

Индивидуальные различия в поведении жужелиц *Pterostichus magus* (Coleoptera: Carabidae): связи между подвижностью, исследовательским и защитным поведением

Individual differences in behaviour of ground beetles *Pterostichus magus* (Coleoptera: Carabidae): relations between locomotion, exploratory and defensive behaviours

И.К. Яковлев
I.K. Iakovlev

Институт систематики и экологии животных СО РАН, ул. Фрунзе 11, Новосибирск 630091 Россия. E-mail: ivaniakovlev@gmail.com.

Institute of Systematics and Ecology of Animals, Russian Academy of Sciences, Siberian Branch, Frunze Str. 11, Novosibirsk 630091 Russia.

Ключевые слова: жужелицы, корреляции в поведении, активность, агрессия, социальное поведение, межвидовые взаимодействия, рыжие лесные муравьи.

Key words: carabid beetles, behavioural correlations, activity, aggression, social behaviour, interspecific relations, red wood ants.

Резюме. В последнее десятилетие получены свидетельства наличия общих для позвоночных и беспозвоночных животных устойчивых характеристик индивидуального поведения, имеющих важное приспособительное значение. В данной работе исследована зависимость между показателями индивидуального поведения жужелиц *Pterostichus magus* Mannerheim, 1825 при попадании в незнакомую среду, столкновении с естественными врагами (рыжими лесными муравьями), а также в ситуации конкуренции за пищу с сородичем. Подвижность жуков положительно коррелировала с их исследовательской активностью и смелостью. Особи с высоким временем подвижности отличались высоким временем посещения центральной зоны арены и низким временем посещения укрытия. Разные формы защитного поведения жужелиц взаимосвязаны: агрессивные реакции на муравьев, стряхивание конечностями вцепившихся муравьев и выделение пахучих секретов между собой имели прямую зависимость и обратную — с реакцией затаивания. Показатели подвижности и исследовательской активности выше у жуков, использующих активную защиту против муравьев (агрессия и/или пахучие выделения), чем у особей без активной защиты. Связей между социальным поведением в борьбе за пищу и другими формами поведения жужелиц не обнаружено. Скоррелированный характер индивидуальной изменчивости в уровне подвижности, исследовательском и оборонительном поведении жужелиц *P. magus* может указывать на наличие в популяции различных стратегий поведения, связанных с возрастом, участием в размножении и адаптацией особей к разнообразным условиям среды.

Abstract. In the last decade some consistent characteristics of individual behaviour related to animal fitness were found to be shared by vertebrates and invertebrates. In this paper we studied correlations between individual behavioural characteristics of ground beetles *Pterostichus magus* Mannerheim, 1825 in the following situations: an exploration

of unfamiliar environment, collisions with natural enemies (red wood ants) and a competition for food with a conspecific. Locomotion of beetles positively correlated with their exploratory activity and boldness. Active individuals who were moving a lot spent high percentage of time in the center zone of test arena and low percentage of time in the shelter. Different defensive responses towards ants were interrelated: aggression, shaking off ants and secretion of noxious chemicals have direct relationships with each other and negative relationships with freezing response. Levels of locomotion and exploratory activity were higher in beetles demonstrating active defense against ants (aggression and/or secretion of noxious chemicals) than in individuals without active defense. No relation was found between social behaviour during competition for food and other behavioural reactions of beetles. Consistent individual differences in locomotion, exploratory and defensive behaviour of ground beetles *P. magus* may indicate a presence of diverse behavioural types in the population, which may be related to age, reproduction and adaptation of individuals to various environmental conditions.

Введение

В последние два десятилетия наблюдается всплеск интереса к индивидуальным различиям в поведении животных [Gosling, 2001; Sih et al., 2004; Smith, Blumstein, 2008; Dingemanse et al., 2010; Будаев и др., 2015 (Budaev et al., 2015)]. Согласно недавнему метаанализу литературных данных, с устойчивыми формами индивидуального поведения животных связывают около 35 % межиндивидуальной изменчивости поведения [Bell et al., 2009]. К индивидуальности поведения исследователи относят ряд феноменов. Под персональными характеристиками («личностью») у животных (animal personality) понимают устойчивые

во времени индивидуальные различия в одной или нескольких формах поведения [Rйale et al., 2007]. В случае наличия дискретных стратегий поведения или неоднородности между особями по поведенческой характеристике выделяют фенотипические группы (behavioural types) [Koolhaas et al., 1999]. Под поведенческим синдромом (behavioural syndrome) исследователи понимают набор взаимно коррелирующих показателей поведения в пределах одной ситуации или в разных ситуациях, в частности, взаимосвязи между фуражировочным поведением и реакцией на незнакомую среду в присутствии и отсутствии хищника или сородичей [Sih et al., 2004]. В многочисленных работах выявлена положительная корреляция между уровнем активности, смелостью, реактивностью при стрессе и агрессивностью особей, наблюдаемая у животных разных таксономических групп [Sih, Bell, 2008; Kralj-Fišer, Schuett, 2014]. Устойчивые характеристики поведения оказывают существенное влияние на приспособленность особей [Smith, Blumstein, 2008], а присутствие нескольких стратегий поведения в популяции является важным механизмом экологической дифференциации [Wilson, 1998]. Зависимость между разными формами поведения по типу синдрома может ограничивать пластичность поведения особей и создавать адаптивные компромиссы (trade-offs) между разными моделями поведения [Biro, Stamps, 2008], когда, например, при конкуренции за пищу между сородичами высокая смелость может быть адаптивна, но в присутствии хищника смелость может оказаться рискованной и не адаптивной [Kortet, Hedrick, 2007].

