

УДК 595.796:591.5

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ ЭТОЛОГИЧЕСКИХ МЕХАНИЗМОВ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ РЫЖИХ ЛЕСНЫХ МУРАВЬЕВ И ЖУЖЕЛИЦ

© 2006 г. Е. А. Дорошева, Ж. И. Резникова

Институт систематики и экологии животных СО РАН, Новосибирск 630091

Новосибирский государственный университет, Новосибирск 630090

Поступила в редакцию 30.11.2004 г.

Поведенческие механизмы регуляции конкурентных взаимоотношений рыжих лесных муравьев и жужелиц исследованы путем инициирования столкновений насекомых с живыми конкурентами и их моляжами. Выявлены различия в поведенческих стереотипах членов разных функциональных групп в семье муравьев ("охранники", "охотники", "сборщики пади") по отношению к разным трофическим группам жужелиц (хищники, миксофитофаги). Муравьи избирательно реагируют на такие признаки конкурентов, как темная окраска, наличие "выростов" (конечности, антенны), симметрия тела, скорость движения, запах. Экспериментально показано, что жужелицы обучаются избегать индивидуальных столкновений с активными муравьями. Запах материала муравейника привлекает жужелиц, мертвые муравьи используются в пищу. По-видимому, накопление индивидуального опыта позволяет жукам использовать пищевые ресурсы на территориях, контролируемых муравьями.

Известно, что рыжие лесные муравьи существенно влияют 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, 1994; Рыболов и др., 1998; Cherix and Bouček, 1980; Hawes et al., 2002). Среди хищных беспозвоночных, взаимодействующих с муравьями, жужелицы обладают широкими пищевыми спектрами, высокой подвижностью и весьма гибким поведением (Сергеева, 1992; Niemela, 1990; Lovei, Sunderland, 1996). Воздействие муравьев на жужелиц весьма существенно: экспериментально показано, что смертность у особей, хотя бы раз укушенных муравьями, много выше, чем у интактных (Kolbe, 1969).

Этологические механизмы конкурентных взаимоотношений мало исследованы не только для хищных герпетобионтов, но и для беспозвоночных животных в целом. Поведенческие аспекты взаимодействия жужелиц с муравьями одной из первых исследовала Гридина (Gridina, 1990, 1994), которая в лабораторных экспериментах выявила отчетливую тенденцию избегания жуками муравьев. Однако генерализованный уровень описания поведенческих реакций не позволял уловить видовую специфику поведения при столкновениях. В наших полевых и лабораторных экспериментах

было выяснено, что при взаимодействии с рыжими лесными муравьями жужелицы используют набор тактических приемов, среди которых есть как универсальные (неизменные в пределах группы исследованных видов), так и видоспецифические. Единичных стычек с муравьями достаточно для "включения" поведенческих схем, позволяющих жукам впредь избегать конфликтов на потенциально опасных территориях (Дорошева, 1999; Резникова, Дорошева, 2000; Reznikova, Dorosheva, 2004).

Можно полагать, что при взаимодействии муравьев и жужелиц происходит взаимное обучение, приводящее к "мирному" перераспределению потоков насекомых на территориях совместного обитания. Для проверки этой гипотезы необходимо изучение межвидовой коммуникации, 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 изучена (Резникова, 2001).

В данной работе поведенческие механизмы регуляции конкурентных взаимоотношений исследовали путем инициирования столкновений насекомых с живыми конкурентами и их моляжами. Выясняли различия в поведенческих стереотипах членов разных функциональных групп в семье муравьев (охранники, фуражиры, сборщики пади) по отношению к разным трофическим группам жужелиц (хищники, миксофитофаги). Про-

веряли избирательность реакций муравьев на различные внешние признаки потенциальных конкурентов. Исследовалась роль индивидуального опыта у жуков в формировании реакции избегания столкновений с муравьями. Наряду с избеганием активных муравьев как конкурентов проверялось предположение о привлекательности для жужелиц муравьев в качестве пищевых объектов.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Объекты исследования

Исследования проводились в 2000–2003 гг. в лесопарковой зоне Новосибирского Академгородка. Полевые эксперименты проводили на территории колонии *Formica aquilonia* (Yarrow). Тестируали муравьев *F. aquilonia* и шесть видов жужелиц, различающихся по размерам и экологическим характеристикам: активные хищники *Carabus regalis* (F.-W.), *Pterostichus melanarius* (Ill.), *P. magus* (Esch.) (наиболее многочисленный вид на территории, заселенной муравьями), *P. oblongopunctatus* (F.); миксофитофаги с преобладанием, соответственно, животного и растительного питания *Harpalus smaragdinus* (Duft.) и *Amara nitida* (Sturm). Жуков предварительно отлавливали с помощью банок-ловушек и собирали вручную на территории колонии муравьев.

