblongopunctatus* тестировали в Y-образных лабиринтах: в одном из отсеков был с помощью тонкой нитки привязан муравей, нападающий на жука в случае его приближения. В опытах использовали муравьев с высокой степенью агрессивности (см.: Резникова, Новгородова, 1998): в начальных участках фуражировочных дорог (1–2 м от выхода с пригнездовой территории крупных муравейников) отбирали муравьев, агрессивно реагирующих на пронесенную над ними препаровальную иглу. Жуков собирали в лесу вручную и с помощью ловушек, сутки до проведения экспериментов содержали в садках, где им предоставляли влажную подстилку и пищу. В основной серии экспериментов жуков помещали в начальную точку лабиринта и фиксировали все последующие события. Чтобы исключить влияние пахучего следа, фильтровальную бумагу на дне лабиринта меняли после каждого опыта.

В серии предварительных экспериментов проверяли предположение о возможном предпочтении насекомым одного из отсеков лабиринта. Для этого сравнивали число реальных посещений каждого отсека в пустом лабиринте с теоретически рассчитанным, определяя критические точки бинаминального распределения (Поллард, 1982). Для основных экспериментов отобрали особей, с равной частотой посещавших оба отсека (145 жуков из 147). В предварительных и основных экспериментах каждый жук совершал по 30 пробегов по лабиринту; всего провели 8700 испытаний 145 жуков.

Способность жуков избегать столкновений с муравьями оценивали как соотношение между “ошибками”, т.е. действиями, ведущими к конфликтам, и “правильными” действиями, ведущими к успешному избеганию опасности. В предварительных экспериментах выделили набор тактик, применяемых жуками для избегания столкновения с муравьем. Для жуков, которые всем тактикам предпочитали избежание опасного отсека, “правильными действиями” считали выбор пустого отсека, для остальных – применение какой-либо тактики избегания муравья. Поскольку жуков собирали в лесу, часть из них могла иметь предшествующий опыт контактов с муравьями, тогда как другая – нет. Чтобы минимизировать влияние предшествующего опыта, мы подсчитывали “правильные действия” и ошибки с момента первого удачного избежания конфликта с муравьем. Для большинства жуков это наблюдалось после 1–2 конфликтов. Видоспецифичность распределения

отдельных поведенческих тактик оценивали, сравнивая для каждой пары видов число жуков, использовавших и не использовавших конкретную тактику, с помощью критерия χ^2 . Степень видоспецифичности набора поведенческих тактик жужелиц оценивали, сравнивая для каждой пары видов долю жуков, использовавших и не использовавших каждую из тактик.

Исследование поведения муравьев по отношению к жужелицам. Описание поведенческих тактик муравьев по отношению к жукам проводили, наблюдая за взаимодействием, попарно, на лабораторных аренах размером 15 × 15 см., жуков *P. magus* и муравьев. Протоколировали все поведенческие реакции муравьев и жуков. Фиксировали изменение поведения жужелицы к концу сеанса взаимодействия (появление новых тактик избегания муравья либо изменение частоты их применения) и сопоставляли с поведенческими тактиками, используемыми муравьями. Жужелиц, умертвивших муравья при первом контакте, тестировали повторно через 1 ч с другим муравьем. Всего провели 40 сеансов взаимодействия продолжительностью по 5 мин.

Для сравнения реакций на жужелиц у представителей разных функциональных групп муравьев наблюдали за взаимодействием на лабораторных аренах охранников, активных фуражиров, трофобионтов и жуков *P. magus*. “Охранников” брали с купола муравейника, пронося над ним препаровальную иглу и собирая наиболее агрессивно нападающих на нее муравьев. “Охотников” отбирали, выкладывая вблизи концевых участков фуражировочных дорог живых насекомых и собирая нападавших на них муравьев. Трофобионтов собирали на стволах деревьев, ведущих к колониям тлей. Протестировано по 20 муравьев каждой функциональной группы (60 сеансов по 5 мин). Различия в частоте использования поведенческих тактик выявляли, сравнивая для муравьев разных функциональных групп попарно, долю особей, применявших различные тактики взаимодействия с жуками, с помощью χ^2 .

Оценивали степень агрессивности муравьев по отношению к жужелицам на протяжении сезона. Для этого наблюдали за взаимодействием на аренах *P. magus* и муравьев в четырех сериях опытов (по 20 сеансов взаимодействия): в первой половине мая, в июне, в конце августа и в конце сентября.

Изменение характеристик передвижения жужелиц в присутствии муравьев исследовали для 53 жуков трех видов: *C. regalis*, *P. magus* и *P. oblongopunctatus*. Все жуки были индивидуально помечены с помощью нитрокрасок. Оценивали следующие параметры: скорость передвижения, продолжительность остановок (относительно общего фиксированного времени наблюдения – 5 мин) и извилистость траекторий, которую оценивали,

подсчитывая “коэффициент извилистости” – КИ (Резникова, 1983), т.е. отношение расстояния от начальной до конечной точки траектории к общей длине пробега. Высокие значения КИ (близкие к единице) показывают, что траектория близка к прямой.

Первые два параметра сравнивали для жуков, помещаемых на экспериментальные участки, включающие фуражировочные дороги (в зоне II) и на лабораторные арены вне присутствия муравьев. Для удобства наблюдения выбирали участки с бедным травяным покровом и тонким слоем подстилки. Использовали арены размером 30 × 25 × 10 см, покрытые лесной подстилкой, которую брали в непосредственной близости от экспериментального участка. Предварительные эксперименты показали, что жуки на лабораторных аренах и на участках, свободных от муравьев, передвигаются сходным образом. На участках, прилегающих к муравьиным дорогам, как и на лабораторных аренах, практически отсутствуют беспозвоночные, которые могут служить потенциальной добычей хищных жужелиц; таким образом, основные изменения в характере движения жужелиц можно считать связанными с высокой плотностью муравьев. Протестировано по 5 особей всех исследованных видов, каждого жука тестировали в течение 5 мин 5 раз на арене и 5 раз на муравьиной территории. Различия скорости и времени остановок жужелиц на экспериментальных участках и на лабораторных аренах определяли с помощью критерия Стьюдента.

Для оценки извилистости траекторий передвижения 10 особей *C. regalis*, 17 *P. magus* и 11 *P. oblongopunctatus* тестировали сначала на контрольном участке вне муравьиной территории, затем на экспериментальном участке (по 5 опытов на каждом участке). Индивидуальные траектории передвижения жуков наносили на карту участка, фиксировали все поведенческие реакции жуков. Различия КИ траекторий жужелиц на участках с высокой плотностью муравьев и вне присутствия муравьев определяли с помощью критерия Стьюдента.

Для того чтобы оценить, насколько сопоставимо поведение жужелиц при взаимодействии с муравьями в естественных условиях и в лабораторных экспериментах, после полевых экспериментов 21 жука (5 *C. regalis*, 10 *P. magus* и 7 *P. oblongopunctatus*) протестировали в Y-образном лабиринте. Для каждого жука в полевых и лабораторных экспериментах сопоставляли набор тактик, применяемых для избегания муравья, и оценивали, насколько эффективно удается ему уклониться от встречи с муравьями.

Избирательность реакций муравьев на жужелиц разных видов исследовали для жужелиц *C. regalis*, *P. melanarius*, *P. magus*, *P. oblongopunctatus*, *H. smaragdinus* и *A. nitida* на лабораторных аренах и

в полевых условиях. Исследовали, реагируют ли муравьи избирательно на жуков разных видов или их агрессивная реакция является генерализованной, направленной на объект “жук” или даже “движущийся предмет”. В полевых экспериментах жуков разных видов помещали по одному на фуражировочную дорогу муравьев и в течение 60 секунд подсчитывали число напавших на жука муравьев. Наблюдения проводили на начальных участках дорог, на выходе из пригнездовой территории муравейников, так как предварительные опыты показали, что именно здесь муравьи наиболее оперативно и явно реагируют на появление жуков. Протестировано по 20 жуков каждого из шести видов.

В лаборатории наблюдали за взаимодействием муравья и жука попарно на аренах (15 × 15 см). В течение 5 мин фиксировали число контактов насекомых, а также число и продолжительность столкновений. Для оценки реакции муравьев на жужелиц разных видов в каждом опыте подсчитывали долю контактов, заканчивающихся нападением муравья, по отношению к общему числу контактов жуков и муравьев. Протестировано по 20 особей каждого вида. Достоверность различий в количестве муравьев, нападавших на жужелиц на дорогах, для каждой пары видов определяли с помощью критерия Стьюдента. Степень агрессивности муравьев по отношению к разным видам жужелиц в лабораторных экспериментах оценивали путем сравнения долей с помощью критерия χ^2 .