Подавляющее большинство подобных исследований выполнено на позвоночных животных. Наиболее подробно поведенческие персоналии изучены у рыб, птиц и млекопитающих при рассмотрении таких разнообразных форм поведения, как исследовательское, социальное, защитное, пищевое и др. [Sih, Bell, 2008; Sih et al., 2012; Budaev et al., 2015]. Представления о распространении и адаптивной роли устойчивых индивидуальных различий в поведении беспозвоночных животных, включая насекомых, находятся в стадии формирования, а данное направление исследований является актуальным в области эволюционной и поведенческой экологии [Kralj-Fišer, Schuett, 2014; Modlmeier et al., 2015]. В последнее десятилетие получены свидетельства наличия общих для позвоночных и беспозвоночных животных устойчивых характеристик индивидуального поведения, имеющих важное приспособительное значение [Mathers, Logue, 2013]. Исследования поведения головоногих моллюсков выявили у них те же факторные оси в организации личности (активность–пассивность, реактивность–проактивность, смелость–пугливость и др.), что и у позвоночных животных, включая человека [Sinn et al., 2001; Sinn, Moltschaniwskyj, 2005]. Большая часть работ, посвященных изучению индивидуального поведения у беспозвоночных животных, выполнена на членистоногих, преимущественно

но на сверчках [Kortet, Hedrick, 2007], пауках [Johnson, Sih, 2007] и общественных видах, включая муравьев, пчел и социальных пауков [Reznikova, 2007, 2011; Iakovlev, 2010; Pruitt, Riechert, 2010; Jandt et al., 2014]. Показано наличие у артропод поведенческого синдрома, связывающего уровень активности, смелость, социальный статус и агрессивность особей по отношению к сородичам [Kralj-Fišer, Schuett, 2014]. Для жуков, как и для других насекомых с одиночным образом жизни, феномен поведенческого синдрома остается слабоизученным [Tremmel, Müller, 2013].

Данная работа посвящена изучению зависимости между индивидуальными характеристиками поведения хищных жужелиц *Pterostichus magus* Mannerheim, 1825 в разных жизненных ситуациях: при попадании в незнакомую среду, взаимодействии с сородичем в борьбе за пищу, при столкновении с естественными врагами и топическими конкурентами хищных жужелиц — рыжими лесными муравьями. Полученные данные позволили впервые выявить наличие поведенческого синдрома у жужелиц и расширить представления об индивидуальных различиях поведения насекомых.

Материалы и методы

Характеристика объекта исследования. *Pterostichus magus* — лесной вид с весенним типом размножения. Зоофаг, относится к группе подстилочно-почвенных стратобионтов зарывающихся: для него характерна охота на поверхности почвы, а для укрытия жужелицы активно зарываются в подстилку и почву [Sharova, 1981]. Активны с начала мая до сентября, достигая пика численности в середине июня [Babenko, Nuzhnyh, 2012]. Суточная активность преимущественно ночная и сумеречная, однако в условиях Западной Сибири в летние месяцы значительный процент особей активен также в светлое время суток. Средняя длина тела *P. magus* составляет 13–15 мм и сопоставима с таковой рыжих лесных муравьев (5–7 мм).

Сбор и содержание насекомых. Исследования проводились в берёзовом-сосновом разнотравном лесу в окрестностях Академгородка (г. Новосибирск) в июне–июле 2012 г. Жужелиц собирали с помощью почвенных ловушек (стаканы ёмкостью 0,5 л с листовым опадом и пищевой приманкой). В лаборатории жуков содержали в индивидуальных садках (8х6 см, высотой 5 см), в которых находился слой почвы и листового опада. Садки ежедневно увлажнялись. Насекомых кормили мясом раз в сутки. Для распознавания на надкрылья жукам наносили индивидуальные метки с помощью канцелярского корректора и перманентных маркеров. Эксперименты проводили спустя 16–20 часов после кормления. Всего изучено поведение 57 особей *P. magus*. Поскольку изучение половых различий не входило в цели работы, то для исключения влияния этого фактора исследование проводилось на самках.

Рыжие лесные муравьи *Formica aquilonia* Yarrow, 1955 были помещены в лабораторию из муравейника, располагающегося в той же местности, где были собраны жужелицы. Лабораторная семья муравьёв численностью около двух тысяч рабочих особей с расплодом и самками содержалась на арене (70x70 см, высотой 25 см) в искусственном гнезде (20x10 см, высотой 2 см); муравьи получали воду, разных насекомых и сахарный сироп без ограничений.

Поведенческие тесты. Применялись три типа тестов для оценки таких показателей поведения жужелиц, как уровень подвижности и исследовательской активности (тест 1), характер взаимодействия с сородичем в конкуренции за пищу (тест 2) и форма защитного поведения жужелицы от нападений муравьёв (тест 3). Эксперименты на жуках проводились в последовательности: тест 1, тест 2, тест 3; с интервалами между тестами по 1–1,5 часа. Предметы, с которыми насекомые соприкасались в процессе экспериментов, между тестами заменяли на новые или протирали спиртом и высушивали, чтобы исключить возможное влияние запаховых меток.