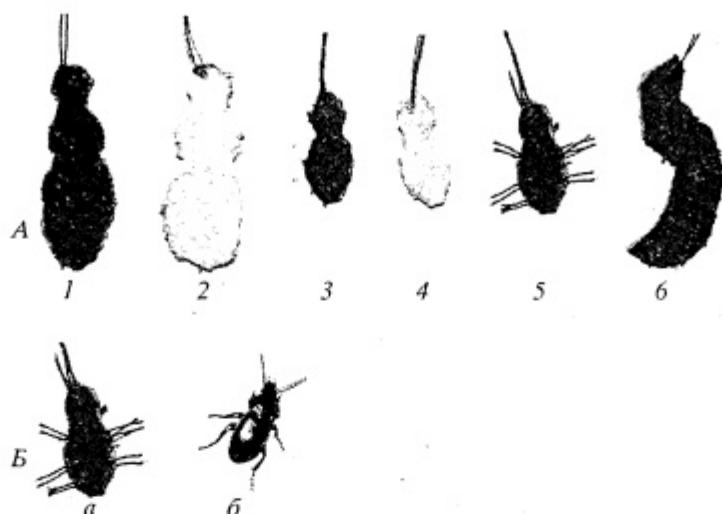
Для проведения лабораторных экспериментов отбирали несколько групп муравьев. В одном ряду тестов муравьи были ранжированы по степени агрессивности (см.: Резникова, Новгородова, 1998), в другом использовались члены разных функциональных групп в семье. Для первой серии опытов в начальных участках фуражировочных дорог (1–2 м от выхода с пригнездовой территории крупных муравейников) отбирали муравьев, по-разному реагирующих на пронесенную над ними препаровальную иглу. Выделяли 4 группы по степени агрессивности: 1. "мертвой хваткой" вцепляющихся в приближающуюся к ним препаровальную иглу; 2. кусающих иглу; 3. игнорирующих иглу и продолжающих свое движение; 4. изменяющих направление движения, чтобы удалиться от иглы. Для второй группы экспериментов (сравнения реакций на жужелиц у представителей разных функциональных групп) отбирали "охранников", активных фуражиров ("охотников") и сборщиков пади. "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. Сборщиков пади отбирали на стволах деревьев при транспортировке ими пади в муравейник после посещения колонии тлей.

Для исследования реакции жужелиц на мертвых муравьев последних умерщвляли в чашках Петри однократным и быстрым термическим воздействием и затем охлаждали.

Исследование избирательности муравьев по отношению к разным видам жужелиц

Исследовали, реагируют ли муравьи избирательно на жуков разных видов, или 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 с подсчитывали число напавших на жука муравьев. Наблюдения проводили на начальных участках дорог, на выходе из пригнездовой территории, 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). На арену помещали муравья, затем, в противоположный угол арены, жука. С момента помещения жужелицы, в течение 5 мин регистрировали 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 (Н), по отношению к общему числу контактов жуков и муравьев (К). Например, если за время одного сеанса муравей и жук встречались 6 раз, и муравей нападал на жука при 4 встречах из 6, то значение показателя Н/К для этого сеанса: 66.7%. Для участия в тестах мы отбирали с фуражировочных дорог муравьев, относящихся по степени агрессивности к группе 2. Предварительное тестирование жуков тех же шести видов, которые использовались и в полевых опытах, показало, что в целом данные лабораторных и полевых экспериментов дают сходные результаты. Исключение составляет *C. regalis*: жуки этого вида подвергались максимальному количеству нападений муравьев на дорогах и наименьшему – на аренах, что объясняется быстрым перемещением жуков на дорогах муравьев, в то время как на аренах они надолго замирают, оставаясь неподвижными и во время контактов с муравьями. Протестировано по 20 особей каждого из 5 остальных видов жужелиц. Достоверность различий в количестве муравьев, нападавших на жужелиц на дорогах, для каждой пары видов сравнивали с помощью критерия Стьюдента. Степень агрессивности муравьев по отношению к разным видам жужелиц в лабораторных экспери-



А – муляжи, предлагаемые муравьям на фуражировочной дороге; с симметричными контурами: 1 – темно-бурый, длиной 3 см; 2 – белый, длиной 3 см; 3 – темно-бурый, длиной 1.5 см; 4 – белый, длиной 1.5 см; 5 – темно-бурый, длиной 1.5 см, несущий "ноги" и "антенны" из черных ниток; с несимметричными контурами: 6 – темно-бурый, длиной 3 см. Б – муляж жука (а) и *Pterostichus magus* (б).

ментах оценивали путем сравнения долей Н/К для каждой пары видов жужелиц с помощью критерия χ^2 .

Описание поведенческих реакций насекомых при столкновении

Наблюдали за попарным взаимодействием жуков *P. magus* и муравьев на лабораторных аренах. Для детального выявления спектра поведенческих реакций тестировали муравьев, различающихся по степени агрессивности (по 10 особей каждой из 4-х групп, отобранных по описанной выше методике). Протоколировали все поведенческие реакции муравьев и жуков. Жужелиц, умертвивших муравья при первом контакте, тестировали повторно через час. Всего проведено 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, сборщиков пади и жуков *P. magus*. Протестировано по 20 муравьев каждой функциональной группы (60 сеансов по 5 мин).

