

УДК 595.762.12 : 591.512.16

**О МЕХАНИЗМЕ ЗАЩИТНОГО ПОВЕДЕНИЯ ВИДОВ  
РОДА *DONACIA* (COLEOPTERA, CHRYSOMELIDAE)**

С. И. ПАВЛОВ

Выявлено шесть типов защитных реакций *Donacia*. Защитное поведение во многом зависит от абиотических факторов, времени суток, плотности популяции жуков и сезонных особенностей их биологии. Частично вскрыт механизм различения жуками отдельных характеристик опасности, совокупность которых рассматривается нами как стимул опасности, действующий на жука и определяющий ту или иную защитную реакцию. Все стимулы опасности делятся на быстро действующие и медленно действующие и соотносятся с конкретными защитными реакциями. Отмечены факты, когда в экстремальных условиях проявление активной защиты радужницы сопровождается действиями, которые в обычных случаях им совершенно не свойственны.

До последнего времени основными объектами этологических исследований были позвоночные животные, а из насекомых — преимущественно перепончатокрылые. Перспективным объектом этологических наблюдений можно считать виды рода *Donacia* семейства жуков-листоедов. Эти листоеды обитают в специфических условиях, на границе водной и воздушной сред и это безусловно наложило отпечаток на их поведение. Из литературных источников (Кумари, 1953; Попов и др., 1954; Эйгелис, 1958; Молодовский, 1970, 1971; Бородулина, 1976), а также на основании личных наблюдений в природе известно, что у радужниц много врагов. Их поедают различные птицы, земноводные, рыбы, хищные насекомые. Это позволяет предполагать наличие разнообразных защитных поведенческих реакций.

Работа проведена на водоемах Куйбышевской обл. (р. Домашка, озера Большое Шелехметское и Длинное, озера-старичи в поймах рек Волги, Самары и Сока) в 1976—1981 гг. Объектом наблюдений были наиболее обычные местные виды — *Donacia crassipes* F., *D. dentata* Норре., *D. marginata* Норре. Изучали поведение радужниц в естественных условиях, их реакцию на природных хищников (охотящаяся крачка, нападающая водомерка), а также на абиотические факторы.

В полевых экспериментах участвовали два исследователя. Один из них выполнял роль раздражителя. В его задачу входили перемещение (пешком или на лодке) по территории популяции и имитация нападения на насекомых. Другой экспериментатор со стороны наблюдал реакцию жуков на своего партнера. Наблюдения проводили с биноклем с берега или со второй лодки (с расстояния 3—5 м) в течение всего светлого времени суток. Результаты экспериментов сведены в таблицу (данные таблицы получены при благоприятных погодных условиях, в популяциях с плотностью не более 10 экз/м<sup>2</sup>).

В результате наблюдений выяснено, что защитная реакция может быть активной или пассивной в зависимости от конкретной ситуации и условий внешней среды, а также скорости нарастания, направления и характера действия стимула. При неблагоприятных погодных условиях, т. е. при нижнем пределе температуры (ниже 15—17°), сильном ветре (более 3—5 м/с), дожде и т. д., а иногда и при наличии только одного из этих факторов защитное поведение жуков сводится к пассивной защите — простому затаиванию либо на стебле или листе растения,

Зависимость защитных реакций жуков *Donacia* от характера раздражителя

Виды	Стимулы	Направление действия	Типы реакций					
			А	Б	В	Г	Д	Е
<i>D. crassipes</i>	БД	Сверху	30	—	—	—	—	—
	МД	—	—	—	30	—	—	—
	БД	Сбоку	25	—	5	—	—	—
	МД	—	4	—	19	5	—	2
	БД	Снизу	30	—	—	—	—	—
	МД	—	9	—	7	14	—	—
	Итого		98	—	61	19	—	2
<i>D. dentata</i>	БД	Сверху	—	30	—	—	—	—
	МД	—	—	—	17	4	7	2
	БД	Сбоку	—	30	—	—	—	—
	МД	—	—	3	20	—	5	2
	БД	Снизу	16	8	4	2	—	—
	МД	—	—	—	20	10	—	—
	Итого		16	71	61	16	12	4
<i>D. marginata</i>	БД	Сверху	9	21	—	—	—	—
	МД	—	9	20	—	1	—	—
	БД	Сбоку	4	26	—	—	—	—
	МД	—	—	—	30	—	—	—
	БД	Снизу	5	15	6	4	—	—
	МД	—	—	—	20	10	—	—
	Итого		27	82	56	15	—	—

\* Во всех вариантах опыта по 30 повторностей. БД — быстро действующий стимул, МД — медленно действующий стимул, А — затравливание насекомого на листе растения, Б — падение с растения (или падение с последующим затравливанием), В — отлетание в сторону от беспокоящего предмета, Г — отбегание (или подъем) по листу растения, Д — отбегание по поверхности воды, Е — заползание под воду (на нижнюю сторону плавающего листа растения).