Тест 1. «Открытое поле с укрытием». Жуков по одному помещали на тест-арену (15x15 см, высотой 2 см), расчерченную на 16 клеток размером 37x37 мм. В одном из углов арены находилось укрытие в виде картонной площадки (5x2 см), приподнятой с помощью ножек на 5 мм над поверхностью тест-арены. Жужелица могла свободно находиться в затененной нише под укрытием. Поведение регистрировали в течение 5 минут с помощью видеокамеры. Уровень двигательной активности жука оценивали по времени подвижности жужелицы (в процентах от общей продолжительности теста) и средней скорости передвижения (в мм/с). Скорость рассчитывали как отношение длины пути муравья к общему времени подвижности муравья в тесте. Длину пути получали умножением количества посещенных муравьем клеток арены на среднее расстояние, проходимое муравьем в одной клетке (40 мм). Подсчитывали долю времени, проведенного жуком в укрытии, и долю времени, проведенного в центральной зоне тест-арены (четыре клетки в центре арены), от общей продолжительности теста. В предварительных экспериментах было показано, что жужелицы предпочитают перемещаться вдоль стен арены и исследовать углы, но гораздо реже обследуют открытый центральный участок арены. Использование укрытия рассматривалось как проявление реакции избегания, аналогичной зарыванию в подстилку, которое жуки этого вида часто демонстрируют в естественных условиях [Sharova, 1981]. Посещение центральной зоны арены и отсутствие интереса к укрытию рассматривались как показатели высокой исследовательской активности и высокой смелости особей. Всего протестировано 57 особей.

Тест 2. «Конкуренция за пищу». В данном тесте имитировалась ситуация внутривидовой конкурен-

ции за пищу, наблюдаемой у жужелиц в полевых и лабораторных условиях [Lenski, 1982; Griffith, Poulsen 1993]. Жуков по одному помещали в контейнер (8x6 см, высотой 5 см, с гипсовым дном), содержащий пищевой объект (половина личинки мясной мухи). Жужелицы, не проявившие интерес к пище в течение двух минут, исключались из эксперимента. Спустя две минуты к тестируемой жужелице подсаживали оппонента — самку того же вида. Перед опытами жуки-оппоненты голодали около 24 часов, участвовали в экспериментах не чаще одного раза в сутки и не использовались в тестах 1 и 3. Реакции тестируемых жуков на поведение оппонента регистрировали с помощью видеокамеры в течение пяти минут с момента первого контакта. Согласно исходу взаимодействия с сородичем жуки демонстрировали следующие типы реакций: (1) уступил пищу оппоненту; (2) кормится вместе с оппонентом; (3) сохранил пищевой ресурс путём избегания контакта с оппонентом, изменения положения тела при контакте и резкого встряхивания ногами; (4) сохранил пищевой ресурс путём нападения на оппонента, демонстрируя выпады, преследования и укусы). Тесты, в которых оппонент не проявлял интереса к пище и сопернику, исключили из рассмотрения. Всего исследовано 45 особей.

Тест 3. «Взаимодействие с муравьями». В данном тесте имитировалось попадание жужелицы на территорию с высокой плотностью рыжих лесных муравьёв, являющихся топическими конкурентами хищных жужелиц [Dorosheva, Reznikova, 2006]. Жуков по одному помещали на тест-арену с тремя рабочими особями *F. aquilonia*. Муравьёв отбирали с поверхности искусственного гнезда из особей, наиболее агрессивно реагирующих на пронесённую над ними препаративную иглу. Во всех тестах муравьи демонстрировали агрессивные реакции по отношению к жукам. С помощью видеокамеры в течение пяти минут регистрировали следующие типы защитных реакций жужелиц при взаимодействии с муравьями: (1) избегание — изменение направления и ускорение движения, что приводит к избеганию столкновения с муравьями; (2) затаивание — остановка в наименее уязвимой позе с плотно прижатыми к телу ногами и антеннами; (3) стряхивание конечностями вцепившихся муравьёв; (4) выделение пахучей жидкости, отпугивающей муравьёв; (5) агрессивное поведение по отношению к муравьям (выпады и укусы), которое приводит к нанесению повреждений и умерщвлению муравьёв. Выделение отпугивающей жидкости и агрессивное нападение с использованием мандибул относят к защитным адаптациям жужелиц [Lövei, Sunderland, 1996]. Наличие хотя бы одной из данных реакций у особей *P. magus* рассматривалось нами как проявление активной защиты, позволяющей жужелицам обезвредить рыжих лесных муравьёв [Dorosheva, Reznikova, 2006]. Всего протестировано 56 жуков.