Выявление ключевых признаков, по которым муравьи могут распознавать жуков

Схема экспериментов с использованием моделей, имитирующих и (или) подчеркивающих различные 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, изготовленные из замши муляжи, имитирующие отдельные признаки жуков. Использовали пять симметричных и один несимметричный муляж. Симметричные муляжи (I) по контуру повторяли очертания тела жука и включали следующие варианты: (1) темно-бурый, длиной 3 см; (2) белый, длиной 3 см; (3) темно-бурый, длиной 1.5 см; (4) белый, длиной 1.5 см; (5) темно-бурый, длиной 1.5 см, несущий "ноги" и "антенны" из черных ниток. Муляж с несимметричными контурами (II) был темно-бурым, длиной 3 см (6) (рисунок А, Б). Проводилось по 20 испытаний каждого неподвижного муляжа, выложенного на фуражировочную дорогу, и по 20 – тех же муляжей, но подвижных, передвигаемых с помощью нитки (всего 240 испытаний). На фуражировочные дороги помещали также мертвых жуков *P. magus* с конечностями и антеннами (7) и без них (8); живого жука *C. regalis*, окрашенного в белый цвет (9); жуков *C. regalis*, завернутых в темную ткань (10), в белую ткань (11) и шарики из тех тканей сходного размера (12, 13). В каждом из 13 тестов в течение 1 мин подсчитывали количество муравьев, проявляющих интерес к муляжу (исследующих, кусающих, пытающихся тащить).

Достоверность различий в привлекательности для муравьев разных объектов для муляжей из замши, различавшихся серией признаков, определяли с помощью теста множественного сравнения Шеффе (Поллард, 1982); для остальных муляжей, которые сравнивались попарно, – с помощью критерия Стьюдента. Выбор статистических критериев определяли разным подходом к планированию экспериментов. В первом ряду (муляжи из

замши) при испытаниях последовательно добавляли по одному потенциально значимому для муравьев признаку (цвет, размер, наличие конечностей). Во втором ряду попарно сравнивались муляжи, отличающиеся каким-либо признаком (например, есть или нет запах у шариков из ткани), и при этом сравниваемая пара сразу по многим признакам отличалась от других муляжей.

Проверка гипотезы о привлекательности для жужелиц муравьев как пищевых объектов

Исследовали реакцию жужелиц на запах живых и мертвых муравьев. На участке, заселенном *F. aquilonia*, размещали банки-ловушки, содержащие: (1) мертвых *F. aquilonia* (30 муравьев в ловушке), (2) материал с купола муравейника (без муравьев) и (3) лесную подстилку, равную по объему материалу с купола муравейника. Экспонировались 30 банок-ловушек, размещенных в шесть линий, с расстоянием между ловушками 10 м, трижды по двое суток в середине июня. Количество жужелиц, собранных в ловушки с подстилкой и отражающее их фоновую динамическую плотность на участке, сравнивалось с числом жуков, отловленных в ловушки с мертвыми муравьями и материалом муравейника. В том случае, если запах муравьев отпугивает жужелиц, второй показатель должен оказаться меньше, если привлекает — больше. Для того чтобы уточнить, относится ли реакция жуков к определенному виду муравьев, или это генерализованная реакция, во второй серии учетов на том же участке экспонировали банки-ловушки с мертвыми муравьями *F. pratensis* из степного биоценоза, с которыми жужелицы на этом участке встречаться не могли (вариант 1). Для сравнения использовали банки-ловушки с мертвыми *F. aquilonia* (вариант 2), а для контроля — пустые (вариант 3). 30 банок-ловушек, размещенных по той же схеме, что и в первой серии опытов, экспонировали 3 раза по двое суток. Учитывали количество попавших в ловушки жужелиц. В обеих сериях экспериментов достоверность различий в количестве жужелиц, собранных в ловушки (варианты 1, 2, 3) определяли с помощью критерия Стьюдента.

В лабораторных опытах исследовали способность жужелиц охотиться на живых муравьев и питаться мертвыми муравьями. Жужелицам *P. magus*, ранее встречавшимся с муравьями на лабораторных аrenaх и выдержаным три дня без пищи (им предоставляли только воду), предлагали мертвых (20 жукам) и живых (также 20 жукам) муравьев. Каждого жука и муравья (3 живых или 3 мертвых) сутки содержали в стакане с влажной лесной подстилкой, закрытом крышкой с мелкими отверстиями для циркуляции воздуха. Тестированием с помощью препаровальной иглы отбирали наименее агрессивных мура-

вьев (3–4), чтобы исключить возможность гибели муравьев в результате их нападения на жука. В опыте, проведенном по той же схеме, жукам *C. regalis*, отловленным банками-ловушками и голодавшим три дня, предлагали: пяти особям — живых муравьев, и пяти — мертвых муравьев.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Поведение насекомых при столкновениях

Протоколирование реакций жуков *P. magus* и муравьев при столкновениях позволило выделить повторяющиеся поведенческие приемы муравьев при столкновении с жуками (которые мы называем поведенческими тактиками), и наоборот, повторяющиеся поведенческие приемы жуков при столкновениях с муравьями.

У муравьев при столкновении с жужелицами проявляются следующие поведенческие тактики: I. "мертвая хватка" (муравей хватает и не отпускает жука); II. "продолжительные" нападения (нападения муравья продолжительностью 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 и ускоряет его во время контакта с жуком или непосредственно перед ним, для избежания столкновения).

У жуков выделены следующие тактики при взаимодействии с муравьями:

A. До непосредственного контакта с муравьем: 1. отсутствие изменений направления и скорости движения при виде муравья (жука не избегает прямого контакта); 2. изменение направления и ускорение движения, что приводит к избеганию столкновения; 3. остановка (часто позволяющая избежать столкновения).

B. Во время контакта с муравьем: 1. жук ускоряет движение, пробегая мимо муравья; 2. останавливается в наименее уязвимой позе (с плотно прижатыми к телу ногами и антеннами); 3. участвует в "агрессивном" столкновении.