Выявление ключевых признаков, по которым муравьи могут распознавать жуков. Схема экспериментов с использованием моделей, имитирующих и (или) подчеркивающих разные признаки животных, реакции на которых исследуются, была предложена Тинбергеном (Tinbergen, 1951) и до сих пор широко используется в этологии и поведенческой экологии. Муравьям на фуражировочных дорогах предлагали плоские модели, имитирующие жуков: неподвижные и передвигаемые с помощью нитки. Использовали серию моделей из замши, различающихся размером (3 и 1.5 см), цветом (черные и белые), наличием или отсутствием “выростов” (имитирующих конечности и антенны) и двусторонней симметрии. В ряду моделей использовали также мертвых жуков *P. magus* с конечностями и антеннами и без них, живого жука *C. regalis*, окрашенного в белый цвет, живых жуков *C. regalis*, завернутых в темную и белую ткань, и шарики из тех же тканей сходного размера. Проводили по 20 испытаний каждой модели, всего проведено 380 сеансов продолжительностью по 1 мин каждый.

Достоверность различий в привлекательности для муравьев разных объектов определяли с помощью следующих методов: для моделей из замши, различавшихся серией признаков, использовали тест множественного сравнения Шеффе (Поллард, 1982); для остальных моделей, которые срав-

Таблица 1. Динамическая плотность доминирующих видов жуужелиц (среднее, ошибка среднего, экз./30 л.-с.) на периферии колонии и на контрольном участке в 2000 г.

Вид	Апрель–май (n = 8)		Июнь (n = 8)		Июль (n = 5)		Среднее	
	I	II	I	II	I	II	I	II
1	5.5 ± 3.4*	1.6 ± 1.3	1.3 ± 1.3	0.6 ± 0.9	0.2 ± 0.4	0.2 ± 0.4	2.6 ± 1.6*	1.0 ± 0.6
2	5.8 ± 2.9	10.5 ± 8.3	16.1 ± 4.8*	28.9 ± 9.7	9.8 ± 6.1	15.8 ± 7.3	10.7 ± 3.2*	18.8 ± 6.2
3	2.8 ± 1.7	2.5 ± 3.1	6.4 ± 3.6	8.9 ± 6.3	0.2 ± 0.3	0.4 ± 0.8	3.5 ± 1.8	4.4 ± 3.0
4	1.0 ± 1.3	0.4 ± 0.5	2.1 ± 1.3	4.6 ± 3.4	2.0 ± 2.1*	16.6 ± 8.5	1.7 ± 0.9*	5.9 ± 3.6
5	17.1 ± 7.4	16.6 ± 11.9	29.0 ± 6.7*	47.4 ± 13.9	13.8 ± 7.2*	36.2 ± 8.6	20.9 ± 4.9*	33.0 ± 9.8

Примечания: I – колония, II – контроль; 1 – *A. nitida*, 2 – *P. magus*, 3 – *P. oblongopunctatus*, 4 – *P. melanarius*, 5 – все виды жуужелиц; n – количество учетов.

* Значимое различие с контролем, $p < 0.05$, *t*-тест.

нивали попарно, – критерий Стьюдента. Выбор статистических критериев определяли разным подходом к планированию экспериментов. В первом ряду (модели из замши) при испытаниях последовательно добавляли по одному потенциально значимому для муравьев признаку (цвет, размер, наличие конечностей). Во втором ряду попарно сравнивали модели, различающиеся каким-либо признаком (например, есть или нет запах у шариков из ткани), и при этом сравниваемая пара сразу по многим признакам отличалась от других моделей.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Влияние рыжих лесных муравьев на пространственное распределение жуужелиц

Характер перераспределения беспозвоночных на участках, заселенных рыжими лесными муравьями, определяется сложной структурой муравьиных поселений (Длусский, 1967; Захаров, 1972; Резникова, 1983; Резникова, Самошилова, 1981; Rosengren, 1971). Муравейники с пригнздовой зоной и сеть фуражировочных дорог со стабильно высокой динамической плотностью муравьев весьма опасны для большинства беспозвоночных и создают для них жестко фрагментированное пространство. На остальных участках территории топические взаимодействия муравьев и жуужелиц динамичны и, по-видимому, во многом определяются способностью партнеров избегать столкновений. Для того чтобы получить представление о степени воздействия муравьев на пространственное распределение жуужелиц, мы исследовали территориальное взаимодействие этих насекомых в их совместных местообитаниях на территории Новосибирского Академгородка.

Пространственное распределение жуужелиц на территории муравьиной колонии. В 1998 г. на территории муравьиной колонии кратковременные учеты выявили 6 видов жуужелиц, активных на исследуемом участке в начале июня. Из них только наиболее крупный хищный вид *C. regalis* был равномерно распределен по муравьиной территории,

включая пригнздовую территорию (зону I), где резко падает динамическая плотность всех остальных видов жуужелиц. Большинство особей всех видов собрано в ловушки, находящиеся на периферии колонии (в зоне III). Так, динамическая плотность *P. magus* составила в зоне III – 30.5 экз./30 л.-с., в зоне II (0.5–1.5 м от ближайшей фуражировочной дороги) – 4.2 экз./30 л.-с., *P. oblongopunctatus* в зоне III – 7.5 экз./30 л.-с., в зоне II – 1 экз./30 л.-с., а в зоне I они не встречались. Для *C. regalis* это соотношение соответственно 1.5, 1.0 и 0.33, *A. nitida* – 0.5, 0.06 и 0 экз./30 л.-с. *H. smaragdinus* и *H. rugatus* встречены только в зоне III, где динамическая плотность первого вида составила 2.0, второго – 0.5 экз./30 л.-с.

В 2000 и 2001 г. на протяжении вегетационного сезона на периферии муравьиной территории выявлено 15 видов жуужелиц, в контроле – соответственно 15 и 16. В 2000 г. на периферии муравьиной колонии за 21 учет отловлено 373 жука, на контрольном участке вне муравьиной территории – 438 жуков; в 2001 г. за 13 учетов – соответственно 216 и 287 жуков. Отмечено существенное возрастание динамической плотности муравьев к июню-июлю (от 34 экз./10 л.-с. в мае до 134 и 157 экз./10 л.-с. соответственно) и снижение в августе (до 76 экз./10 л.-с.). Во время спада сезонной активности муравьев жуужелицы активно проникают на муравьиную территорию: весной и осенью плотность жуужелиц в целом на кормовых участках муравьев сходна с контрольной, а плотность отдельных видов – выше. В мае на кормовых участках муравьев возросла по сравнению с контролем динамическая плотность *A. nitida* (табл. 1), а в последней декаде августа – сентябре – *P. oblongopunctatus* (жуков, имеющих в это время пики активности). В период с 23 августа по 16 сентября на территории колонии динамическая плотность *P. oblongopunctatus* составляла 2.7 экз./30 л.-с., в контроле – 1.0 экз./30 л.-с. В июне-июле *A. nitida* и *P. oblongopunctatus* избегали участков с высокой динамической плотностью муравьев (зоны I и II) так же, как и остальные жуужелицы.

Таблица 2. Характеристики движения жужелиц на участках, включающих муравьию дорожку, и на контрольных участках вне муравьиной территории (среднее для n , ошибка среднего)

Вид	Участок	Скорость см/с ($n = 25$)	Остановки, с ($n = 25$)	КИ	
<i>C. regalis</i>	Контроль	7.1 ± 2.2	60.0 ± 8.7	0.85 ± 0.05	$n = 50$
	Опыт	16.3 ± 2.5***	17.4 ± 16.2***	0.77 ± 0.07	
<i>P. magus</i>	Контроль	3.8 ± 1.3	82.5 ± 10.8	0.87 ± 0.03***	$n = 85$
	Опыт	8.9 ± 2.2***	114.2 ± 12.3*	0.62 ± 0.04	
<i>P. oblongopunctatus</i>	Контроль	4.8 ± 2.0	34.5 ± 13.5	0.84 ± 0.05***	$n = 55$
	Опыт	11.7 ± 3.0***	15.1 ± 4.5**	0.57 ± 0.07	

Примечания: КИ – коэффициент извилистости траектории.
* $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$, t -критерий.

Пространственное распределение жужелиц на территории переселенных муравейников. В пределах комплекса переселенных муравейников в 2001 г. с мая по сентябрь динамическая плотность жужелиц была близка к контрольной. На участке с переселенными муравейниками, на расстоянии 5–6 м от муравейников с диаметром основания 50–70 см и высотой 25–30 см, и в контроле выявлено по 16 видов жужелиц, отловлено соответственно 262 и 287 особей (13 учетов). На расстоянии 1.5–2 м от муравейников отловлено 73 жука (4 учета), в контроле за тот же период – 69 жуков. В 2004 г. с июня по август динамическая плотность жужелиц снизилась только в непосредственной близости от муравейников (с диаметром основания 60–100 см и высотой 30–35 см): в контроле отловлено 79 жуков, на расстоянии 5–6 м от муравейников 77 жуков, на расстоянии 1.5–2 м – 34 жука (4 учета). Характер сезонных изменений динамической плотности жужелиц на участке с переселенными муравейниками во второй и в пятый год после заселения муравьев также оказался близок к наблюдаемому на контрольном участке. В отличие от территории исходной муравьиной колонии здесь не зафиксировано достоверного весеннего и осеннего подъема и летнего уменьшения динамической плотности жужелиц по сравнению с контролем. Так, динамическая плотность *A. nitida* в мае в среднем составила в контроле 2.3, в переселенном комплексе – 4.0, в колонии – 7.7 экз./30 л.-с.; плотность *P. magus* в июне в среднем составила в кон-

троле – 29.0, в комплексе – 26.3, в колонии – 15.3 экз./30 л.-с.