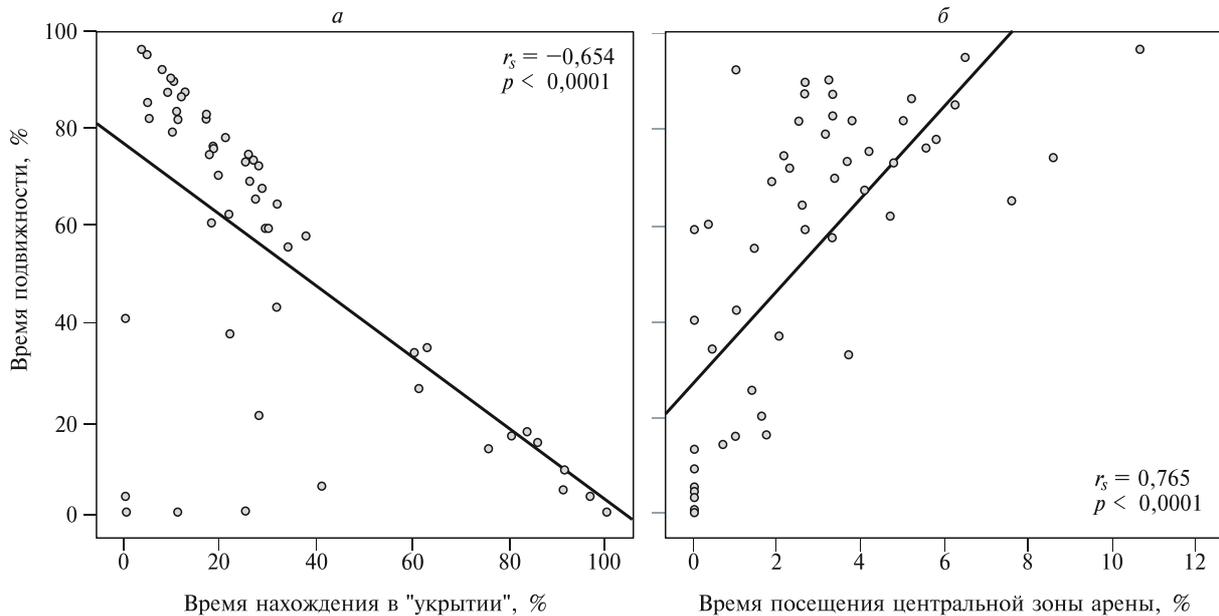


Рис. 1. Корреляция времени подвижности жука с (а) временем, проведённым жуком в укрытии, и (б) временем нахождения жука в центральной зоне arenas. Время приводится в процентах от общей продолжительности теста 1 «Открытое поле с укрытием». Указаны коэффициент ранговой корреляции Спирмена (r_s) и уровень значимости (p).

Fig. 1. Correlations between time of beetle's locomotion and (a) time spent in the shelter and (b) time spent in the center zone of test arena. Measures of time reported as a percentage of total time of test 1 «Open field with shelter». Spearman's rank correlation coefficients (r_s) and p -values are shown.

Статистическая обработка данных проводилась с помощью ПО SPSS v. 16.0. Гипотезу о принадлежности выборок нормальному закону распределения проверяли с помощью критерия Колмогорова-Смирнова. Для установления зависимости между индивидуальными показателями поведения в тесте 1 «Открытое поле с укрытием» использовали коэффициент ранговой корреляции Спирмена. Связь между социальным поведением особей (один из четырёх типов реакций на оппонента) и наличием у них активной защиты против муравьёв проверяли с помощью точного критерия Фишера-Фримена-Холтона (таблицы сопряженности 2x4) [Freeman, Halton, 1951]. Для анализа различий между группами особей по показателям подвижности и исследовательской активности применялись критерии Манна-Уитни (сравнение двух групп особей, выявленных в тесте 3) и Краскела-Уоллиса (сравнение четырёх групп особей, выявленных в тесте 2). Для проверки связи между разными типами защитных реакций жуков (тест 3) сравнивали попарно встречаемость разных реакций у жуков (доли особей, демонстрирующих и не демонстрирующих две определенные реакции) с помощью критерия хи-квадрат с поправкой Йейтса (таблицы сопряженности 2x2). Высокий процент особей, демонстрирующих обе реакции, и особей, не демонстрирующих этих реакций, указывает на прямую связь данных реакций. И наоборот, высокий процент особей, в поведении которых встречается только одна из этих реакций, говорит о наличии обратной связи. В качестве показателей центральной тенденции и раз-

броса приводятся медиана (Me), 25-й и 75-й проценти́ли (Me [25; 75]).

Результаты

Связь между подвижностью и исследовательской активностью жужелиц (тест 1). Характеристики двигательной и исследовательской активности жужелиц *P. tagus* широко варьировали между особями: время подвижности — в диапазоне от 0 до 97 % (63 [16; 81] %), средняя скорость — от 3 до 40 мм/с (20 [16; 25] мм/с), время нахождения в укрытии — от 0 до 100 % (25 [11; 40] %), время посещения центральной зоны arenas — от 0 до 11 % (2 [0; 4] %). Выявлена обратная зависимость времени подвижности жука с временем, проведённым жуком в укрытии ($r_s = -0,654$; $p < 0,0001$; рис. 1а), и прямой — с временем нахождения жука в центральной зоне arenas ($r_s = 0,765$; $p < 0,0001$; рис. 1б). Средняя скорость перемещения жука оказалась не связана ни с временем подвижности ($r_s = -0,129$; $p = 0,367$), ни с временем нахождения в центральной зоне ($r_s = -0,094$; $p = 0,512$), ни с временем, проведённым жуком в укрытии ($r_s = 0,034$; $p = 0,814$).

Связи социального поведения жужелиц (тест 2) с уровнем их подвижности и исследовательской активности (тест 1) и защитным поведением (тест 3). В ситуации конкуренции с сородичем за источник пищи жуки по-разному реагировали на оппонента: 36 % особей уступили пищу оппоненту, 11 % особей кормились вместе с

