

5. Волынкин Ю.Л. О стадиях развития аэромоноза карпа // Рыбное хозяйство. – 2005. – № 2. – С. 87-88.

6. А61К2281768 РФ С2. Лечебный корм для рыб. Волынкин Ю.Л. – № 20044109902/13; Заявл. 15. 31.03.2004 // Бюл. изобр. – 2006. – № 23. – С. 244.

7. Волынкин Ю.Л. Временные рекомендации по профилактике и лечению зимних форм краснухи рыбопосадочного материала и ремонтно-маточного поголовья карпа и растительно-ядных рыб // Ветеринарный отдел с Госуд. ветеринарной инспекцией Белгородского облисполкома, № 3 – 1 от 15 января 1992 г.. – 2 с.

8. Волынкин Ю.Л. Временное наставление по применению гранулированного комбикорма ЛГК против аэромоноза и псевдосоноза рыб // Ветер. отдел с Госветинспекцией управления сельского хозяйства администрации Белгородской области. – № 27 от 28 января 2002 г. – 2 с.

FEATURES LINEAR AND WEIGHT GROWTH MARKETABLE CARP AT DIFFERENT-AGE CONTENT IN POND

J.L. Volynkin

Belgorod State University, Pobedy St., 85, Belgorod, 308015, Russia

E-mail: volynkin@bsu.edu.ru

Monitoring of average meanings of the size, the weight, nourishment, factor of accumulation of weight, fattening of interiors use for rationing of a feeding. In Russia a necessary element of technology of cultivation of carp is the realization medicative-preventive diet against aeromonosis with the help of forages containing furacilinum or furazolidonum. The recipes are protected by the inventions. At a delay medicative-preventive diet there is a delay of rate of growth of a carp. Is established, that the growth rate and autumn average weight is determined by the sizes of fish at implantation in pond; that the fishes in a pond are divided on size groups, which conduct the detached image of life and differ on a physiological condition; that fattening of interiors reflects intensity of consumption of forages and in group of large fishes always above, than at fine.

Key words: carp, pond, food, feed, growth, age, aeromonosis, medicative-preventive diet, furazolidonum.

УДК 591.51

БИОЦЕНОТИЧЕСКИЙ АСПЕКТ ИНДИВИДУАЛЬНОГО НАУЧЕНИЯ У ХИЩНЫХ ЧЛЕНИСТОНОГИХ

А.В. Присный

Белгородский государственный университет, 308015, г. Белгород, ул. Победы, 85

E-mail: prisniy@bsu.edu.ru

Изучалось пищевое поведение хищных и многоядных членистоногих (насекомых и паукообразных) в лабораторных и полевых экспериментах, а также в естественной среде их обитания. Анализировались ориентировочный аспект – поиск потенциальных жертв, преодоление сопротивления жертв, питание, а также взаимодействие с пищевыми конкурентами. Регистрировались как разовые поведенческие реакции, так и долговременные изменения в поведении.

Установлено, что многоядные зоофаги и зоофитофаги, на основе индивидуального научения способны: а) временно расширять область поиска жертв, включая в нее дополнительный ярус (обучение методом проб и ошибок); б) временно изменять положение периода пищевой активности в циркадном ритме (латентное обучение и классические условные рефлексы); в) включать защитные и оборонительные реакции в пищевое поведение в качестве временных стереотипных элементов на период перехода к питанию новым видом жертв (обучение по типу инсайта и привыкание); г) исключать начальные элементы пищевого поведения, переходя от типичной пищевой конкуренции к факультативному комменсализму (обучение по типу инсайта); д) противодействовать конкуренции (интеграция). Вариабельность пищевого поведения на основе индивидуального научения служит центральным механизмом функционирования первого биоценотического уровня регуляции численности насекомых – функциональной реакции многоядных хищников и способом временного замещения специализированных хищников на втором уровне.

Ключевые слова: пищевое поведение, хищные насекомые и пауки.

