

ВЛИЯНИЕ РЫЖИХ ЛЕСНЫХ МУРАВЬЕВ НА ПОВЕДЕНИЕ ЖУЖЕЛИЦ: ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ НА ИНДИВИДУАЛЬНОМ УРОВНЕ

© 2000 г. Ж. И. Резникова, Е. А. Дорошева

Представлено академиком В.К. Шумным 21.03.2000 г.

Поступило 21.03.2000 г.

Известно, что рыжие лесные муравьи оказывают существенное влияние на население беспозвоночных не только как активные хищники, но и как топические конкуренты хищных герпетобионтов, таких, как пауки и различные виды жуков. Пространственное распределение этих животных в значительной мере определяется расположением муравейников и сетью фуражировочных дорог, пронизывающих муравьиные территории [1–4]. Жужелицы обладают широкими пищевыми спектрами, высокой подвижностью и весьма гибким поведением [5–7]. Можно полагать, что они способны оперативно реагировать на воздействие со стороны муравьев, тем более, что смертность у особей, хотя бы раз укушенных муравьями, существенно выше, чем у интактных [8]. Однако до сих пор поведенческим аспектам взаимодействия жужелиц с муравьями были посвящены лишь лабораторные эксперименты Т.И. Гридиной [9], выполненные на генерализованном уровне описания поведения и не позволяющие выявить специфику реакций избегания опасности у этих насекомых по сравнению с другими хищными герпетобионтами.

В работе представлены результаты полевых экспериментов с фиксированием траекторий перемещения меченых жуков, а также лабораторных опытов, в которых муравьи и жужелицы взаимодействовали в лабиринтах. Впервые на основе изучения индивидуальных реакций насекомых показано, что не только муравьи, но и жуки используют специфические стратегии поведения для взаимодействия с конкурентами и способны обучаться избеганию столкновений.

Организация экспериментов. Исследования проводили в 1996–1998 гг. Полевые опыты осуществляли на территории колонии *Formica polyctena* в ле-

сопарковой зоне Новосибирского Академгородка. Пространственное распределение жуков на территории муравьев исследовалось в 10-дневных учетах с помощью 30 почвенных ловушек Барбера, расположенных вблизи муравейников и дорог муравьев (зона I), в средней (II) и в периферийной (III) зонах колонии. В лабораторных опытах использовали двухальтернативные лабиринты: в одном из отсеков на тонкой нитке был привязан муравей, нападающий на жука в случаях его приближения. Для контроля жука тестировали в лабиринте без муравья. Сравнивали соотношения элементов поведения 145 жуков. Для того чтобы исследовать, могут ли жужелицы научиться избегать опасности или находить убежище, использовали лабиринты с электродами в обоих отсеках, на один из которых подавался ток слабого напряжения (тестировали 9 особей трех видов), а также лабиринты только с положительным стимулом, т.е. с возможностью получить убежище (16 особей шести видов). В полевых опытах 38 особей трех видов выпускали по 5 раз (с перерывами по полчаса) вблизи дорог муравьев. Траектории их передвижения (всего 380) наносили на карту участка и отмечали их реакции при встречах с муравьями. Сопоставляли коэффициенты извилистости траекторий (*КИ*), т.е. отношение расстояния от начальной до конечной точки к общей длине пробега (подробно см. [10]), а также скорости движения. Контроль был получен на участках со сходным субстратом вне влияния муравьев.

Распределение жужелиц на территории муравьев как основа топической конкуренции. На территории муравьев выявлено 3 вида жужелиц-миксофитофагов (*Amara nitida*, *Harpalus smaragdinus*, *H. rugosus*) и 4 хищных вида (*Pterostichus magus*, *P. niger*, *P. oblongopunctatus*, *Carabus regalis*), из которых только последний (самый крупный вид) проникает в зону I. Большинство особей всех видов собрано в ловушки, находящиеся на периферии колонии муравьев. Так, суммарная численность двух видов *Pterostichus* составляла в зоне III 38 экз./10 ловушкосуток, в зоне II – 5,2, а в зоне I они не встречались. Для *C. regalis* это соотноше-

ние соответственно 1.5, 1.0 и 0.33, для *A. nitida* – 0.5, 0.06 и 0 экз./10 ловушкосуток. При этом 40% особей *C. regalis*, 33% жуков рода *Harpalus* и 67% особей *A. nitida* попадались в ловушки в периоды суток, совпадающие с периодами активности муравьев. Жужелицы рода *Pterostichus* оказались преимущественно ночными, но их общая численность была столь высока, что доля жуков, активных в дневное время на территории колонии, превышала число остальных видов. Таким образом, в исследуемой колонии муравьи, по-видимому, также оттесняют жужелиц на периферию своей территории, как и в ситуациях, исследованных ранее [1–4].