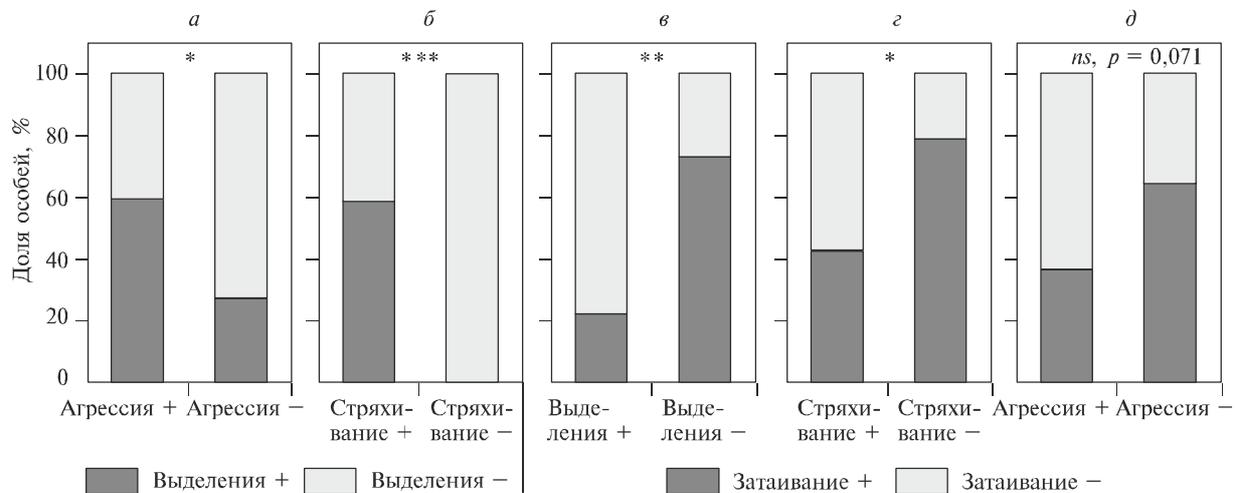


Рис. 2. Зависимости между встречаемостью у жуков разных защитных реакций против муравьёв: (а) агрессия и выделение секретов, (б) стряхивание муравьёв и выделение секретов, (в) выделение секретов и затаивание, (г) стряхивание муравьёв и затаивание, (д) агрессия и затаивание. Плюсами отмечено наличие у жуков поведенческой реакции, минусами — ее отсутствие. Звездочками обозначены уровни значимости критерия хи-квадрат с поправкой Йейтса: * $p < 0.05$, ** $p < 0.005$, *** $p < 0.0005$.

Fig. 2. Relationships between frequencies of using different defensive responses towards ants by beetles: (a) aggression and secretion of chemicals, (б) shaking off ants and secretion of chemicals, (в) secretion of chemicals and freezing, (г) shaking off ants and freezing, (д) aggression and freezing. Plus (+) indicates the presence in beetles' behaviour, while minus displays its absence. Asterisks depict p-values of chi-square test with Yates correction: * $p < 0.05$, ** $p < 0.005$, *** $p < 0.0005$.

оппонентом, 22 % особей сохранили пищевой ресурс путём избегания контакта с оппонентом, изменения положения тела при контакте и резкого встряхивания ногами, 31 % особей сохранили пищевой ресурс путём агрессивного нападения на оппонента. Жуки из всех четырех групп характеризовались сходным уровнем подвижности и исследовательской активности, значимых отличий не обнаружено (критерий Краскела-Уоллиса: время подвижности $H = 3,284$, $p = 0,350$; время в центральной зоне $H = 1,364$, $p = 0,714$; время в укрытии $H = 0,708$, $p = 0,871$). Зависимости между социальным поведением жуков и их защитным поведением от муравьёв также не обнаружено (критерий Фишера-Фримена-Холтона: $p = 0,32$).

Связь между разными защитными реакциями жужелиц при взаимодействии с муравьями (тест 3). В столкновениях с муравьями жужелицы демонстрировали от 1 до 5 различных защитных реакций: избегание встречалось у 70 % особей, затаивание — у 54 % особей, стряхивание конечностями вцепившихся муравьёв — у 68 % особей, выделение пахучей жидкости — у 39 % особей, агрессивные реакции по отношению к муравьям — у 39 % особей. Анализ данных о встречаемости в поведении жуков различных реакций на муравьёв, позволил выявить значимые взаимосвязи между ними (рис. 2). Прямая связь обнаружена между встречаемостью выделения пахучих секретов жуками при нападении на них муравьёв и встречаемостью у жуков агрессии против муравьёв ($\chi^2 = 4,67$, $p = 0,031$; рис. 2а), а также между — выделением пахучих секретов и ре-

акциями стряхивания муравьёв конечностями ($\chi^2 = 14,82$, $p = 0,0001$; рис. 2б). Обратная связь выявлена между встречаемостью реакции затаивания при контакте с муравьями и встречаемостью в поведении жуков таких реакций, как выделение пахучих секретов ($\chi^2 = 11,89$, $p = 0,0006$; рис. 2в) и стряхивание муравьёв конечностями ($\chi^2 = 4,90$, $p = 0,027$; рис. 2г). На уровне тенденции обратная связь обнаружена между затаиванием и агрессией против муравьёв ($\chi^2 = 3,25$, $p = 0,071$; рис. 2д).

Связи между защитным поведением жужелиц (тест 3), их подвижностью и исследовательской активностью (тест 1). Жужелицы, демонстрирующие реакции активной защиты при столкновениях с муравьями (55 % особей), отличались от особей, не проявлявших активной защиты (45 % особей), существенно более высоким временем подвижности ($U = 180$, $p = 0,001$; рис. 3а), и более высоким временем, проведённым в центральной зоне арены ($U = 235$, $p = 0,019$; рис. 3б). Время, проведённое в укрытии, было на уровне тенденции ниже у жуков с активной защитой против муравьёв, чем у жуков без неё ($U = 260$, $p = 0,056$; рис. 3в).

Обсуждение и заключение

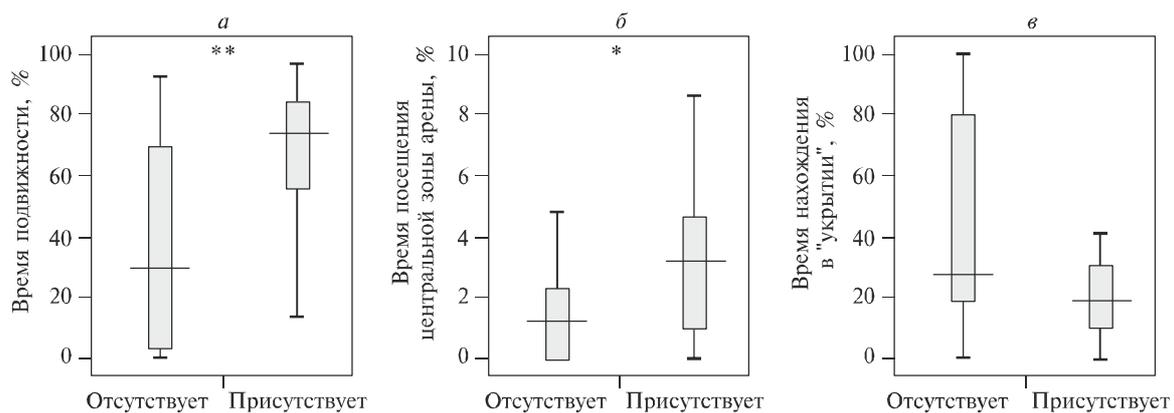
При попадании в незнакомую среду жуки *Pterostichus magus* по-разному реагировали на ситуацию. Показатели подвижности, исследовательской активности и смелости широко варьировали между особями и демонстрировали прямую зависимость друг с другом (рис. 1). Более подвижные осо-