Введение

К началу XXI века несколько снизился интерес исследователей к поведению животных. Но важным наследием «бума этологии» стало признание наличия сложных, развивающихся в онтогенезе, форм индивидуального поведения у беспозвоночных животных [8]. Представление о движении, питании, воспроизводстве и других проявлениях жизнедеятельности у беспозвоночных, как основанных только на отдельных безусловно-рефлекторных ответах или на инстинктах, ушло в прошлое. Во множестве экспериментов показано, что развитие условных рефлексов в течение индивидуальной жизни, или индивидуальное научение, определяется и врожденными и приобретенными характеристиками, взаимодействием генотипа и среды, то есть представляет собой часть фенотипа особи. Конечно же, любой фенотип включает и видоспецифичные и индивидуальные элементы, где первые в большей степени определяются единством видового генома, а вторые – разнородностью и неповторимостью среды обитания отдельного живого тела. Научение (или обучение), включающее привыкание, классические условные рефлексы, обучение методом проб и ошибок, обучение по типу инсайта и интеграцию [2, 7], традиционно рассматривается с позиций развития индивидуальных адаптаций, повышающих конкурентоспособность особей и их успех в размножении. Биоценотические же аспекты развития приспособительного поведения, по крайней мере, для необщественных членистоногих, остаются вне поля зрения исследователей.

Среди множества элементов поведения более других доступными для изучения считаются ориентировочный, пищевой и половой. Возможно, это определяется относительной «простотой» рефлекторно-инстинктивной основы сопровождающих их нервных процессов и наличием у исследователей необходимой приборно-инструментальной базы для ведения таких исследований. Важной для результативности исследования оказывается здесь и понятность раздражителя и закрепляющего стимула.

Методы исследования

Изучалось питание хищных и многоядных членистоногих (насекомых и паукообразных) в лабораторных и полевых экспериментах, а также в естественной среде их обитания. Основные результаты экспериментов, касающиеся пищевых предпочтений и прожорливости изучаемых видов, уже отражены в публикациях [3, 4, 5]. Одновременно с этими характеристиками изучалось и пищевое поведение, включая ориентировочный аспект – поиск потенциальных жертв, преодоление сопротивления жертв, питание, а также взаимодействие с пищевыми конкурентами. Регистрировались как разовые поведенческие реакции, так и долговременные изменения в поведении. Максимальная продолжительность лабораторного эксперимента 15 мес. В каждом эксперименте, в зависимости от его содержания, использовалось от 10 до 100 особей хищников.

Условия экспериментов.

Лабораторные садки: площадь основания 0,04-0,09 м², высота 0,3-0,4 м; на дне – песок или почва (2-4 см), «поилка»; растения с корневой системой в субстрате или закрепленные в узкогорлой емкости с водой; освещение – естественное или искусственное с ритмом по задачам эксперимента; состав и размещение потенциальных жертв – соответственно задачам эксперимента. Полевые садки: основание – 1,0 м², высота 1,0 м; почва, увлажненность, освещение – нерегулируемые; растения – модельные с естественным укоренением и регулируемым положением стеблей.

Результаты и их обсуждение

Результаты изучения элементов пищевого поведения.

1. Поиск потенциальных жертв.

Изучались способ обнаружения потенциальной жертвы и способность хищника расширять или менять ярус поиска.

Пауки *Araneus cucurbitinus* (Cl.), *A. quadratus* Cl. – тенетники растительного и кустарникового ярусов. Нападают только на насекомых, попадающих в ловчую сеть, ориентируясь на натяжение и вибрацию сигнальной нити и частей паутины. В отсутст-

вие жертв меняют местоположение, спускаясь на поверхность почвы и преодолевая по ней расстояние до другого растения. Даже после голодания в течение 3-5 недель положительно реагируют на насекомых, предлагаемых в качестве жертв, только если они помещены в ловчую сеть. Паук *Theridion ovatum* Cl. – тенетник растительного яруса. В естественных условиях независимо от своего возраста нападает на насекомых как падающих в тенета, так и ползающих по растениям. В лабораторных экспериментах при длительном отсутствии жертв (более 5 дней) начинает обследовать садок в поисках жертв. Отмечен случай нападения на жукелицу *Curtonotus aulica* Pz., пробежавшую по поверхности почвы примерно в 20 см под тенетами паука. Подготовка жертвы к поеданию и поедание происходят только в паутине. Паук *Xysticus kochi* (Thor.) – бродячий засадник, обитатель поверхности почвы. Даже в условиях голодания в растительный ярус не поднимается. Не способны подниматься на растения для поиска жертв некрозоофаги *Silpha obscura* L., *S. carinata* Hbst. (Silphidae), *Dermestes lanarius* Ill. (Dermestidae), Staphylinidae, личинки Cantharidae.