ПОВЕДЕНИЕ ЖУЖЕЛИЦ ПРИ СТОЛКНОВЕНИЯХ С МУРАВЬЯМИ

Изменения в поведении жужелиц на участках с высокой плотностью муравьев. Помещая жужелиц *C. regalis*, *P. magus* и *P. oblongopunctatus* на участки вблизи муравьиных дорог, мы проследили изменения характеристик их передвижения (табл. 2). Крупные жужелицы *C. regalis* не пытались избегать контактов с отдельными муравьями, редко изменяли направление движения и пересекали дорожки без ущерба для себя за счет резкого увеличения скорости движения и сокращения остановок. *P. magus* и *P. oblongopunctatus* стремились избегать контактов с каждым муравьем, что приводило к увеличению извилистости их траекторий. В присутствии муравьев время, затрачиваемое на остановки, достоверно уменьшалось у *P. oblongopunctatus*, однако возрастало у *P. magus*. Это связано с различиями в их реакциях на муравьев: *P. oblongopunctatus* пытались обогнуть муравьев, тогда как *P. magus* останавливались, затаиваясь в подстилке.

Способность жужелиц избегать встреч с муравьями. Устойчивое изменение поведения жуков, приводящее к успешному избеганию опасности в повторяющихся ситуациях, можно считать обучением. Для того чтобы выявить способность жужелиц обучаться избегать конфликтных столкновений с муравьями, для всех жуков, протестированных в Y-образных лабиринтах, было подсчитано число “ошибок” и “правильных действий”. Согласно тесту Колмогорова-Смирнова, кривая распределения ошибок в исследуемых случаях отличается от распределения Гаусса с $p < 0.01$ для *C. regalis*, *P. magus*, *P. oblongopunctatus* и $p < 0.05$ для *P. niger* (Полард, 1982). С $p = 0.05$ можно эмпирически различить две группы: жуки, которые делали ошибки менее, чем в 35% случаев (эти жуки были определены как эффективно избегающие контактов) и более, чем в 65%. Промежуточная группа оказалась мала для всех видов (табл. 3). Однофактор-

Таблица 3. Доля особей (%), совершавших различное количество ошибок в лабиринте

Вид	n жуков	% ошибок		
		<35	35–65	>65
<i>C. regalis</i>	31	45	16	39
<i>P. magus</i>	52	62	17	21
<i>P. niger</i>	20	45	20	35
<i>P. oblongopunctatus</i>	42	72	11	17

ный дисперсионный анализ показал, что численность этих групп у разных видов достоверно различается ($F = 2.95$, $p = 0.035$). Доля первой группы максимальна для *P. oblongopunctatus*, минимальна для *C. regalis* и *P. niger*.

Жуки, эффективно избегающие конфликтов с муравьями, используют повторяющиеся поведенческие приемы, которые мы назвали поведенческими тактиками, а именно:

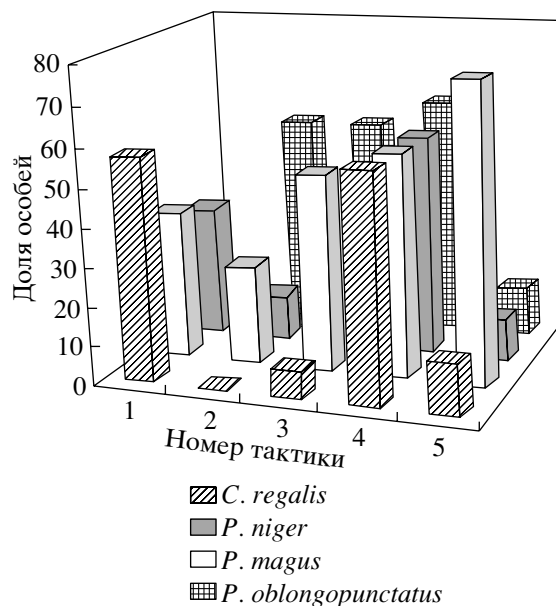
- 1) избегание отсека с муравьем;
- 2) попытка обойти муравья;
- 3) поворот после соприкосновения с муравьем;
- 4) поворот на расстоянии от муравья не менее, чем 1 см;

5) остановка в неподвижности (“замирание”) (наблюдения показали, что муравьи в среднем реже вступают в конфликтное столкновение и быстрее его завершают, взаимодействуя с неподвижными жуками).

Кроме перечисленных тактик, жуки используют защитное поведение, в частности отрыгивание содержимого желудка, выделение экскрементов, экскрецию содержимого пигидиальных желез. Агрессивные реакции на муравьев (укусы) наблюдались у 19.3% от протестированных жуков *C. regalis*, у 7.7% *P. magus*, у 16.6% *P. oblongopunctatus*, у 30% *P. niger*.

Выявлено видоспецифическое предпочтение определенных наборов тактик, за исключением простейшей тактики 4, которая оказалась универсальной (рисунок). *P. oblongopunctatus* на первых этапах прибегали к тактикам 2 и 3, однако, через 4–6 пробегов большинство особей переходило к более эффективному для замкнутого пространства лабиринта тактикам 3 и 4. *P. magus* предпочитали тактики 3 и 5. *C. regalis* и *P. niger*, поворачивали на значительном расстоянии от муравья или избегали отсека с муравьем (тактики 1, 4). Попарное сравнение долей особей разных видов, применяющих ту или иную тактику, выявило во всех случаях, за исключением единственной пары видов (*C. regalis* и *P. niger*), достоверные различия в частоте применения разных тактик у разных видов (χ^2 от 23.8 до 88.0 при критическом значении 13.3 для уровня значимости $p = 0.01$). Для *C. regalis* и *P. niger* не выявлено различий в наборе применяемых тактик ($\chi^2 = 7.48$).

В лабораторных экспериментах Е.А. Сарнова (2004), проведенных по той же схеме, выяснилось, что жуки *C. regalis* и *P. magus*, отловленные в биотопах, где они по крайней мере в течение десятилетий не встречались с муравьями рода *Formica*, после нескольких конфликтных столкновений демонстрировали при последующих контактах с муравьями те же поведенческие реакции, что и жужелицы, отловленные на территории крупной муравьиной колонии. Это позволяет полагать, что в



Доля особей исследованных видов жужелиц, использующая разные тактики. Для тактик 1–4 100% составляли обучившиеся жуки, для тактики 5 – все жуки; жуки, которые использовали 2 или 3 тактики, приведены соответственно дважды или трижды.

поведенческом репертуаре жужелиц имеется некоторый набор весьма генерализованных тактик избегания опасного объекта с соответствующими параметрами (скорость, размеры). В основе накопления индивидуального опыта у жуков, видимо, лежит оперативный выбор и эффективное воспроизведение одной или нескольких стереотипных тактик. Среди протестированных видов максимальную способность к обучению избегать муравья в лабиринтах проявили жужелицы рода *Pterostichus*, более близкие к муравью по размеру: *P. oblongopunctatus* и *P. magus*.

Сопоставление поведения жуков в полевых и лабораторных экспериментах показало, что в целом лабораторные опыты адекватно отражают ситуацию, складывающуюся в природе. Те особи *P. magus* и *P. oblongopunctatus*, которые применяли разные тактики избегания муравьев на фуражировочных дорогах, вступали в меньшее число конфликтных столкновений, а также успешно избегали контакта с муравьями в лабиринте. В то же время 2 *C. regalis*, которые успешно преодолевали фуражировочные дороги, не избегая встреч с отдельными муравьями, проявили способность избегать муравья в лабиринте. Возможно, это связано с тем, что жуки не могли покинуть опасный участок, ускоряя движение, как в природной ситуации, и говорит о гибкости поведения жуков.

Таблица 4. Показатели агрессивности муравьев по отношению к жужелицам разных видов

Вид	Нападения муравья на жука ($n = 20$)	
	на арене*	на дорогах**
<i>P. magus</i>	0.56 ± 0.14	11.3 ± 2.3
<i>P. melanarius</i>	0.62 ± 0.12	7.7 ± 2.4
<i>P. oblongopunctatus</i>	0.51 ± 0.12	7.9 ± 1.4
<i>C. regalis</i>	0.18 ± 0.13	26.9 ± 3.3
<i>A. nitida</i>	0.29 ± 0.08	4.0 ± 1.1
<i>H. smaragdinus</i>	0.32 ± 0.10	7.3 ± 1.3

* Доля нападений муравья на жука по отношению к общему числу контактов.