би больше времени находились в центральной части арены и меньше времени проводили в укрытии. Наличие взаимно коррелирующих показателей поведения у жуков в пределах одной ситуации можно отнести к проявлениям поведенческого синдрома, связывающего уровень активности и смелости животного [Sih et al., 2004]. Подобные корреляции между активностью и смелостью особей, обнаруженные в самых разных таксономических группах животных (включая насекомых), могут быть связаны с питанием и расселением животных [Biro, Stamps, 2008]. Считается, что более активные особи первыми исследуют незнакомую среду в поисках пищи и получают преимущества в питании по сравнению с менее активными и пугливыми особями, которым требуется больше времени на освоение новой среды [Smith, Blumstein, 2008].

Для жужелиц рода *Pterostichus* описаны отношения внутривидовой конкуренции за пищу, наблюдаемые в полевых и лабораторных исследованиях [Lenski 1982; Griffith, Poulsen 1993]. Мы предположили, что характер социального поведения жужелиц *P. magus* может коррелировать с другими формами поведения. Тестируемые жужелицы, питавшиеся добычей, по-разному реагировали на появление сородича-оппонента: одни особи уступали пищу оппоненту, другие — сохраняли пищу с помощью разных форм агонистического поведения, и лишь небольшая часть особей кормилась вместе с сородичем. Однако различий между этими группами особей по показателям активности и защитного поведения не выявлено. Отсутствие связи между социальным поведением жужелиц *P. magus* и другими формами поведения может объясняться тем, что

для жужелиц характерен одиночный образ жизни, а в период размножения в скоплениях особей между ними не формируется устойчивых отношений. Наоборот, у сверчков и общественных пауков, для которых характерны иерархические отношения между сородичами, социальный статус особей коррелирует с их уровнем активности и смелости [Kortet, Hedrick, 2007; Pruitt, Riechert, 2010].

Мы впервые исследовали отношения межвидовой конкуренции для выявления устойчивых индивидуальных различий в поведении животных. Традиционно для оценки смелости и оборонительного поведения имитируют ситуацию нападения хищника, а агрессивность животных изучается в социальном контексте при взаимодействии с сородичами [Sih et al., 2004]. В нашем исследовании жужелицы *P. magus* взаимодействовали с рыжими лесными муравьями, являющимися их естественными врагами и топическими конкурентами [Reznikova, Dorosheva, 2004; Dorosheva, Reznikova, 2006]. Эти виды муравьёв при встрече с хищными жужелицами агрессивно реагируют на них и вытесняют их за пределы фуражировочной территории семьи муравьёв. В природе, попадая на территорию рыжих лесных муравьёв, жужелицы *P. magus* стремятся избегать контактов с муравьями путём увеличения скорости передвижения, увеличения извилистости траектории и увеличения времени, затрачиваемого на затаивание в подстилке [Dorosheva, Reznikova, 2006]. При ссаживании на аренах жужелицы используют также активное защитное поведение, в частности агрессивные реакции, приводящие к умерщвлению муравьёв, и выделение секрета пигидиальных желез, содержимого желудка и экскрементов [Lövei, Sunderland, 1996;



Активная защита жуков против муравьёв

Рис. 3. Различия по (а) времени подвижности, (б) времени нахождения в центральной зоне арены и (в) времени посещения укрытия в тесте 1 между жуками, отличающихся наличием активных защитных реакций против муравьёв (пахучие выделения и/или агрессия) в тесте 3 «Взаимодействие с муравьями». Показатели времени (медиана, 25-ый - 75-ый процентиля, минимум - максимум) приводятся в процентах от общей продолжительности теста 1 «Открытое поле с укрытием». Звездочками обозначены уровни значимости критерия Манна-Уитни: * $p < 0.05$, ** $p < 0.005$.

Fig. 3. Differences in (a) time of locomotion, (b) time spent in the center zone of test arena and (c) time spent in the shelter in test 1 between beetles with and without active defense towards ants (aggression and/or secretion of noxious chemicals) in test 3 «Response to ants». Measures of time (medians, 25th - 75th percentiles, minimum - maximum) reported as a percentage of total time of test 1 «Open field with shelter». Asterisks depict p-values of Mann-Whitney U test: * $p < 0.05$, ** $p < 0.005$.

Dorosheva, Reznikova, 2006]. Однако длительные столкновения с муравьями оказываются опасными для жужелиц, поскольку увеличивают их смертность [Dorosheva, Reznikova, 2011].