либо (после падения) на поверхности почвы или в гуще стеблей (см. пункты А, Б в таблице).

При благоприятных погодных условиях, т. е. при оптимуме температуры (22–28°) и освещенности (около 100 тыс. лк), при слабом ветре (0,5–1,5 м/с) или отсутствии последнего защитное поведение радужниц проявляется значительно более разнообразно, что выражается в сочетании пассивной защиты с различными типами активной защиты: отлетание в сторону от беспокоящего предмета, отбегание по листу растения или по поверхности воды, подъем вверх по стеблю, заползание под воду на нижнюю сторону плавающего листа (таблица В–Е). В этом случае защитная реакция радужницы проявляется через какой-то промежуток времени, в течение которого жук анализирует ситуацию и оценивает степень опасности приближающегося объекта.

Как известно, в нормальных условиях на насекомое действует сложный комплекс раздражителей (размеры и скорость приближения объекта, расстояние до него, звук, сопутствующий приближающемуся объекту и др.). Анализ насекомым объекта всегда опирается на различение (дискриминацию) этих внешних характеристик объекта и их модальностей, фиксируемых через посредство рецепторов, причем, по утверждению Мазохина-Поршнякова (1977, стр. 12), «...целенаправленный выбор (адекватного объекта) возможен только при условии совпадения рецепторных сигналов от объекта с его описанием или признаками, заложенными в центральной нервной системе организма. Поэтому выбор объекта определяется не только поступающей извне сенсорной информацией, но и той, что содержится в генетической и индивидуальной памяти организма. Выбору предшествует опознание объекта как такового, сличение с эталонным представлением о нем, уже существующим в центральной нервной системе».

Совокупность внешних характеристик объекта в сочетании с закодированными в генетической и индивидуальной памяти радужницы признаками опасности мы рассматриваем как стимул опасности, вызывающий защитную моторную реакцию. В зависимости от скорости переработки поступающей извне информации, что в свою очередь определяется скоростью нарастания, интенсивностью, а также направлением действия стимула и положением жука по отношению к нападающему объекту, мы выделяем две группы стимулов: быстро действующие и медленно действующие.

Быстро действующим называется такой стимул, который вызывает моментальную ответную реакцию радужницы на одну из наиболее значительных характеристик объекта без дополнительного различения остальных признаков. Обычно он возникает в экстремальных ситуациях, не допускающих промедления со стороны насекомого. В каждом конкретном случае им может стать, например, быстро движущаяся тень крачки, быстро приближающаяся рука экспериментатора, сильное волнение воды (в особенности внезапно начавшееся), громкий звук и т. д. Ответная реакция на быстро действующий стимул — это главным образом пассивная защита: затаивание или падение с последующим затаиванием.

Медленно действующий — это такой стимул, при котором защитная реакция проявляется не сразу после фиксирования жуком опасности, а после детального анализа объекта, различения всех его важнейших характеристик и их модальностей. Медленно действующим стимулом может быть подбирающаяся лягушка, подплывающая птица или рыба, осторожно приближающаяся рука экспериментатора и т. д. Ответом на медленно действующий стимул, как правило, является активная защита, выражающаяся в разнообразных моторных реакциях: отлетание (от беспокоящего предмета), убежание (по субстрату или поверхности воды) и даже заползание под воду (под плавающий лист растения). Оба последних приема не свойственны остальным группам листоедов.

Весьма существенны для радужниц направление и характер действия стимула, а также особенности среды, являющейся источником его возникновения, и положение жука по отношению к этому источнику. В этом случае жук, атакуемый в одной среде, стремится попасть в другую среду, сводя тем самым к минимуму, а иногда и полностью исключая действия хищника. Так, при быстро действующем стимуле сверху или сбоку (в направлении вдоль поверхности воды) жуки всех трех испытываемых видов падают вниз, в воду или в заросли растительности. При медленно действующем стимуле сверху или сбоку жуки (*D. crassipes* и *D. marginata*, например) отлетают в сторону, а *D. dentata* отлетает, убегает по поверхности воды, падает в воду или же заползает под лист плавающего растения [последнее действие отмечено нами и для *D. crassipes*, которая, по свидетельству Павловского и Лепневой (1948), в обычных случаях избегает погружаться в воду даже при откладке яиц]. Дважды мы отмечали факт заползания под плавающий лист кувшинки жуков *D. dentata* (в момент спаривания). При медленном нарастании действия стимула от поверхности воды (или из-под поверхности) жук *D. crassipes* убегает от края листа или затаивается под подогнутыми внутрь к центру диска краями листа кувшинки, жуки *D. dentata* и *D. marginata* в этой ситуации активно поднимаются по листовой пластинке вверх (дальше от поверхности воды) и, наконец, все три вида энергично вертикально взлетают (*D. dentata* — часто с поверхности воды) и отлетают от опасного места (см. таблицу).