Отмечали изменение поведения жука на протяжении сеанса (после одного или нескольких контактов с муравьем) и сопоставляли с поведенческой тактикой муравья. Каждый муравей и каждый жук во время сеанса взаимодействия обычно использовали несколько тактик. Для того чтобы выявить, как поведение муравья влияет на формирование у жука поведения, направленного на избегание конфликта, мы выделяли доминирующую тактику муравья. Доминирующей мы считали тактику, применяемую муравьем более, чем при 50% встреч. Например, если на протяжении 5-минутного сеанса муравей и жук

встречались 11 раз, и муравей при семи встречах с жужелицей применял тактику 2, при трех — тактику 1 и один раз — тактику 3, то в этом случае доминирующей тактикой мы считали тактику 2. В случае, если соотношение двух тактик было близко к 50%, мы считали, что муравей применяет обе тактики. Анализ данных показал, что такая ситуация встречается только для тактик 4 и 5.

В ходе испытаний, после нескольких контактов с муравьем (1–4), в поведении многих жуков появлялись тактики, направленные на избегание таких столкновений (т.е. изменение направления и ускорение движения или остановка до контакта с муравьем), или увеличивалась частота их проявления по сравнению с началом сеанса. Это позволяло им 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". 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. Это проявлялось с первой же встречи при тестировании с другим муравьем. Среди 18 жужелиц, которые контактировали с нападавшими на них, а затем убегавшими муравьями, избегать таких контактов начали более половины особей (табл. 1). Примечательно, что ни один из 12 жуков, взаимодействовавших с безразличными к ним или избегающими контакта муравьями, не изменил своего поведения в течение всего сеанса.

Избирательность муравьев по отношению к жужелицам и к объектам с ключевыми признаками жужелиц

В лабораторных экспериментах доля нападений муравья на жужелицу, по отношению к общему числу контактов насекомых, оказалась самой высокой для ситуаций столкновений муравьев с жуками трех хищных видов *Pterostichus*, по размеру сопоставимых с муравьями. Достоверных различий между агрессивностью реакций муравьев на жуков трех разных видов не обнаружено (табл. 2, 3). Показатели агрессивности муравьев по отношению к жукам достоверно ниже при столкновениях муравьев с миксифофафагами *A. nitida* и *H. smaragdinus*.

В полевых опытах на фуражировочных дорогах муравьев максимальному количеству нападений подвергался *C. regalis*, затем — *P. magus*, а минимальному количеству нападений — *A. nitida* (табл. 2, 4). Достоверные различия выявлены между реакциями муравьев на жужелиц *C. regalis*,

Таблица 1. Частота "включения" у жужелиц тактик избегания муравьев в зависимости от доминирующей тактики муравья

Показатель	Поведенческая 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; IV, V* — тактики, поровну представленные в поведении особей.

Таблица 2. Показатели агрессивности муравьев по отношению к жужелицам разных видов

Вид	Нападения муравьев на жука (n = 20)	
	на арене *	на дорогах **
<i>Pterostichus 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>Carabus regalis</i>	0.18 ± 0.13	26.9 ± 3.3
<i>Amara nitida</i>	0.29 ± 0.08	4.0 ± 1.1
<i>Harpalus smaragdinus</i>	0.32 ± 0.10	7.3 ± 1.3

Примечания. * — доля нападений муравья на жука по отношению к общему числу контактов насекомых при взаимодействии на лабораторных аренах, ** — число муравьев, нападавших на жука на фуражировочной дороге.

P. magus, *A. nitida* и видами: *P. melanarius*, *P. oblongopunctatus*, *H. smaragdinus* (на три последних вида в течение минуты нападало одинаковое количество муравьев, но отличное от числа муравьев, нападавших на остальные виды). Наблюдали ряд непосредственных антеннальных контактов жуков с муравьями: у *H. smaragdinus* — 7 на 132 встречи, а у *A. nitida* — 5 на 117 встреч.

В лабораторных экспериментах проявились существенные различия в реакциях на жуков у муравьев, принадлежащих разным функциональным группам в семье. Охотники и охранники почти с одинаковой частотой нападали на жужелиц (в 50 ± 12% и 55 ± 16% случаев, соответственно): сборщики пади нападали лишь в единичных случаях (0.23 ± 0.10%). Распределение поведенческих тактик по отношению к жукам среди охотников и охранников оказалось сходным, тогда как

Таблица 3. Достоверность различий в агрессивности муравьев по отношению к разным видам жужелиц на аренах (χ^2)

Вид	1	2	3	4	5	6
1	#	0.93	0.9	18.8**	28.3**	28.8**
2	0.93	#	1.6	19.6**	25.6**	25.7**
3	0.90	1.6	#	12.1**	12.4**	12.4**
4	18.8**	19.6**	12.1**	#	6.5*	6.6**
5	28.3**	25.6**	12.4**	6.5*	#	1.9
6	28.8**	25.7**	12.4**	6.6**	1.9	#

Примечания. 1 – *Pterostichus magus*; 2 – *P. melanarius*; 3 – *P. oblongopunctatus*; 4 – *Carabus regalis*; 5 – *Amara nitida*; 6 – *Harpalus smaragdinus*; нумерация видов в столбцах таблицы соответствует строкам таблицы; жирным шрифтом выделены достоверные различия между показателями агрессивности муравьев к соответствующей паре видов жужелиц – долями нападений муравьев на жуков по отношению к общему числу контактов.