** Число муравьев, напавших на жука.

ПОВЕДЕНИЕ МУРАВЬЕВ ПРИ СТОЛКНОВЕНИЯХ С ЖУЖЕЛИЦАМИ

Поведенческие тактики муравьев при столкновениях с жужелицами. В экспериментах, в которых насекомые попарно взаимодействовали на арене, мы выделили следующие поведенческие тактики муравьев:

I – “мертвая хватка”: муравей хватает и не отпускает жука;

II – “продолжительные” нападения: нападения муравья продолжительностью в среднем более 5 с, после которых муравей отпускает жука и убегает;

III – “короткие” нападения: нападения муравья продолжительностью менее 5 с;

IV – безразличие: муравей безразличен к жуку при встрече или ощупывает его антеннами и продолжает движение;

V – избегание: муравей изменяет направление движения, увеличивает скорость во время контакта с жуком или непосредственно перед ним.

Муравьи, принадлежащие к разным функциональным группам в семье, существенно различались по набору тактик по отношению к жукам. “Охотники” и “охранники” сходны по набору тактик, в частности они почти с одинаковой частотой нападали на жужелиц (50 ± 12 и $55 \pm 16\%$ случаев). Трофобионты нападали на жуков лишь в единичных случаях ($0.23 \pm 0.10\%$), ни один из них не применял тактику “мертвой хватки”, более половины трофобионтов избегали контакта с жуками.

Сравнение с помощью лабораторных экспериментов агрессивности муравьев по отношению к жукам *P. magus* в разные периоды вегетационного сезона показало, что она остается постоянной. Этот результат оказался довольно неожиданным. Известно, что фуражировочная активность муравьев резко увеличивается в первой половине лета и снижается осенью. Межвидовая агрессивность

муравьев разных видов, выявляемая в лабораторных экспериментах, также достигает максимальных значений с мая по начало июня (т. е. в период формирования кормовых участков и сети дорог доминирующего вида и интенсивной охотничьей деятельности) и снижается практически до нуля в конце августа (Сейма, 1998).

В то же время, согласно нашим данным, муравьи продолжают агрессивно реагировать на хищных жужелиц даже в конце сентября, по крайней мере при условии, что муравьи встречаются с жуками достаточно часто (как в ситуации на аренах). Таким образом, ранневесеннее и осеннее проникновение жужелиц на муравьию территорию не может объясняться сезонным снижением агрессивности муравьев и, видимо, объясняется уменьшением количества потенциальных столкновений вследствие спада численности муравьев на их кормовых участках.

Избирательность реакций муравьев по отношению к разным видам жужелиц. Сравнение частоты агрессивных реакций муравьев при контакте с шестью видами жужелиц показало, что муравьи избирательно реагируют на особей разных видов, достоверно чаще нападая на хищных жужелиц, чем на миксофитофагов. Данные лабораторных и полевых экспериментов оказались сходными. В этом плане исключение составляет *C. regalis* – особи этого вида подвергались максимальному количеству нападений муравьев на дорогах и наименьшему – на лабораторных аренах (табл. 4). На дорогах эти жуки быстро перемещаются, а на аренах замирают, оставаясь неподвижными и во время контактов с муравьями. Это можно объяснить тем, что в движении крупные *C. regalis* не могут уклониться от столкновений с муравьем на небольшой арене. Весьма часто на лабораторных аренах муравьи нападали на особей всех трех протестированных видов *Pterostichus*. Наименее агрессивно муравьи относились к мелким миксофитофагам *A. nitida* (табл. 4).

Интересно отметить антеннальные контакты жуков с муравьями на аренах: у *H. smaragdinus* – 7 на 132 встречи, а у *A. nitida* 5 на 117 встреч. Такие контакты могут дополнительно свидетельствовать о том, что у этих насекомых существуют сформированные схемы взаимодействия (Резникова, 2001). У *P. magus* и *P. oblongopunctatus* на лабораторных аренах и в лабиринтах наблюдались тактильные контакты с муравьями (их частота отражена на рис. 1 – поведенческая тактика 2); инициатор контакта обычно быстро отбегал. Можно предполагать, что тактильная коммуникация играет существенную роль во взаимодействии муравьев и жужелиц, сопоставимых с ними по размеру.

Таблица 5. Число муравьев, проявивших интерес к разным моделям (среднее для 20 опытов продолжительностью 1 мин)

№ модели	1 (I)	2 (I)	3 (I)	4 (I)	5 (I)	6 (II)
Передвигаемые	27.5 ± 2.5	7.3 ± 1.5	30.1 ± 2.0	6.9 ± 1.2	34.3 ± 2.1	5.0 ± 1.5
Неподвижные	23.7 ± 1.9	3.1 ± 1.2	12.9 ± 1.4	2.8 ± 1.1	15.6 ± 2.4	3.8 ± 1.2

Примечания: I – симметричные модели: 1 – бурая 3 см длиной; 2 – белая 3 см длиной; 3 – бурая 1.5 см длиной; 4 – белая 1.5 см длиной; 5 – бурая 1.5 см длиной, с “ногами” и “антеннами”; II – несимметричная: 6 – бурая 3 см длиной.

РАСПОЗНАВАНИЕ НАСЕКОМЫМИ ТОПИЧЕСКИХ КОНКУРЕНТОВ КАК СПЕЦИФИЧЕСКИХ ОБЪЕКТОВ

Ключевые признаки, по которым муравьи могут распознавать жуков. Предъявление на фуражировочных дорогах моделей, различающихся по отдельным признакам, позволило выявить следующие тенденции (см. табл. 5). Окраска и движение повышают привлекательность моделей, а их размер по-разному сказывается на реакциях муравьев. Если модели темные и неподвижные, то крупные в большей степени привлекают муравьев, чем мелкие, если же модели подвижны, то более привлекательными оказываются мелкие. Светлые образцы почти не привлекали внимания муравьев, вне зависимости от размера и подвижности. Наличие “ног” и “антенн” оказалось существенным признаком: оно увеличило привлекательность как неподвижной, так и подвижной модели. Асимметричные модели оказались менее привлекательными, чем симметричные модели такого же размера. Мертвый жук (неподвижный объект), как с конечностями и антеннами, так и без них, оказался весьма привлекательным для муравьев (24.4 ± 1.8 и 25.2 ± 2.2 нападающей особи за 1 мин). Все муравьи, подбежавшие к мертвым жукам, кусали их и пытались тащить. Опыты с *C. regalis*, покрашенным белым мелом, показали, что на светло окрашенного жука муравьи нападают реже, чем на жука естественной окраски (8.4 ± 1.1 муравья за 1 мин и 26.9 ± 3.3 соответственно; $p < 0.01$). Муравьи проявляли больший интерес к *C. regalis*, завернутому в темную ткань (т.е. темному шарiku с запахом жужелицы), чем к шарiku сходного размера из той же ткани без жука внутри (15.8 ± 1.4 и 6.7 ± 1.1 особи соответственно, $p < 0.01$). Муравьи не только исследовали шарик с жуком внутри, но и кусали его, пытались тащить. В то же время различий между числом муравьев, привлеченных *C. regalis*, завернутым в белую ткань, и шариком из белой ткани не было.

@Привлекательность для жужелиц муравьев как пищевых объектов. В наших опытах оказалось, что хищные жужелицы, избегая контактов с активными муравьями, стремятся все же посещать место локализации муравья в лабиринте. Это позволило предположить, что жужелицы реагируют на муравьев как на потенциальные пищевые объ-

екты. Выяснилось, что запах мертвых и живых муравьев привлекает жужелиц. Число жужелиц, собранных в ловушки с лесной подстилкой, которое отражает их фоновую динамическую плотность на участке, оказалось достоверно ниже числа жуков, отловленных в ловушки с мертвыми муравьями и материалом муравейника (соответственно 1.2 ± 0.4 , 2.5 ± 1.0 и 2.7 ± 0.9 жука на 1 л.-с.). Жужелицы, по-видимому, сходным образом реагируют на запах муравьев разных (в том числе незнакомых им) видов, обитающих в купольных муравейниках; по крайней мере муравьи *F. aquilonia*, на территории которых обитают жужелицы, привлекают их в той же степени, что и *F. pratensis*, с которыми эти жуки в природе не встречались.

Мертвые неподвижные муравьи не только не отпугивают жужелиц, но выступают для них в качестве привлекательных пищевых объектов. В лабораторных экспериментах жуки *C. regalis* и *P. magus* использовали в пищу предложенных им мертвых муравьев. Жужелицы этих видов не нападали на живых активных муравьев, однако при взаимодействии на аренах поедали муравьев, умерщвленных ими в результате конфликтного столкновения, инициированного муравьями с высокой агрессивностью. *C. regalis* легко перегрызает муравьев в области стебелька, более мелкие жужелицы (*P. melanarius*, *P. magus*, *P. oblongopunctatus*, *H. smaragdinus*) осуществляют стереотипную последовательность действий: переворачиваются на спину, охватывают муравья ногами, прижимая к себе, и перегрызают стебелек.