После неоднократно повторявшихся атак (или выпущенные после поимки) жуки становятся более осторожными и не подпускают экспериментатора ближе 1,5–2 м. В этот момент они очень возбуждены и часто (без видимой причины) перелетают с растения на растение. В нор-

мальных условиях (при оптимальной погоде) жуки радужниц наиболее активны в полуденные и послеполуденные часы, в это время защитное поведение, особенно активная защита, проявляется наиболее ярко.

Интересно защитное поведение радужниц в период размножения. В том случае, когда плотность жуков на территории популяции невелика (0,3—10 экз/м<sup>2</sup>), защитное поведение осуществляется по рассмотренной выше схеме. Но в случае образования значительных скоплений<sup>1</sup>, а определенных насекомых в иное время и имеющих место только при определенных погодных условиях, защитные реакции проявляются двояко. Жуки из периферийной части скопления, даже находясь в состоянии значительного возбуждения и повышенной двигательной активности, практически не реагируют на неподвижно стоящего экспериментатора, слабо реагируют на его перемещения и отлетают только при значительном приближении (до 0,1—0,3 м) руки экспериментатора или при непосредственном прикосновении. Жуки из центральной части скопления реагируют только на очень резкие движения экспериментатора. Защитное поведение их выражено слабо, а в отдельных случаях реакции на опасность не адекватны. Так, при резком выпаде (имитации атаки) жук *D. crassipes* вместо падения (обычного его ответа на быстро действующий стимул) может взлететь вверх или навстречу руке экспериментатора.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Бородулина Т. Л., 1976. Видовые особенности и некоторые адаптации палеарктических поганок.— Бюлл. Моск. о-ва испыт. природы, отд. биол., 81, 3, 10—22.
- Кумари А. Р., 1953. Питание золотистой ржанки и значение ее в условиях лесной зоны распространения.— Зоол. ж., 32, 2, 288—293.
- Мазохин-Поршняков Г. А. (ред.), 1977. Руководство по физиологии органов чувств насекомых. М.: Изд-во МГУ, 1—224.
- Молодовский А. В., 1970. Питание краквы на Горьковском водохранилище.— Научн. докл. высш. школы, биол. науки, 9, 15—21.— 1971. Питание чирка-свистунка и чирка-трескунка на Горьковском водохранилище. Там же, 11, 20—25.
- Павловский Е. Н., Лепнева С. Г., 1948. Очерки из жизни пресноводных животных. Л.: Сов. наука, 1—459.
- Попов В. А., Попов Ю. К., Приезжев Г. П. и др., 1954. Результаты изучения животного мира зоны затопления Куйбышевской ГЭС. Казань: Тр. Казанск. филиала АН СССР, сер. биол., 3, 7—217.
- Эйгелис Ю. К., 1958. Питание и хозяйственное значение галки в условиях лесостепной дубравы «Лес на Ворскле».— Вестн. ЛГУ, сер. биол., 15, 93—101.

Куйбышевский педагогический институт

Поступила в редакцию  
15 апреля 1983 г.

#### ON THE MECHANISM OF DEFENSE REACTION IN THE *DONACIA* SPECIES (COLEOPTERA, CHRYSOMELIDAE)

S. I. PAVLOV

State Pedagogical Institute of Kuibyshev

#### Summary

Six types of defense reactions were established in *Donacia*. They were shown to depend, to a great extent, on abiotic factors, time of the day, density of population and seasonal peculiarities of biology of the beetles. The mechanism of discrimination of individual danger characteristics has been partially revealed. The community of these characteristics is considered as a danger stimulus determining the defense reaction of the beetles. All danger stimuli are divided into rapid- and slow-acting and are correlated with particular defense reactions. Under extremal conditions, the active defense of the beetles can be accompanied by reactions which are not inherent to the species under normal conditions.

<sup>1</sup> Так, в 1976 г. на оз. Большом Шелехметском нами зарегистрировано скопление *D. crassipes*, плотность жуков в котором достигала 70—80 экз/м<sup>2</sup>.