* $p < 0.05$.

** $p < 0.01$.

Таблица 4. Достоверность различий между реакциями муравьев на разные виды жужелиц на фуражировочных дорогах (*t*-критерий Стьюдента)

Вид	1	2	3	4	5	6
1	#	-2.3**	-2.7*	8.1**	-6.0**	-3.2**
2	2.3**	#	-0.2	9.9**	-2.9**	-0.3
3	2.7*	0.19	#	10.9**	-4.5**	-0.7
4	-8.1**	-9.9**	-10.9**	#	-13.6**	-11.6**
5	6.0**	2.9**	4.5**	13.6**	#	4.1**
6	3.2**	0.3	0.7	11.6**	-4.1**	#

Примечания. Нумерация видов в столбцах таблицы соответствует строкам таблицы (см. табл. 3); жирным шрифтом выделены достоверные различия между количеством муравьев, нападавших на жуков на фуражировочной дороге, для соответствующей пары видов жужелиц.

* $p < 0.05$.

** $p < 0.01$.

поведение сборщиков пади отличалось: так, ни один из сборщиков пади не применял тактику "мертвой хватки", более половины из них преимущественно избегали контакта с жуками (табл. 5).

Таблица 5. Распределение муравьев, характеризующихся поведенческими тактиками I–V и принадлежащих к разным функциональным группам

Число муравьев (из 20), в поведенческом репертуаре которых доминировала данная тактика	Функциональная группа	I	II	III	IV	V	IV, V*
		Охотники	3	9	2	0	1
	Охранники	4	2	11	1	1	1
	Сборщики пади	0	1	6	2	7	4

Примечание. I–IV, V – см. табл. 1.

Предъявление на фуражировочных дорогах муляжей, различающихся по отдельным признакам, позволило выявить следующие тенденции (см. табл. 6, 7). Окраска и движение явно повышали привлекательность муляжей, а размер по-разному оказывался на реакциях муравьев. Если муляжи были темными и неподвижными, то крупные муляжи в большей степени привлекали внимание муравьев, чем мелкие; если же муляжи были подвижными, то более привлекательными оказывались 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 неподвижного, так и подвижного муляжа. Муравьи пыталиськусать "конечности" или нить, с помощью которой перемещали муляжи. Остальные муляжи (т.е. которые не несли "конечностей") муравьи только исследовали, в течение 1–3 с. Значимой оказалось присутствие или отсутствие двусторонней симметрии. Асимметричные муляжи оказались менее привлекательными, чем симметричные муляжи такого же размера.

Мертвый жук (неподвижный объект), как с конечностями и антennами, так и без них, оказался весьма привлекательным для муравьев (24.4 ± 1.8 и 25.2 ± 2.2 нападающих особей за минуту). 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 муравьев за 1 мин и 26.9 ± 3.3 , соответственно; $p < 0.01$). Муравьи проявляли больший интерес к *C. regalis*, завернутому в темную ткань (то есть темному шарику с запахом жужелицы), чем к шарику сходного размера из той же ткани без жука внутри (15.8 ± 1.4 и 6.7 ± 1.1 особей, 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.

Таблица 6. Число муравьев, проявивших интерес к разным муляжам (среднее для 20 опытов продолжительностью 1 мин)

Муляж	Характеристики муляжа					
	1(I)	2(I)	3(I)	4(I)	5(I)	6(II)
Передвигаемый	27.5 ± 2.5	7.3 ± 1.5	30.1 ± 2.0	6.9 ± 1.2	34.3 ± 2.1	5.0 ± 1.5
Неподвижный	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 муляжи: 1 – бурый, длиной 3 см; 2 – белый, длиной 3 см; 3 – бурый, длиной 1.5 см; 4 – белый, длиной 1.5 см; 5 – бурый, длиной 1.5 см, с “ногами” и “антеннами”; II – несимметричный: 6 – бурый, длиной 3 см.

Таблица 7. Достоверность различий в предпочтении муравьями разных муляжей (тест множественных сравнений Шеффе)

№	1a	1б	2а	2б	3а	3б	4а	4б	5а	5б	6а	6б
1a	#	0.97	<0.01	<0.01	0.47	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01
1б	0.97	#	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01
2а	<0.01	<0.01	#	0.36	<0.01	0.04	1.00	0.27	<0.01	<0.01	0.98	0.67
2б	<0.01	<0.01	0.36	#	<0.01	<0.01	0.54	1.00	<0.01	<0.01	0.99	1.00
3а	0.47	<0.01	<0.01	<0.01	#	<0.01	<0.01	<0.01	0.38	<0.01	<0.01	<0.01
3б	<0.01	<0.01	0.04	<0.01	<0.01	#	0.02	<0.01	<0.01	0.93	<0.01	<0.01
4а	<0.01	<0.01	1.00	0.54	<0.01	0.02	#	0.43	<0.01	<0.01	0.99	0.82
4б	<0.01	<0.01	0.27	1.00	<0.01	<0.01	0.43	#	<0.01	<0.01	0.98	1.00
5а	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	0.38	<0.01	<0.01	<0.01	#	<0.01	<0.01	<0.01
5б	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	0.94	<0.01	<0.01	<0.01	#	<0.01	<0.01
6а	<0.01	<0.01	0.98	0.99	<0.01	<0.01	0.99	0.98	<0.01	<0.01	#	1.00
6б	<0.01	<0.01	0.67	1.00	<0.01	<0.01	0.82	1.00	<0.01	<0.01	1.00	#

Примечания. Нумерация муляжей соответствует табл. 6; а – муляжи, передвигаемые с помощью нитки; б – неподвижные муляжи; жирным шрифтом выделены достоверные различия между числом муравьев, привлеченных парой муляжей.