РОЛЬ ИНДИВИДУАЛЬНОГО ОПЫТА В РЕГУЛИРОВАНИИ КОНФЛИКТОВ У МУРАВЬЕВ И ЖУЖЕЛИЦ

Поведенческие тактики, выявленные у жужелиц, представляют собой стереотипные специфические защитные действия. Можно предполагать, что набор тактик в поведенческом репертуаре индивидуумов зависит как от видоспецифических особенностей (таких, как общая подвижность, степень уязвимости для муравьев), так и от индивидуального опыта, на основании которого жуки оперативно выбирают и эффективно воспроизводят одну или несколько тактик среди имеющихся в их поведенческом репертуаре способов избегания

Таблица 6. Зависимость “включения” у жужелиц тактик избегания муравьев от доминирующей тактики муравья (*n* муравьев = 40)

Тактика муравья	I	II	III	IV	V	IV,V*
Число муравьев, в поведенческом репертуаре которых доминировала данная тактика	8	4	16	3	4	5
Число жужелиц, начавших избегать встреч с муравьем (после 1–4 нападений)	8	2	9	0	0	0

Примечания: I – “мертвая хватка”; II – “продолжительные” нападения; III – “короткие” нападения; IV – безразличие; V – избегание.

* Тактики, поровну представленные в поведении особей.

опасности. Косвенно о том, что жуки обучаются выбирать наиболее эффективные в конкретной ситуации тактики, свидетельствуют различия, проявляющиеся в поведении жуков в различно спланированных экспериментах. Так, жуки *C. regalis* в полевых экспериментах преодолевали участки с высокой плотностью муравьев за счет резкого ускорения движения, сокращения числа остановок и поворотов. В лабиринтах в отличие от более мелких видов они почти не пытались избегать контактов с отдельными муравьями, однако выявилась отчетливая тенденция избегания отсека с муравьем. На аренах, где крупные жуки не могли эффективно избегать контактов с подвижным муравьем, они надолго замирали, в результате подвергаясь весьма малому числу нападений (табл. 4). Указанием на гибкость поведенческих реакций жужелиц выступает возрастание частоты умерщвления муравьев жужелицами на аренах по сравнению с лабиринтами, где муравей не мог преследовать жуков. В экспериментах с использованием лабиринтов был умерщвлен лишь один муравей, при тестировании на аренах 8 из 40 *P. magus* убили муравьев. В случае, если жуки могли избежать продолжения столкновения, покинув отсек лабиринта, они предпочитали данный способ действий. Так же вели себя жуки на участках с высокой плотностью муравьев, где длительные конфликтные столкновения оказывались весьма опасными из-за того, что они привлекали внимание других муравьев: для 38 протестированных жуков непосредственно на фуражировочных дорогах не зафиксировано случаев умерщвления муравья.

Для того чтобы выявить, как поведение муравья влияет на формирование у жука суммы реакций, направленных на избегание конфликта, мы наблюдали за попарным взаимодействием на аренах муравьев и жуков *P. magus*. Выделяли доминирующую тактику муравья. Доминирующей мы считали тактику, применяемую муравьем более, чем при 50% встреч. Если соотношение двух тактик было близко к 50%, мы считали, что муравей применяет обе тактики (такая ситуация отмечена для тактик 4 и 5). В ходе испытаний в поведении многих жуков появлялись ранее отсутствовавшие тактики или изменялась частота проявления ка-

ких-либо из них. Это позволяло жужелицам успешно избегать конфликтов. Большая степень изменений в поведении отмечена у жужелиц, встречавшихся на арене с теми муравьями, у которых в поведенческом репертуаре доминировала тактика “мертвой хватки” (табл. 6). Нападения муравья длились от 40 до 240 с, и для 7 муравьев из 8 закончились гибелью после первого нападения. По-видимому, такие столкновения обладают наибольшим “обучающим” эффектом по отношению к жужелицам. Все 8 *P. magus*, попавших в подобные ситуации, после первого же нападения начали избегать контактов с муравьями (т.е. с первой же встречи при тестировании с другим муравьем). Возможно, “мертвая хватка” используется муравьями при охране пригнездовой территории, регулируя пространственное распространение жужелиц. Ни один из 12 жуков, взаимодействовавших с безразличными к ним или избегающими контакта муравьями, не изменил своего поведения по сравнению с началом сеанса. Среди 18 жужелиц, которые контактировали с нападавшими на них, а затем убежавшими муравьями, более половины начали избегать таких контактов, при этом ни один муравей не получил повреждений. Можно полагать, что тактику “коротких стремительных нападений” применяют “охотники” на своих индивидуальных участках. Следует отметить, что муравьи проявляли меньшую пластичность реакций, чем жуки; их поведение не имело столь явной связи с поведенческими ответами жужелиц, как изменение реакций жужелиц в ответ на поведение муравья. Возможно, реакции муравьев формируются и закрепляются на ранних этапах имагинального онтогенеза и связаны со стабильным разделением функций между особями. Для муравьев, выполняющих функции охраны территории и охоты на подвижную добычу, обучение избеганию опасности, по-видимому, не предусмотрено нуждами семьи.

ОБСУЖДЕНИЕ

Экспериментальные исследования этологических механизмов противостояния столь значительных элементов сообщества беспозвоночных, как рыжие лесные муравьи и хищные жужелицы, позволяют предположить, что топическая конкурен-

ция, как наиболее мягкая из отрицательных форм взаимодействия, является тем “общим знаменателем”, к которому насекомые приходят благодаря взаимным поведенческим адаптациям. Обострение отношений вследствие таких возможных изменений в жизни сообщества, как сокращение пригодных для обитания территорий или изменение пространственных диспозиций партнеров, может приводить к конкурентному вытеснению или даже к прямому хищничеству.

Предположение о конкурентном вытеснении одного вида другим чаще всего делается экологами на основе данных о пространственно-временном распределении животных на территории, сопоставимой по характеристикам и площади с участком, занятым популяционной группировкой, испытывающей давление вида-конкурента.

Известно, что хищные герпетобионты по возможности стараются использовать экстремальные местообитания, тем самым уходя от влияния муравьев. Так, в высокогорных биотопах, где муравьи немногочисленны или отсутствуют, жужелицы и пауки достигают значительно большей численности (Hölldobler, Wilson, 1990).

Во многих исследованиях показано, что на участках, заселенных рыжими лесными муравьями, происходит снижение численности и динамической плотности и изменение видового состава подстилочных хищников. Так, на территории, занятой *F. lugubris* Zett. существенно снижалась плотность хищных пауков (Cherix, Bourne, 1980). В крупных поселениях *F. polycтена*, *F. lugubris* и *F. aquilonia* снижались биомасса и численность жужелиц, пауков и жуков-стафилинид (Рыбалов и др., 1998; Гридина, 1997; Gridina, 1990, 1994)

Примечательно, что в небольших поселениях муравьев с низкими уровнями их динамической плотности вытеснения подстилочных хищников не наблюдается. Так, не обнаружено изменений численности пауков на территории небольшого одиночного муравейника *Formica rufa* L. (Van der Aart, deWit, 1971 – цит. по: Cherix, Bourne, 1980). А.А. Суворов (1994) сравнил распространение хищных беспозвоночных на территории поселений *F. aquilonia* разного уровня плотности. В наиболее крупных из них (федеративное объединение) обилие всех хищных герпетобионтов было резко снижено, тогда как вблизи небольших одиночных муравейников численность хищных беспозвоночных, таких, как пауки и стафилиниды, изменялась незначительно, а динамическая плотность жужелиц на части экспериментальных площадок даже возрастала.

Ограничение пригодных для использования территорий приводит к обострению конкурентных отношений муравьев и других хищных беспозвоночных. Так, Т.И. Гридина (1997) исследовала взаимодействие муравьев *F. lugubris* и хищных гер-

петобионтов (пауков, жужелиц, стафилинид) в горных ландшафтах, где площадь пригодных местообитаний весьма ограничена и подстилочным хищникам некуда уйти с заселенных муравьями территорий. В этой ситуации сосуществование оказалось возможным благодаря перераспределению муравьев по вертикальным ярусам биоценоза. На равнине муравьи охотились главным образом в нижнем ярусе травостоя и на поверхности подстилки, тогда как в горах оказались сосредоточены в основном на кустарничках и на поверхности мохово-лишайникового покрова. При этом, несмотря на относительное пространственное разобщение, в муравьиной добыче возросла доля хищных герпетобионтов относительно других групп беспозвоночных (например, на равнине жужелицы составляли от 0.2 до 0.7% дневной добычи, в горах – от 1.2 до 3.8%). Это может указывать на недостаточность вертикального ярусного разграничения путем разделения по разным ярусам биоценоза и обострение межвидовых отношений с возможным переходом к трофической конкуренции и прямому хищничеству.