По отношению к муравьям жужелицы *P. magus* демонстрировали пять форм оборонительного поведения, коррелирующих между собой (рис. 2). Агрессивные реакции на муравьёв, стряхивание муравьёв конечностями и выделение секретов встречались чаще в поведении у одних и тех же особей, но эти же формы поведения встречались реже у особей, демонстрирующих затаивание при нападении муравьёв. Мы выделили две приблизительно равные по численности группы особей *P. magus*, различающихся наличием в их поведении активной защиты от муравьёв (агрессии и/или выделение секретов). Группа особей, использующих активную защиту от муравьёв, характеризовалась более высоким уровнем подвижности и исследовательской активности в тесте «Открытое поле с укрытием» по сравнению с группой особей, не демонстрирующих активных защитных реакций. Это свидетельствует об устойчивости поведения жуков в разных ситуациях. Вместе с обнаруженными корреляциями между подвижностью, смелостью и исследовательской активностью особей это указывает на наличие у жужелиц *P. magus* поведенческого синдрома, сходного с описанным для разных видов животных (пауков, сверчков, рыб и птиц) синдромом, связывающим активность, смелость и защитное поведение от хищника [Sih et al., 2004; Mathers, Logue, 2013].

Выделенные по защитному поведению две фенотипические группы особей *P. magus* можно сравнить с двумя стратегиями реагирования на стресс, выявленными у рыб, птиц и млекопитающих: проактивной (для особей характерна высокая активность, смелость, агрессивность, тенденция к более стереотипному реагированию) и реактивной (особи более пугливы, малоагрессивны, более чувствительны к изменению среды) [Koolhaas et al., 1999]. Менее активные и пугливые жужелицы при взаимодействии с муравьями предпочитали избегать контактов с ними, а при столкновении — затаивались или стряхивали муравьёв конечностями. Такое поведение жуков направлено на снижение длительности опасных контактов с муравьями [Dorosheva, Reznikova, 2006]. В противоположность им, более активные и смелые жужелицы вступали в продолжительные агрессивные контакты с муравьями, в редких случаях умерщвляя всех трёх муравьёв. Поскольку агрессивные столкновения с муравьями могут приводить к снижению продолжительности жизни жуков [Dorosheva, Reznikova, 2011], то по сравнению с другими формами оборонительного поведения агрессия в данной ситуации может рассматриваться как менее оптимальная и менее адаптивная модель поведения. Распространённость агрессии к муравьям (встречается у 39 % жуков) может показаться удивительной, поскольку для жужелиц *P. magus* характерна пластич-

ность поведения и способность быстро обучаться избегать опасных столкновений с муравьями [Dorosheva, Reznikova, 2006; Reznikova, Dorosheva, 2013]. Ограниченную гибкость в поведении у части особей популяции мы объясняем наличием поведенческого синдрома, связывающего высокую исследовательскую активность и подвижность с активным оборонительным поведением.

В основе устойчивой индивидуальной изменчивости поведения жужелиц могут лежать такие внутренние факторы, как различия между особями в запасах питательных веществ, возрасте и репродуктивном статусе. Отловленные в сезонный пик численности самки *P. magus* могли относиться к ювенильным, имматурным, генеративным и постгенеративным стадиям первого и второго года жизни. Можно предположить, что более активное, смелое и рискованное поведение характерно для жужелиц с более низкими питательными запасами и/или с более низкими репродуктивными возможностями. Подобная связь между синдромом по смелости — агрессивности и показателями роста, запаса питательных веществ и способности к размножению обнаружена у животных разных таксономических групп [Biro, Stamps, 2008].

В целом, для жужелиц на примере *Pterostichus magus* впервые выявлен скоррелированный характер индивидуальной изменчивости в уровне подвижности, смелости, исследовательской активности и защитного поведения при столкновении с муравьями. Существование в популяции *P. magus* приблизительно равного соотношения более подвижных и смелых особей, использующих активную защиту против муравьёв, и менее подвижных и пугливых особей, не демонстрирующих активных защитных реакций, может указывать на наличие в популяции жужелиц различных стратегий поведения, связанных со стадией имагинального развития и адаптацией особей к разнообразным условиям среды.

Благодарности

Автор выражает благодарность А.С. Рыжковой (НГУ) за участие в проведении экспериментов. Статья подготовлена при поддержке Российского научного фонда (грант № 14-14-00603).

Литература

- Babenko A.S., Nuzhnyh S.A. 2012. [Fauna and seasonal dynamics of activity of ground beetles on the berries plantations of Siberian Botanical Garden (Tomsk) experimental. Plot 1. Fauna and seasonal dynamics of activity of ground beetles (Coleoptera: Carabidae)] // Tomsk State University Journal of Biology. Vol.3. No.19. P.81–91. [In Russian].
- Bell A.M., Hankison S.J., Laskowski K.L. 2009. The repeatability of behaviour: a meta-analysis // Animal Behaviour. Vol.77. No.4. P.771–783.
- Biro P.A., Stamps J.A. 2008. Are animal personality traits linked to life-history productivity? // Trends in Ecology & Evolution. Vol.23. No.7. P.361–368.