Привлекательность для жужелиц муравьев как пищевых объектов

Среднее количество жужелиц, попавших в банки-ловушки с мертвыми муравьями *F. aquilonia*, составило 2.5 ± 1.0 жуков на 1 л.с.; в ловушке с материалом купола муравейника – 2.7 ± 0.9 , в контроле – 1.2 ± 0.4 . Количество жужелиц в стаканах и ловушках с мертвыми муравьями и материалом с купола муравейника достоверно не различалось, но в обоих случаях превосходило число жуков в контроле ($p < 0.05$). Во второй серии экспериментов в стаканы с мертвыми *F. aquilonia* в среднем было отловлено 1.6 ± 0.2 жука, с *F. pratensis* – 1.4 ± 0.6 , в контроле – 0.5 ± 0.2 . Число жужелиц, попавших в ловушки с мертвыми муравьями обоих видов, превосходит таковое в контроле ($p < 0.05$), при этом разницы между ловушками с *F. aquilonia* и *F. pratensis* не выявлено. Основной вклад в это увеличение в обеих сериях опытов вносили жужелицы массового хищного вида *P. magus*. Таким образом, как мертвые муравьи, так и материал с купола муравейника оказались в

равной степени привлекательными для жужелиц. Муравьи *F. pratensis*, не встречающиеся в лесных биоценозах, привлекали жужелиц, обитающих на территории колонии *F. aquilonia* в той же степени, что и сами *F. aquilonia*.

Проверялось, используют ли жужелицы в пищу живых или мертвых муравьев. В лабораторных опытах, в которых жукам предлагались живые и мертвые муравьи, случаев поедания живых муравьев ни у одного жука отмечено не было. Среди 20 *P. magus* и 5 *C. regalis*, которым были предложены мертвые муравьи, 15 *P. magus* и все *C. regalis* частично или целиком использовали их в пищу. В полевых и лабораторных экспериментах жужелицы *C. regalis*, *P. melanarius*, *P. magus*, *P. oblongopunctatus*, *H. smaragdinus* не нападали на живых активных муравьев, однако при взаимодействии на аренах поедали муравьев, умерщвленных ими в результате конфликтного столкновения, инициированного муравьями с высокой агрессивностью.

ОБСУЖДЕНИЕ

Сравнение частоты агрессивных реакций муравьев при контакте с шестью видами жужелиц показало, что муравьи избирательно реагируют на жуков разных видов, чаще нападая на жужелиц хищных видов, чем на миксофитофагов. Весьма часто, как на лабораторных аренах, так и на фуражировочных дорогах, муравьи нападают на *P. magus*, у которых, как было показано ранее (Reznikova, Dorosheva, 2004), численность на территории, занятой муравьями, максимальна по сравнению с остальными видами жужелиц. На фуражировочных дорогах муравьи нападают на *P. magus* чаще, чем на другие виды *Pterostichus*. Возможно, эта тенденция указывает на зависимость агрессивности отдельных муравьев от частоты встреч с потенциальными конкурентами. Известно, что рыжие лесные муравьи способны к оперативному переключению на массовые виды добычи. Для некоторых видов муравьев, доминирующих в многовидовых сообществах, показана способность оценивать и регулировать численность муравьев подчиненных видов, получившая название "межвидовой социальный контроль". (Резникова, 2003). Не исключено, что муравьи начинают более агрессивно вести себя по отношению к жужелицам при увеличении динамической плотности последних на муравьиной территории.

В то же время, в лабораторных экспериментах муравьи с равной частотой нападали на особей всех трех протестированных видов *Pterostichus*. Это можно объяснить тем, что на лабораторных аренах муравьи в течение небольшого промежутка времени несколько раз встречаются с одним и тем же жуком, и есть основания предполагать, что эта ситуация для муравьев воспроизводит "высокую плотность" жужелиц.

Наименее агрессивно муравьи относились к мелким миксофитофагам *A. nitida*. Можно предположить, что агрессивные реакции муравьев в большей степени направлены на отпугивание потенциальных конкурентов, чем на стремление использовать их как добычу: меньшие по размеру, с более тонкой кутикулой миксофитофаги сравнительно более доступные жертвы. В то же время и эти жуки не относятся к "легкой" добыче и не вносят в естественных условиях значимого вклада в рацион муравьев (Иноземцев, 1974; Малоземова, 1980; Резникова, 1983). Вероятно, умерщвление потенциальных конкурентов опасно и для самих муравьев. Антеннальные контакты между жужелицами и муравьями позволяют предположить, что у этих насекомых существуют сформированные схемы взаимодействия.