В исследованных нами лесных сообществах динамическая плотность жужелиц на территории муравьиной колонии снижалась в середине лета в основном за счет *P. magus* и *P. melanarius*, самых многочисленных в это время сезона видов (Reznikova, Dorosheva, 2004). Полевые и лабораторные опыты показали, что двигательная активность жужелиц в присутствии муравьев возрастает. Это дает основания полагать, что в период своей высокой сезонной активности муравьи оттесняют жужелиц со своих кормовых участков. Наиболее конкурентные отношения складываются у муравьев с видами рода *Pterostichus*, т.е. хищниками, принадлежащими к той же размерной категории.

Длительность существования муравьиных поселений, по-видимому, имеет важное значение для пространственного распределения подстилочных хищников. Многолетние наблюдения за характером воздействия рыжих лесных муравьев на беспозвоночных, проведенные в нашей лаборатории, показали прямую зависимость численности животных от длительности существования муравьиных поселений на территории. Особенно существенным оказалось воздействие муравьев на население герпетобионтов (Бугрова и др., 2005). В краткосрочных экспериментах по увеличению численности муравьев (на протяжении одного вегетационного сезона) хотя и снижалась численность пауков и сенокосцев, однако численность жужелиц и их личинок сохранялась на прежнем уровне (Laakso, 1999). В наших экспериментах было показано, что изменения в распределении жужелиц в пределах материнской колонии наблюдаются при меньшей пороговой динамической плотности муравьев (134 экз./10 л.-с.), чем на участках с переселенными муравейниками. По всей видимос-

ти, такого показателя, как учеты численности, недостаточно для того, чтобы уловить изменения, происходящие в сообществах. Наши предварительные наблюдения на подкормочных площадках позволяют предположить, что на первых этапах внедрения муравьев в сообщество насекомых при их взаимодействиях с жужелицами преобладают конкурентные отношения более “высокого градуса”, чем в стабильно существующих поселениях, т.е. трофическая конкуренция. Возможно, что для эффективного избегания муравьев жужелицам необходим индивидуальный опыт конфликтных столкновений, который постепенно сменяется простыми формами подражания конспецификам. Для проверки этой гипотезы необходимы специальные эксперименты.

В целом можно предположить, что при длительном взаимодействии с соседями муравьи действуют как фактор беспокойства, вытесняя других подстилочных хищников со своей территории. При этом агрессивные реакции муравьев в большей степени направлены на отпугивание потенциальных трофических конкурентов, чем на стремление использовать жужелиц как добычу. Вероятно, умерщвление потенциальных конкурентов требует существенных затрат времени и энергии и может быть опасно и для самих муравьев.

В наших экспериментах сравнение частоты агрессивных реакций муравьев при контакте с шестью видами жужелиц показало, что муравьи избирательно реагируют на особей разных видов, достоверно чаще нападая на хищных жужелиц, чем на миксофитофагов. Возможно, эта тенденция указывает на зависимость агрессивности муравьев от частоты встреч с потенциальными конкурентами. Известно, что рыжие лесные муравьи способны к оперативному переключению на массовые виды добычи. Для некоторых видов, доминирующих в многовидовых сообществах муравьев, показана способность оценивать и регулировать численность муравьев подчиненных видов. Эта форма межвидовых отношений получила название “межвидовой социальной контроль” (Резникова, 2003). Не исключено, что муравьи начинают более агрессивно вести себя по отношению к жужелицам при увеличении плотности последних на муравьиной территории. Косвенным подтверждением этого предположения служат результаты наших лабораторных экспериментов, в которых муравьи с равной частотой нападали на особей всех трех протестированных видов *Pterostichus*. Дело в том, что на лабораторных аренах муравьи в течение небольшого промежутка времени несколько раз встречаются с одним и тем же жуком, и, по-видимому, такая ситуация для муравьев воспроизводит “высокую плотность” жужелиц.

Опыты, в которых исследовали способности жужелиц избегать конфликтов с муравьями, и

сравнение поведения жужелиц, взятых из местобитаний, где они либо соседствовали с муравьями, либо в течение многих лет не встречались с ними, позволяют полагать, что в поведенческом репертуаре жужелиц имеется некоторый набор весьма генерализованных тактик избегания опасных объектов, обладающих соответствующими параметрами (скорость, размеры). В основе накопления индивидуального опыта у жуков, видимо, лежит оперативный выбор и эффективное воспроизведение одной или нескольких стереотипных поведенческих тактик (Резникова, Дорошева, 2000; Reznikova, Dorosheva, 2005). Среди протестированных видов максимальную способность к обучению избегать муравья в лабиринтах проявили *P. oblongopunctatus* и *P. magus*. Это жужелицы, принадлежащие к одной размерной категории с муравьями и в первую очередь вытесняемые муравьями со своих территорий в периоды максимальной сезонной активности.

Причудливое сочетание гибких и наследственно обусловленных реакций в поведении конкурирующих насекомых приводит к вопросу об их способности оперативно распознавать “образ врага”. Наличие такой способности у животных – одна из наиболее интересных и дискуссионных этологических проблем.

Классическим примером выявления специфических реакций на “образ врага” являются эксперименты Лоренца и Гинбергена (Tinbergen, 1951), в которых исследовалась реакция только что вылупившихся птенцов выводковых птиц (куриных, утиных) на силуэт летящего птицы. Появление над головой силуэта, имитирующего летящего хищника (передвигающегося “короткой шеей” вперед), вызывало реакцию бегства или затаивания. В то же время на имитацию летящего гуся (т.е. на тот же силуэт, но передвигаемый в обратном направлении, “длинной шеей” вперед) птенцы не реагировали. Эти результаты привели к предположению, что стереотипное поведение при взаимодействиях “хищник-жертва” основывается на врожденных реакциях на ключевые или знаковые стимулы.

Постепенно накапливаются сравнительные данные, касающиеся реакций разных видов животных на ключевые стимулы, в результате которых складывается видотипическая реакция на “образ врага” или “образ добычи”. Ключевые признаки, на которые ориентируются хищники, чаще всего связаны с величиной, движением и формой. Для некоторых видов, например для лягушек и жаб, движение является необходимым условием опознавания добычи. Иногда имеет значение характер движения: так, личинки стрекоз предпочитают живых животных, совершающих зигзагообразные движения. Солнечная рыбка *Lepomis gibbosus* скорее нападает на искусственную рыбку, если та извивается, чем на настоящую, которая движется плавно. В

других случаях информативным оказывается соотношение формы и движения. Так, представляя жабам темную движущуюся полосу на темном фоне, выяснили, что жабы сразу же нападают на нее в случаях, когда полоса перемещается вдоль своей оси подобно червяку или личинке насекомого. Жабы избегают фигур, форма которых напоминает змею с поднятой головой. Пиявка, движущаяся толчками, воспринимается как добыча, если ее передняя присоска находится на почве, но если присоска поднята в воздух, жаба принимает пиявку за врага (Etienne, 1969; Ewert, 1980; Gandolfi et al., 1968 – цит. по: Мак-Фарленд, 1988). Для беспозвоночных вклад индивидуального опыта в оптимизацию межвидовых взаимодействий остается недостаточно исследованным, а имеющиеся результаты касаются в основном охотничьего поведения хищников. Примером может служить избегание хищником добычи, оказавшейся несъедобной: так, плавунец *Dytiscus latissimus* запоминает несъедобный объект атаки и не нападает на него в течение нескольких дней. Скакуны *Cicindela hybridae* могут запоминать внешний облик преследуемой жертвы и атаковать ее даже тогда, когда она прекращает движение, хотя обычно неподвижные предметы не привлекают внимания этих жуков (Swiecinski, 1957, 1926, цит. по: Резник, 1983). Хищный клоп-гладыш *Notonecta glauca* благодаря приобретению индивидуального опыта переключается на ракообразных, по мере того, как они становятся многочисленнее по сравнению с поденками – альтернативной жертвой (Lawton et al., 1974).

Наши эксперименты показали, что при распознавании жуков муравьи могут ориентироваться на такие визуальные признаки, как движение, темный цвет, двусторонняя симметрия и наличие конечностей (Дорошева, 2005; Дорошева, Резникова, 2005). Интересно отметить, что именно такие ключевые характеристики “образа жертвы” ранее были выявлены у обезьянок-игрунок при охоте на насекомых (Robinson, 1970). Можно полагать, что муравьи в значительной степени используют и химические сигналы и при распознавании потенциальных конкурентов среди хищных беспозвоночных. Признаки, привлекающие муравьев в используемых нами экспериментальных моделях конкурентов, распознаются в определенной последовательности. Темный цвет и наличие двусторонней симметрии выступают как первичные признаки, привлекающие внимание муравьев. Белый цвет модели в значительной степени “выключал” реакцию на движение, размер и даже запах жука. Для темных симметричных моделей такие признаки, как движение, размер, и наличие конечностей, подчинялись “закону разнородной суммы” (Tinbergen, 1951), т.е. они оказались аддитивны по своему воздействию на поведение муравьев. Признаки, по которым муравьи могут различать разные виды жужелиц, пока остаются неизвестными, и их

выявление требует дополнительных экспериментальных исследований.