- Budaev S.V., Mikheev V.N., Pavlov D.S. 2015. [Individual differences in behavior and mechanisms of ecological differentiation with fishes as an example] // Zhurnal Obshchei Biologii. Vol.76. No.1. P.26–47. [In Russian].
- Dingemans N.J., Kazem A.J., Réale D., Wright J. 2010. Behavioural reaction norms: animal personality meets individual plasticity // Trends in Ecology & Evolution. Vol.25. No.2. P.81–89.
- Dorosheva E.A., Reznikova Zh.I. 2006. [Behavioral mechanisms of spatial competition between red wood ants (*Formica aquilonia*) and ground beetles (Carabidae)] // Zhurnal Obshchei Biologii. Vol.67. No.3. P.190–206 [In Russian].
- Dorosheva E.A., Reznikova Zh.I. 2011. [How predatory carabid beetles learn to avoid conflicts with red wood ants: «catalogue learning» hypothesis] // Euroasian Entomological Journal. Vol.10. No.1. P.105–111. [In Russian].
- Freeman G.H., Halton J.H. 1951. Note on exact treatment of contingency, goodness of fit and other problems of significance // Biometrika. Vol.38. P.141–149.
- Gosling S.D. 2001. From mice to men: what can we learn about personality from animal research? // Psychological Bulletin. Vol.127. P.45–86.
- Griffith D.M., Poulson T.L. 1993. Mechanisms and consequences of intraspecific competition in a carabid cave beetle // Ecology. Vol.74. No.5. P.1373–1383.
- Iakovlev I.K. 2010. [Behavioural specialization of workers in colonies of red wood ants: experimental studies at different stages of the imaginal ontogeny]. Avtoref. diss... kand. biol. nauk. Novosibirsk. 23 p. [In Russian].
- Jandt J.M., Bengtson S., Pinter-Wollman N., Pruitt J.N., Raine N.E., Dornhaus A., Sih A. 2014. Behavioural syndromes and social insects: personality at multiple levels // Biological Reviews. Vol.89. No.1. P.48–67.
- Johnson J.C., Sih A. 2007. Fear, food, sex and parental care: a syndrome of boldness in the fishing spider, *Dolomedes triton* // Animal Behaviour. Vol. 74. P.1131–1138.
- Koolhaas J.M., Korte S.M., De Boer S.F., Van Der Vegt B.J., Van Reenen C.G., Hopster H., De Jong I.C., Ruis M.A.W., Blokhuis H.J. 1999. Coping styles in animals: current status in behavior and stress-physiology // Neuroscience & Biobehavioral Reviews. Vol.23. P.925–935.
- Kortet R., Hedrick A. 2007. A behavioural syndrome in the field cricket *Gryllus integer*: intrasexual aggression is correlated with activity in a novel environment // Biological Journal of the Linnean Society. Vol.91. P.475–482.
- Kralj-Fišer S., Schuett W. 2014. Studying personality variation in invertebrates: why bother? // Animal Behaviour. Vol.91. P.41–52.
- Lenski R.E. 1982. Effects of forest cutting on two *Carabus* species: evidence for competition for food // Ecology. Vol.63. No.5. P.1211–1217.
- Lövei G.L., Sunderland K.D. 1996. Ecology and behavior of ground beetles (Coleoptera: Carabidae) // Annual review of entomology. Vol. 41. No.1. P.231–256.
- Mather J.A., Logue D.M. 2013. The bold and the spineless: invertebrate personalities // Carere C., Maestripietri D. (Eds.): Animal personalities: behavior, physiology, and evolution. Chicago: University of Chicago Press. P.13–35.
- Modlmeier A.P., Keiser C.N., Wright C.M., Lichtenstein J.L., Pruitt J.N. 2015. Integrating animal personality into insect population and community ecology // Current Opinion in Insect Science. Vol.9. P.77–85.
- Pruitt J.N., Riechert S.E. 2010. How within-group behavioural variation and task efficiency enhance fitness in a social group // Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences. DOI: 10.1098/rspb.2010.1700.
- Réale D., Reader S.M., Sol D., McDougall P.T., Dingemans N.J. 2007. Integrating animal temperament within ecology and evolution // Biological reviews. Vol.82. No.2. P.291–318.
- Reznikova Zh. 2007. Animal intelligence: from individual to social cognition. Cambridge: Cambridge University Press. 488 p.
- Reznikova Zh. 2011. Division of labour and communication at the individual level in highly social *Formica* ants // Russian Entomological Journal. Vol.20. No.3. P.315–319.
- Reznikova Zh., Dorosheva H. 2004. Impacts of red wood ants *Formica polyctena* on the spatial distribution and behavioural patterns of ground beetles (Carabidae) // Pedobiologia. Vol.48. No.1. P.15–21.
- Reznikova Zh., Dorosheva E. 2013. Catalog learning: Carabid beetles learn to manipulate with innate coherent behavioral patterns // Evolutionary Psychology. Vol.11. No.3. 147470491301100304.
- Sharova I.Ch. 1981. [Life forms of carabids (Coleoptera, Carabidae)]. Moscow: Nauka. 360 p. [In Russian].
- Sih A., Bell A., Johnson J.C. 2004. Behavioral syndromes: an ecological and evolutionary overview // Trends in ecology & evolution. Vol.19. No.7. P.372–378.
- Sih A., Bell A.M. 2008. Insights for behavioral ecology from behavioral syndromes // Advances in the Study of Behavior. Vol.38. P.227–281.
- Sih A., Cote J., Evans M., Fogarty S., Pruitt J. 2012. Ecological implications of behavioural syndromes // Ecology Letters. Vol.15. No.3. P.278–289.
- Sinn D.L., Perrin N.A., Mather J.A., Anderson R.C. 2001. Early temperamental traits in an octopus (*Octopus bimaculoides*) // Journal of Comparative Psychology. Vol.115. P.351–364.
- Sinn D.L., Moltchanivskyj N.A. 2005. Personality traits in dumpling squid (*Euprymna tasmanica*): context-specific traits and their correlation with biological characteristics // Journal of Comparative Psychology. Vol.119. No.1. P.99.
- Smith B.R., Blumstein D.T. 2008. Fitness consequences of personality: a meta-analysis // Behavioral Ecology. Vol.19. No.2. P.448–455.
- Tremmel M., Müller C. 2013. Insect personality depends on environmental conditions // Behavioral Ecology. Vol.24. No.2. P.386–392.
- Wilson D.S. 1998. Adaptive individual differences within single populations // Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences. Vol.353. No.1366. P.199–205.

Поступила в редакцию 2.4.2016