На примере *P. magus* выявлена зависимость поведенческих реакций жужелиц от предшествующего опыта контактов с муравьями. После 1–4 контактов дальнейшее поведение жужелиц зависело от

того, как ведут себя муравьи. Тактика "мертвой хватки" со стороны муравьев наиболее эффективна для "включения" у жужелиц тактик избегания муравьев при последующих встречах, и одновременно наиболее опасна для самих муравьев. Возможно, эта тактика используется муравьями при охране пригнездовой территории. Тактики "коротких" и "продолжительных" нападений безопаснее для муравьев, но обладают примерно вдвое меньшим "обучающим" эффектом по отношению к жужелицам. Можно полагать, что так действуют муравьи-охотники на своих индивидуальных участках. В лабораторных экспериментах в "упрощенной" среде у муравьев-фуражиров и охранников не выявлено существенных различий в поведенческом репертуаре в целом, однако в естественных условиях, возможно, они могут проявляться в зависимости от конкретной ситуации, например, при разной динамической плотности муравьев на участке, на котором произошла встреча. В наших экспериментах проявлялась определенная пластичность индивидуального поведения муравьев, однако, не имеющая столь определенной связи с поведением жужелиц, как обратная зависимость – изменение реакций жужелиц в ответ на поведение муравья. Возможно, реакции муравьев формируются и закрепляются на более ранних этапах имагинального развития и связаны со стабильным разделением функций между особями.

Эксперименты с использованием муляжей показывают, что муравьи при распознавании потенциальных жертв и конкурентов могут использовать такие визуальные признаки, как движение, темный цвет, двусторонняя симметрия и наличие конечностей. Интересно отметить, что те же ключевые характеристики "образа жертвы" были выявлены у позвоночных животных, охотящихся на насекомых. Например, Робинсон (Robinson, 1970) выяснил, что обезьянки-тамарины, реагируя на модели, изображающие насекомых, обращают внимание на наличие конечностей, головы и двусторонней симметрии. В то же время известно, что муравьи распознают многие объекты по запаху. Например, запах играет основную роль в распознавании муравьями-рабовладельцами своих рабов и подавлении агрессивности по отношению к молодым особям чужого вида (Jaenson, 1975); распознавание членов семей муравьев, принадлежащих к видам-мутуалистам и конкурентам (Резникова, 1975). Выявленная нами реакция муравьев на жука, завернутого в темную ткань, позволяет предположить, что муравьи в значительной степени используют химические сигналы и при распознавании потенциальных конкурентов среди хищных беспозвоночных. Примером распознавания химических сигналов, общих для категории "хищник" среди беспозвоночных, может служить поведение паутинного

клещика, *Tetranychus urticae* (Koch), который избегает субстрата со следами выделений, связанных с животным составом пищи (Großstal, Dicke, 2000). Универсальность таких сигналов во многих ситуациях существенно облегчает задачу ориентировки.

Есть основания полагать, что признаки, привлекающие муравьев в муляжах конкурентов, иерархически организованы. Темный цвет и наличие двусторонней симметрии выступают как первичные признаки, привлекающие внимание муравьев. Белый цвет муляжа в значительной степени "включает" реакцию на движение, размер и даже запах жука. Для темных симметрических муляжей такие признаки, как движение, размер, запах и наличие конечностей, подчинялись "закону разнородной суммации" (Мак-Фарленд, 1988), т.е. они оказались аддитивны по своему воздействию на поведение муравьев. Так, например, большие муляжи привлекали больше муравьев, чем мелкие, движущиеся – больше, чем неподвижные, движущиеся большие – больше, чем мелкие движущиеся и чем большие неподвижные.

Жужелицы стремятся избегать индивидуальных контактов с подвижными муравьями, используя для этого набор поведенческих тактик, которые "включаются" в непосредственной близости от активных муравьев. Устойчивое изменение поведения жуков, приводящее к успешному избежанию опасности в повторяющихся ситуациях, можно считать обучением.

Хотя жуки избегают столкновений с активными муравьями, запах муравьев не только не отпугивает, но, напротив, привлекает хищных жужелиц. 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, т.е. жужелицы, по-видимому, реагируют на некие общие характеристики запаха муравьев *Formica s. str.* из купольных гнезд. Как показали лабораторные опыты, жужелицы используют в пищу мертвых муравьев. Это может играть особую роль для привлечения жужелиц на участки, заселенные муравьями, поскольку на периферических участках поселений рыжих лесных муравьев имеются "муравьиные кладбища" – места, куда муравьи относят погибших особей. В крупных колониях "кладбища" могут быть существенным источником пищи для жуков. Поведение, направленное на избежание встреч с топическими конкурентами, возможно, позволяет жужелицам проникать на заселенные муравьями участки и использовать как дополнительный пищевой ресурс "муравьиные кладбища".

Таким образом, гибкость поведенческих реакций, основанная на сочетании оперативного выбора и эффективного использования тактик, имеющихся в поведенческом репертуаре насекомых, обеспечи-