Особенности поведения жужелиц, позволяющие им избегать встреч с муравьями. Обучаемость жуков в простых лабиринтах оказалась весьма высокой, но разнообразие поведения обнаружилось лишь при взаимодействии с муравьями. В опытах с использованием ударов тока жуки не избегали опасного отсека, но, зайдя в него, они уже после второго воздействия разворачивались назад перед электродами: *C. regalis* в 89%, *P. magus* в 92%, а *P. niger* в 100% тестов. В случае положительного стимула все особи со второго тестирования посещали отсек, содержащий убежище, в 4–6 раз чаще, чем альтернативный. При встречах с муравьем после 1–2 конфликтов часть жуков обучалась их избегать, т.е. они либо переставали посещать отсек с муравьем, либо изменяли свое поведение, приближаясь к источнику опасности. Таких “обучаемых” особей было 14 из 31 *C. regalis*, 32 из 52 *P. magus*, 9 из 20 *P. niger* и 30 из 42 *P. oblongopunctatus*. Предварительные опыты с растительнойядными Атага позволяли предположить, что эти жуки, в отличие от хищных, не способны обучиться избегать муравьев. Для “обучаемых” жуков мы выделили следующие тактики: 1) попытка обойти муравья; 2) поворот прочь после касания антеннами; 3) поворот на расстояние от муравья не менее 1 см; 4) избегание отсека с муравьем; 5) остановка и принятие наименее уязвимой позы. У крупных видов (*C. regalis*, *P. niger*) почти нет стремления обогнуть муравья, как это делают мелкие *C. regalis* и *P. oblongopunctatus*. В природе такое поведение эффективно, но в лабиринте его преимущество утрачивается и у жуков резко снижается доля тактики “1” за счет увеличения доли “2” и “3” и появления “4” и “5”. Чем меньше размер жужелицы (и чем более она приближается к размеру муравья), тем больше особей данного вида демонстрируют наличие каких-либо способов избегания конфликта. Сравнение долей особей *C. regalis*, *P. niger*, *P. magus* и *P. oblongopunctatus*, применяющих различные тактики, выявило с помощью *t*-критерия Стьюдента видоспецифический характер распределения предпочитаемых тактик, т.е. достоверные отличия в их наборах, за исключением тактики “3”, к которой прибегал

примерно одинаковый процент особей каждого вида. Видимо, речь идет именно о видовой специфике поведения, а не об особенностях жизненных форм, так как, например, *P. magus* и *P. oblongopunctatus* принадлежат к одной жизненной форме зоофагов-стратобионтов [11]. Впервые выявленные нами антеннальные контакты насекомых позволяют думать, что муравьи и мелкие жуки опознают друг друга как специфические объекты (подобно собакам и кошкам, см. [12]).

В полевых опытах мы наблюдали существенные изменения в характере движения жужелиц на участках с высокой динамической плотностью муравьев. Различия между видами заключались в увеличении по сравнению с контролем числа поворотов (т.е. уменьшении *КИ* траекторий), скорости движения и числа остановок. Наименьшее изменение среднего значения *КИ* (от 0.85 до 0.77) происходило у крупных *C. regalis*, которые не уклонялись от муравьев, а пересекали их дороги за счет высокой скорости и большей по сравнению с остальными видами защищенности тела. Более значительно *КИ* менялся у более мелких *P. oblongopunctatus* (от 0.84 до 0.57) и *P. magus* (от 0.87 до 0.62). Средняя скорость движения у *C. regalis* возрастала с 7.1 ± 5.3 до 16.3 ± 3.6 см/с; у *P. oblongopunctatus* – с 4.8 ± 3.5 до 11.7 ± 5.4 см/с. Доля времени, затрачиваемого на остановки, уменьшилась по сравнению с контролем с 11.5 до 5% для *P. oblongopunctatus*, а жуки вида *C. regalis* просто перестали останавливаться. У *P. magus* среднее время остановок, напротив, возросло с 27.5 до 38%, так как эти жуки избегали опасности, замирая на месте с поджатыми антеннами и ногами. Такая тактика, однако, может спасти жука лишь при небольшой численности муравьев на участке. Оптимальным поведением “перехода через дорогу” оказалось для *Carabus* увеличение скорости, а для *Pterostichus* – сочетание увеличения скорости с огибанием муравьев и резкими разворотами. При таком поведении жуки получали не более 2 укусов в 5 тестах, те же из них, которые не изменяли поведения, – до 6 укусов. Таким образом, лабильность поведенческих реакций и использование индивидуального опыта могут реально помочь хищным жужелицам избегать столкновений с муравьями.

Работа поддержана грантами Российского фонда фундаментальных исследований (99–04–49713) и “Университеты России” (991–049).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Cherix D., Bourne J.D. // Rev. suisse zool. 1980. V. 87. P. 955–973.
2. Savoläinen R., Vepsäläinen K., Wuorenrinne H. // Oekologia. 1989. V. 81. P. 481–486.
3. Суворов А.А. Особенности животного населения почв Московской области. М.: Наука, 1994. 74 с.

4. Рыбалов Л.Б., Рыбалов Г.Л., Россолимо Т.Е. // Успехи соврем. биологии. 1998. Т. 118. № 3. С. 313–322.
5. Сергеева Т.К. Трофические отношения, структура и механизмы устойчивости сообществ хищных беспозвоночных. Автореф. докт. дис. М., 1994.
6. Lövei G.L., Sanderland K.D. // Ann. Rev. Entomol. 1996. V. 1. № 41. P. 231–256.
7. Грюнталь С.Ю. // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1998. Т. 103. В. 3. С. 25–33.
8. Kolbe W. // Entomol. Z. 1969. № 7. S. 269–280.
9. Gridina T.I. // Memor. Zool. Acad. pol. sci. 1994. V. 48. P. 91–97.
10. Резникова Ж.И. Межвидовые отношения у муравьев. Новосибирск: Наука, 1983. 270 с.
11. Шарова И.Х. Жизненные формулы жужелиц (Coleoptera, Carabidae). М.: Наука, 1981. 310 с.
12. Reznikova Zh., Novgorodova T., Dorosheva E. In: Proc. Annual Meeting of the European Sociobiological Society. M.: Russian State Univ. for Human, 1998. P. 18–19.