Хищные клопы, жуки и сетчатокрылые при поиске потенциальных жертв первично ориентируются на основной ярус собственной активности. При отсутствии жертв в этом основном ярусе расширяют охотничье пространство. Так, клопы *Nabis ferus* L., *N. pseudoferus* Rem., *Aptus mirmicoides* Costa и *Zicrona caerulea* L., личинки златоглазок *Chrysopa carnea* Steph., после завершения обследования травяного яруса в садках, спускаются на поверхность почвы и, обнаруживая здесь жертву, производят нападение в «чуждом» ярусе. В свою очередь жукелицы *Calosoma auropunctatum* Hbst., *C. denticolle* Gebl., *Carabus cancellatus* Ill., *C. violaceus* F., *Poecilus cupreus* L., *P. crenuliger* Chd., *Pterostichus melanarius* Ill, *P. niger* Schall., *Calathus halensis* Schall. и другие легко расширяют область поиска, включая в нее, при недостатке жертв на поверхности почвы, травяной ярус, особенно в экспериментах со стеблями, пригнутыми к поверхности почвы. Большинство их (исключая виды рода *Pterostichus*) в лабораторном эксперименте с размещением жертв только в травяном ярусе уже с 3-5 поиска жертв начинают его с обследования растений. Однако при пересадке в другой садок поиск жертвы они вновь начинают с поверхности почвы. Индивидуальное научение здесь определяется временной ситуацией в конкретном объеме пространства.

2. Период пищевой активности.

Все эксперименты с хищниками, кроме «разовых», начинались после освоения ими индивидуального пространства – многократного обследования садка и постройки убежища. Как правило, этот период составлял 2-3 дня.

В экспериментах по изучению прожорливости у герпетобионтных жуков жертвы помещались в садки в определенное время (17.00-17.30), независимо от периодов естественной пищевой активности, отличающихся у разных видов и смещающихся в течение сезона [6]. К концу первой недели эксперимента большинство особей перестают реагировать на появление или движение экспериментатора как на угрозу и начинают реагировать на его манипуляции, сопровождающиеся звуками, вибрацией субстрата, затемнением садков как на сигналы предшествующие появлению жертв. Особенно наглядно это проявляется у выходящих из убежищ жукелиц родов *Pterostichus* (*P. melanarius*, *P. macer* Marsch.) и *Poecilus* (*P. crenuliger*, *P. cupreus*, *P. sericeus* F.-W., *P. versicolor* Sturm.) в виде повышения двигательной активности или выхода к кормушке. На 10-14 день особи, принадлежащие именно к этим видам, начинают покидать убежища до приближения к садкам экспериментатора – «по времени кормления». Привыкание к появлению в садке руки человека с пинцетом происходит быстро, в течение 2-4 дней. Но характер и степень привыкания весьма индивидуальны. Как крайние проявления у *P. cupreus* на 15-й день эксперимента можно рассматривать, с одной стороны, конфликтное поведение – прижимание тела к субстрату после выхода к «кормушке» и, с другой стороны, «выпрашивание» жертвы с приемом ее непосредственно из пинцета. Внешнее проявление угасания сформировавшегося условного рефлекса наблюдается после 1-2 выходов, не подкрепленных появлением жертвы. Еще от одного до трех дней проходит вне устойчивого времени пищевой активности, после чего хищник возвращается к характерному для вида (сумеречному) ритму активности в данный период сезона (август). По крайней мере, отдельные виды жукелиц способны к временному подавлению