Для жужелиц при распознавании муравьев необходимым признаком образа “врага”, встреча с которым опасна, оказываются подвижность и размеры объекта. Запах муравьев, напротив, “запускает” у жуков пищевое поведение. Использование жужелицами в пищу мертвых муравьев может играть особую роль для привлечения этих жуков на участки, заселенные муравьями, поскольку на периферических участках поселений рыжих лесных муравьев имеются так называемые “муравьиные кладбища” (места, куда муравьи относят погибших особей), которые могут служить существенным источником пищи для жуков. Гибкое поведение жужелиц и их способность обучаться избеганию конфликтных столкновений помогают им частично использовать территории, занятые муравьями.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

С помощью специально разработанных полевых и лабораторных экспериментов мы исследовали этологические аспекты топической конкуренции насекомых и выявили механизмы оптимизации пространственно-временного взаимодействия рыжих лесных муравьев и жужелиц.

Все исследованные виды жужелиц продемонстрировали потенциальную способность обучиться избегать столкновений с активными муравьями. В основе накопления индивидуального опыта у жуков лежит оперативный выбор и эффективное воспроизведение одной или нескольких стереотипных тактик из имеющихся в их поведенческом репертуаре. Существенным обучающим фактором для жуков является активное поведение муравьев: наиболее успешно обучались жужелицы тех видов, которые вызывали самые агрессивные реакции конкурентов (*P. oblogopunctatus* и *P. magus*).

Выявлен набор стереотипных поведенческих тактик, которые жуки используют для уклонения от опасности. Видоспецифические различия в частотах применения различных тактик у жуков зависят от их подвижности и размеров. Поведенческие тактики жужелиц представляют собой характерные последовательности действий, направленные на избегание опасности. Они относительно генерализованы, т.е., не специализированы по отношению к муравьям. Устойчивое изменение поведения жуков, приводящее к успешному избеганию опасности в повторяющихся ситуациях, можно считать обучением. В основе накопления индивидуального опыта у жуков лежит оперативный выбор и эффективное воспроизведение одной или нескольких из имеющихся в их поведенческом репертуаре стереотипных тактик.

Экспериментально выявлены ключевые признаки, по которым насекомые распознают друг

друга. Темный цвет и двусторонняя симметрия выступают как первичные признаки, привлекающие внимание муравьев. Скорость движения, наличие конечностей и запах объекта аддитивны по воздействию на поведение муравьев. Для жужелиц при распознавании муравьев необходимым признаком образа “врага” оказывается подвижность, тогда как запаховые сигналы “включают” у них пищевое поведение.

Агрессивные реакции муравьев по отношению к жужелицам в большей степени связаны с отпугиванием потенциальных конкурентов, чем с хищническим поведением. Среди членов разных функциональных групп в семье муравьев, фуражиры и “охранники” нападают на жужелиц, а трофобионты чаще игнорируют или избегают их. Муравьи избирательно реагируют на жужелиц разных видов: они достоверно чаще нападают на факультативных зоофагов, чем на мелких миксофитофагов. Экспериментально выявлен иерархически организованный набор ключевых признаков, на которые ориентируются муравьи при распознавании жуков: скорость движения, темный цвет, двусторонняя симметрия, наличие “выростов” (конечности, антенны), запах.

Гибкость поведенческих реакций, основанная на сочетании оперативного выбора и эффективно использования тактик, имеющихся в поведенческом репертуаре насекомых, минимизирует число прямых конфликтов, обеспечивает пространственное разграничение муравьев и жужелиц при сосуществовании на одной территории и способствует более полному использованию ресурсов топическими конкурентами.

Результаты исследований заставляют по-новому оценить поведенческие возможности насекомых в регуляции конкурентных отношений и впервые рассмотреть вклад гибкого поведения в оптимизацию межвидового взаимодействия хищных герпетобионтов. Работа позволяет выделить эволютические механизмы межвидового взаимодействия в качестве перспективного направления изучения функциональной организации сообществ насекомых. Выявление сочетания набора иерархически организованных ключевых признаков, управляющих реакциями конкурентов при конфликтах, и накопление индивидуального опыта у взаимодействующих животных позволяют интегрировать идеи классической и когнитивной этологии.

Работа поддержана грантами РФФИ № 05-04-48604, Президиума РАН по программе “Происхождение и эволюция биосферы”, Фонда содействия отечественной науке.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бугрова Н.М., Квон Е.З., Синякова Н.А., Ермаков А.А., Бугров А.Г., 2005. Влияние длительности обитания *Formica aquilonia* Yarr. на численность беспозвоночных наземного и травяного ярусов // Материалы XII Всероссийского мирмекологического симпозиума “Муравьи и защита леса”. Новосибирск: Талер-Пресс. С. 202–206.
- Гиляров А.М., 1990. Популяционная экология. М.: Изд-во МГУ. 184 с.
- Гиляров А.М., 1998. Экология, обретающая статус науки // Природа. № 2, 3.
- Гридина Т.И., 1997. Роль рыжих лесных муравьев в сообществе хищных герпетобионтных членистоногих в лесах среднего Урала: Дис. ... канд. биол. наук. Пермь. 169 с.
- Риклефс Р., 1979. Основы общей экологии. М.: Мир. С. 424.
- Джиллер П., 1988. Структура сообществ и экологическая ниша. М.: Мир. 184 с.
- Длусский Г.М., 1967. Муравьи рода *Formica*. М.: Наука. 236 с.
- Длусский Г.М., 1981. Муравьи пустынь. М.: Наука. 230 с.
- Дорошева Е.А., 2005. Специфика поведения рыжих лесных муравьев при взаимодействии с жужелицами // Материалы XII Всероссийского мирмекологического симпозиума “Муравьи и защита леса”. Новосибирск: Талер-Пресс. С. 202–206.
- Захаров А.А., 1972. Внутривидовые отношения у муравьев. М.: Наука. 216 с.
- Захаров А.А., 1980. Экология муравьев // Итоги науки и техники. М.: ВИНТИ. Т. 17. С. 132–205.
- Козлов А.Т., Тушмалова Н.А., 1995. Структура и механизмы поведения беспозвоночных. Воронеж: Квадрат. 172 с.
- Мак-Фарленд Д., 1988. Поведение животных. Психобиология, этология и эволюция. М.: Мир. 519 с.
- Пианка Э., 1981. Эволюционная экология. М.: Мир. 399 с.
- Полард Д., 1982. Справочник по вычислительным методам статистики. М.: Финансы и статистика. 344 с.
- Резник С.Я., 1993. Обучение в пищевой специализации насекомых // Пищевая специализация насекомых. СПб.: Гидрометеиздат. С. 5–72.
- Резникова Ж.И., 1983. Межвидовые отношения муравьев. Новосибирск: Наука. 205 с.
- Резникова Ж.И., 2001. Популяции и виды на весах войны и мира. М.: Логос. 272 с.
- Резникова Ж.И., 2003. Новая форма межвидовых отношений у муравьев: гипотеза межвидового социального контроля // Зоол. журн. Т. 82. № 7. С. 816–824.
- Резникова Ж.И., Новгородова Т.А., 1998. Индивидуальное распределение ролей и обмен информацией в рабочих группах муравьев // Успехи современной биологии. Т. 118. № 3. С. 345–356.
- Резникова Ж.И., Дорошева Е.А., 2000. Влияние рыжих лесных муравьев на поведение жужелиц: экспериментальные исследования на индивидуальном уровне // ДАН. Т. 375. № 4. С. 571–573.
- Резникова Ж.И., Пантелеева С.Н., 2001. Взаимодействие муравьев рода *Murgina* и ногохвосток (*Collembola*) как охотников и массовой добычи // ДАН. Т. 380. № 4. С. 567–569.

Бугрова Н.М., Квон Е.З., Синякова Н.А., Ермаков А.А., Бугров А.Г., 2005. Влияние длительности обитания *Formica aquilonia* Yarr. на численность беспозвоночных наземного и травяного ярусов // Материалы XII Всероссийского мирмекологического симпозиума “Муравьи и защита леса”. Новосибирск: Талер-Пресс. С. 202–206.