вает пространственное разграничение муравьев и жужелиц при сосуществовании на одной территории и способствует более полному использованию ресурсов топическими конкурентами.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа поддержана грантами РФФИ (05-04-48604), Совета по грантам Президента РФ (НШ-1038.2003.4), Президиума РАН по программе "Происхождение и эволюция биосфера", Фонда содействия отечественной науке.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Дорошева Е.А., 1999. Поведение хищных видов жужелиц, направленное на избежание встреч с муравьями на территории муравьиных поселений // Труды II Всеросс. совещ. по почвенной зоологии. М. С. 187–188.
- Захаров А.А., 1980. Экология муравьев // Итоги науки и техники. М.: ВИНИТИ. Т. 17. С. 132–205.
- Иноземцев А.А., 1974. Динамика трофических связей рыжих лесных муравьев и их роль в регуляции численности вредных беспозвоночных в дубравах Тульской области // Экол. № 3. С. 62–75.
- Мак-Фарленд Д., 1988. Поведение животных. Психобиология, этология и эволюция. М.: Мир. 519 с.
- Малоземова Л.А., 1980. Некоторые особенности биологии северного лесного муравья в горно-таежных лесах Северного Урала // Fauna Урала и Европейского Севера. Свердловск. С. 78–87.
- Полард Д., 1982. Справочник по вычислительным методам статистики. М.: Финансы и статистика. 344 с.
- Резникова Ж.И., 1975. Неантагонистические взаимодействия муравьев, занимающих сходные экологические ниши // Зоол. журн. Т. 54. № 7. С. 1020–1031. – 1983. Межвидовые отношения муравьев. Новосибирск: Наука. 205 с. – 2001. Популяции и виды на весах войны и мира. М.: Логос. 272 с. – 2003. Новая форма межвидовых отношений у муравьев: гипотеза межвидового социального контроля // Зоол. журн. Т. 82. № 7. С. 816–824.
- Резникова Ж.И., Дорошева Е.А., 2000. Влияние рыжих лесных муравьев на поведение жужелиц: экспериментальные исследования на индивидуальном уровне // Доклады РАН. Т. 375. № 4. С. 571–573.
- Резникова Ж.И., Новгородова Т.А., 1998. Индивидуальное распределение ролей и обмен информацией в рабочих группах муравьев // Успехи соврем. биол. Т. 118. № 3. С. 345–356.
- Рыболов Л.Б., Рыболов Г.Л., Россолимо Т.Е., 1998. Влияние рыжих лесных муравьев на подстилочных хищников в Костомушском заповеднике // Успехи соврем. биол. Т. 118. № 3. С. 313–322.
- Сергеева Т.К., 1992. Серологическая диагностика трофических взаимоотношений и распределение ресурсов в ассамблее плотоядных жужелиц // Успехи соврем. биол. Т. 112. № 3. С. 32–41.

- 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.*
- 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) // Rev. 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., 1990. V. 44. P. 21–36. – 1994. Ethological aspects of interrelation between *Formica polyctena* Foerst. (Hymenoptera, Formicidae) and spiders and carabids // Ibid. V. 48. P. 91–97.*
- Grostral P., Dicke M., 2000. Direct and indirect cues of predation risk influence behavior and reproduction of prey: a case of acarine interaction // Behavioral Ecology, 2000. V. 10. № 4. C. 422–427.*
- 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.*
- Jaisson P., 1975. L'impregnation dans l'ontogenèse des comportements de soins aux cocons chez la jeune Formica rousse (*Formica polyctena* Foerst.) // Behaviour. V. 52. № 1–2. P. 1–37.*
- Kolbe W., 1969. Käfer im Wirkungsbereich der Roten Waldameise // Entomol. Z. V. 7. P. 269–280.*
- Lovei G.L., Sunderland K.D., 1996. Ecology and behaviour of ground beetles (Coleoptera: Carabidae) // Annu. Rev. Entomol. V. 41. P. 231–256.*
- Niemela J., 1990. Spatial distribution of carabid beetles in the Southern Finnish taiga: the question of scale / Ed. N.E. Stork, Andover: Intercept. P. 143–155.*
- Reznikova Zh., Dorosheva H., 2004. Impacts of red wood ants *Formica polyctena* on the spatial distribution and behavioral patterns of ground beetles // Pedobiologia. Bd. 48. S. 15–21.*
- Robinson M.H., 1970. Insect anti-predators adaptations and behaviour of predatory primates // Congr. Latin Zool. V. 2. P. 811–836.*
- Tinbergen N., 1951. The Study of Instincts. Oxford: Oxford Univ. Press. 430 p.*

EXPERIMENTAL STUDY OF BEHAVIORAL MECHANISMS IN INTERRELATIONSHIPS BETWEEN RED WOOD ANTS AND GROUND BEETLES

E. A. Dorosheva, Zh. I. Reznikova

*Institute of Animal Systematics and Ecology, Siberian Division, Russian Academy of Sciences,
Novosibirsk 630091, Russia*

Behavioral mechanisms of adjusting the competitive relations between the red wood ants, *Formica aquilonia*, and the ground beetles, *Carabus regalis*, *Pterostichus melanarius*, *P. magus*, *P. oblongopunctatus*, *Harpalus smaragdinus*, and *Amara nitida* were studied initiating collisions between the insects and alive competitors and using imitative models. Members of different functional groups within the ant family (aphid-milkers, hunters and guards) behaved differently towards beetles. Active ants were shown to respond selectively to different features of possible competitors, such as coloration, the presence of "offshoots" (legs, antennae), body symmetry, rate of movement, and smell. Field and laboratory experiments revealed the ability of beetles to avoid collisions with active ants. It is worth to note that smells of anthill material attracted ground beetles, and they consumed dead ants. It is quite possible that the gained individual experience allows beetles to use supplementary forage resources in the territories controlled by ants. The flexible behavioral tactics facilitates the spatial delimitation of ground beetles and ants existing on the same territory and promote the more complete utilization of food resources.