- Резникова Ж.И., Пантелеева С.Н., 2003. Экспериментальное исследование этологических аспектов хищничества у муравьев // Успехи соврем. биологии. Т. 123. № 3. С. 234–242.
- Резникова Ж.И., Пантелеева С.Н., 2005. Экспериментальное исследование формирования охотничьего поведения в онтогенезе муравьев // ДАН. Т. 401. № 1. С. 1–3.
- Риклефс Р., 1979. Основы общей экологии. М.: Мир. 424 с.
- Рыбалов Л.Б., Рыбалов Г.Л., Россолимо Т.Е., 1998. Взаимоотношения рыжих лесных муравьев и подстилочных хищников в Костомукшском заповеднике // Успехи соврем. биологии. Т. 118. № 3. С. 313–322.
- Сарнов Е.А., 2004. Сравнение защитного поведения жувелиц, обитающих на совместных и отдельных территориях // Тезисы докладов Сибирской зоологической конференции. Новосибирск. С. 368.
- Сейма Ф.А., 1998. Уровни организации и регуляторные механизмы таежных ассоциаций муравьев // Успехи соврем. биол. Т. 118. № 3. С. 265–282.
- Сергеева Т.К., 1982. Метод серологической диагностики питания хищных беспозвоночных для изучения структуры сообщества // Биоиндикация состояния окружающей среды Москвы и Подмосковья. М.: Наука. С. 105–112.
- Сергеева Т.К., 1992. Серологическая диагностика трофических взаимоотношений и распределение ресурсов в ассамблее плотоядных жувелиц // Успехи соврем. биологии. Т. 112. № 3. С. 32–41.
- Сергеева Т.К., Грюнталь С.Ю., 1988. Пищевой рацион и сезонная динамика питания *Pterostichus oblongopunctatus* // Зоол. журн. Т. 67. № 4. С. 548–557.
- Сергеева Т.К., Грюнталь С.Ю., 1990. Связи жувелиц р. *Pterostichus* с пищевыми ресурсами // Зоол. журн. Т. 69. № 3. С. 32–41.
- Слепцова Е.В., Дорошева Е.А., Бугрова Н.М., Новгородова Т.А., 2005. Воздействие переселенных мирмекокомплексов на биоразнообразие беспозвоночных // Материалы XII Всероссийского мирмекологического симпозиума “Муравьи и защита леса”. Новосибирск: Талер-Пресс. С. 124–128.
- Соболева-Докучаева И.И., 1975. Использование серологического метода для определения роли жувелиц в агробиоценозах // Фауна и экология Московской области. М.: Наука. С. 129–137.
- Соболева-Докучаева И.И., 1983. Некоторые особенности пищевой специализации жувелиц при лабораторном содержании // Фауна и экология Московской области. М.: Наука. С. 137–148.
- Суворов А.А., 1987. Влияние муравьев *Formica aquilonia* при разной плотности поселения на распределение подстилочных беспозвоночных // Зоол. журн. Т. 66. № 10. С. 1516–1522.
- Суворов А.А., 1994. Влияние рыжих лесных муравьев на структуру населения подстилочных беспозвоночных ельников Подмосковья // Особенности животного населения почв Московской области. М.: Наука. С. 74–99.
- Шарова И.Х., 1981. Жизненные формы жувелиц. М.: Наука. 360 с.
- Cherix D., Bourne J.D., 1980. A field study on a super-colony of the red wood ants *Formica lugubris* Zett. in relation to other predatory arthropods (spiders, harvestmen and ants) // Revue Suisse Zool. V. 87. № 4. P. 955–973.
- Boer P.J. den, 1987. On the turnover of carabid populations in changing environments // Acta Phithopathol. Entomol. Hung. V. 22. P. 71–83.
- Cherix D., Bourne J.D., 1980. A field study on a super-colony of the red wood ants *Formica lugubris* Zett. in relation to other predatory arthropods (spiders, harvestmen and ants) // Revue Suisse Zool. V. 87. № 4. P. 955–973.
- Gridina T.I., 1990. Influence of between *Formica polyctena* Foerst. (Hymenoptera, Formicidae) in the distribution of predatory arthropods in forest ecosystems // Memor. Zool. Acad. pol. sci. V. 44. P. 21–36.
- Gridina T.I., 1994. Ethological aspects of interrelation between *Formica polyctena* Foerst. (Hymenoptera, Formicidae) and spiders and carabids // Memor. Zool. Acad. pol. sci. V. 48. P. 91–97.
- Hawes C., Stewart A.J.A., Evans H.F., 2002. The impact of woods ants (*Formica rufa*) on the distribution and abundance of ground beetles (Coleoptera: Carabidae) in a Scots pine plantation // Oecologia. V. 131. P. 612–619.
- Halaj J., Ross D.W., Moldenke A.R., 1997. Negative effects of ant foraging on spiders in Douglas-fir canopies // Oecologia. № 109. P. 313–322.
- Hölldobler B., Wilson E.O., 1990. The ants. Cambridge; London: Harvard Univ. Press. 732 p.
- Laakso J., 1999. Short-term effects of wood ants (*Formica aquilonia* Yarr.) on soil animal community structure // Soil Biol. and Biochem. V. 31. P. 337–343.
- Lawton J.H., Beddington J.R., Bonser R., 1974. Switching in invertebrate predators // Ecological Stability. London: Chapman and Hall. P. 141–158.
- Lövei G.L., Sunderland K.D., 1996. Ecology and behaviour of ground beetles (Coleoptera: Carabidae) // Annu. Rev. Entomol. V. 41. P. 231–256.
- Menzel R., Erber J., 1978. Learning and memory in bees // Sci. Amer. V. 231. № 1. P. 80–87.
- Niemela J., 1990. Spatial distribution of carabid beetles in the Southern Finnish taiga: the question of scale // The role of ground beetles in ecological and environmental studies. Andover: Intersept. P. 143–155.
- Reznikova Zh., Dorosheva E., 2004. Impacts of red wood ants *Formica polyctena* on the spatial distribution and behavioral patterns of ground beetles // Pedobiologia. V. 48. P. 15–21.
- Reznikova Zh., Dorosheva E., 2005. Adaptation learning in insects: Facilitation of manipulations with innate behavioural patterns // Proc. XXIX International Ethological Conference. Budapest. P. 184.
- Robinson M.H., 1970. Insect anti-predators adaptations and behaviour of predatory primates // Congr. Latin Zool. V. 2. P. 811–836.
- Rosengren K., 1971. Route fidelity, visual memory and recruitment behavior in foraging wood ants of the genus *Formica* (Hymenoptera, Formicidae) // Acta zoologica fennica. 133 p.
- Tinbergen N., 1951. The Study of Instincts. Oxford: Oxford Univ. Press. P. 430.

Behavioral mechanisms of spatial competition between red wood ants (*Formica aquilonia*) and ground beetles (Carabidae)

© 2005 г. Е. А. Dorosheva, Z. I. Reznikova¹

*Institute for Animal Systematic and Ecology, Novosibirsk State University
ul. Frunze, 11, Novosibirsk 63009, Russia*

¹ e-mail: zhanna@rezhikova.net

Behavioral aspects of spatial competition between red wood ants (*Formica aquilonia*) and six mass species of Carabidae were studied in field and laboratory experiments. We showed that red wood ants essentially influence spatial distribution of ground beetles on their common territories. Transplantation experiments suggest that in newly established and settlements stronger forms of interrelations arise than in old stable colony. To examine the ability of beetles to avoid collisions with ants we used two experimental techniques. In laboratory, we tested carabids ability to avoid a clash in a Y-shaped labyrinth containing an active tethered ant in one section. In field experiments we compared quantitative characteristics of movements (such as crookedness of individual trajectories, speed of movement, the time spent on stops) for beetles placed close to ants foraging routes and on ant-free plots. All beetles studied displayed a clear tendency to learn, that is, to modify their behavior in order to avoid collisions with ants. Species that exhibited best parameters of learning were closer to ants by their size and characteristic movement, namely, *Pterostichus oblogopunctatus* and *P. magus*. Beetles' stereotyped behavioral tactics can be considered universal for avoiding collisions with any subject (for instance, with an ant) of a certain size speed of movements. A set of tactics in the labyrinth included: (1) attempts to round the ant; (2) turns away after touching the ant with antennae; (3) turns away without a contact; (4) avoidances of a dangerous section; (5) stops near the ant with kegs antennae hidden. Comparing pairwise difference between four species shows that beetles use species-specific preference for definite combinations of tactics. Effective learning allows carabids penetration into ant foraging territory and partly avoidance of interference competition. It seems that red wood ants are not inclined to learn to avoid collisions with competing carabid species. Instead, they recognize an "enemy's image" and selectively attack relatively small predatory carabids rather than herbivorous species. Experiments with dummy beetles suggest that ants react for several hierarchically organized key characteristics of competitors such as speed of movement, dark color, bilateral symmetry, protuberances (legs, antennae), and smell. Among "professional" groups in ant family, guards and hunters react to beetles aggressively, whereas aphid tenders ignore them. Sophisticated combination of flexible and innate behavioral patterns enables insects to share territories and interact in the mode of relatively mild, spatial, competition instead of predation. Eliciting sets of hierarchically organized features of competitors that govern adjustment of spatial distribution in insects' community enable us to integrate ideas of classic and cognitive ethology.