нию видоспецифичных ритмов пищевой активности и смещению периода активности на время, определяемое устойчивой биоценотической обстановкой. У изучавшихся в экспериментах мертвоедов (*S. obscura* и *S. carinata*), кожееда (*D. lanarius*), стафилинов (*Staphylinus caesareus* и *Emus hirtus*) и карапузиков (*Margarinotus bipustulatus* Ol., *Hister quadrimaculatus* L.) в естественных условиях пик активности приурочен к дневному времени и более растянут. Поэтому выраженных смещений ритма для них установить не удалось. Не наблюдалось и привыкания их к ритму, установленному экспериментатором, что объясняется для каждого из видов особенностями питания и условиями обитания. Некро-зоофаги в период активности почти непрерывно перемещаются, обследуя поверхность почвы, а хищники-олигофаги активно передвигаются, в том числе перелезают, в поисках специфического субстрата, где обитают их жертвы. Период и пик пищевой активности в циркадном ритме у многоядных зоофагов исходно определяются комплексом морфофизиологических признаков, но легко модифицируются соответственно складывающейся трофической обстановке.

3. Нападение и питание.

Насекомые, использовавшиеся в экспериментах в качестве жертв, по признаку защитных механизмов от поедания могут быть разделены на следующие группы: незащищенные; имеющие химическую защиту; имеющие пассивную морфологическую защиту; активно использующие морфологическую защиту; активно обороняющиеся. При этом отнесение потенциальной жертвы к той или иной группе определяется конкретной ситуацией. Сама же ситуация складывается как случайное индивидуальное отношение двух объектов, занимающих закономерное положение в сформировавшейся пищевой сети. В общем случае взаимоотношение объектов определяется соотношением комплексов их биохимических, морфологических и поведенческих особенностей, а в конкретном случае – наличием опыта взаимодействия с такими объектами, то есть индивидуальным научением. Так, даже если объекты являются сопряженными звеньями одной пищевой цепи на уровне популяций, индивидуальное отношение может нарушаться размерно-возрастным несоответствием, сформировавшимися иными пищевыми предпочтениями и пр. Наоборот, сформировавшиеся индивидуальные пищевые отношения как результат предшествующего опыта могут не соответствовать общим популяционным. В этих случаях конфликтные ситуации разрешаются с помощью стандартных и нестандартных поведенческих реакций, включаемых в пищевое поведение. К числу таких реакций относятся, прежде всего, движения, направленные на преодоление физиологических, морфологических и поведенческих защитных механизмов потенциальной жертвы.

В экспериментах по изучению способности европейских хищных членистоногих переходить на питание американскими листоедами – колорадским картофельным жуком и полосатым амброзиевым листоедом было выявлено, что все проверенные в этом отношении многоядные зоофаги и зоофитофаги обладают характерной поведенческой реакцией на первую пробу гемолимфы новых видов жертв: клопы очищают хоботок передними ногами; жуки, златоглазки и пауки очищают ротовой аппарат от излившейся гемолимфы, пережевывая почву или вытирая об нее ротовые части (рис. 1, 2). Олигофаги, как правило, не имеют такой реакции, и потребление гемолимфы у одних из них не вызывает патологических состояний (*Z. caerulea* – питается преимущественно личинками листоедов), а у других вызывает временное блокирование пищевых реакций, или отравление, вплоть до гибели (*Araneus spp.*, *Philonthus spp.* и др.). В последующем виды, способные включать в свой рацион новые виды жертв, или приобретают терпимость (=привыкают) ко вкусу гемолимфы (клопы, златоглазки и пауки), или, прокусывая покровы жертвы, выдавливают гемолимфу в субстрат (жужелицы родов *Calosoma*, *Carabus*, *Pterostichus*, *Poecilus*, *Calathus*, *Taphoxenus*, *Harpalus*, *Ophonus*, паук *T. ovatum*) (рис. 3), после чего питаются плотными тканями. Уже повторное нападение на жертву сопровождается «целенаправленным» выдавливанием гемолимфы. Далее оно совершенствуется в выполняемых хищником действиях, но позже реакция выдавливания гемолимфы ослабевает вплоть до полного исчезновения, что характеризует полное привыкание хищника к данному виду жертвы. В экспериментах полное привыкание к питанию колорадским жуком, амброзиевым листоедом и гусеницами мельничной огневки происходило у разных видов жужелиц за 15-25 дней (без строгой видовой зависимо-

сти). После полного привыкания к одному виду жертв хищники демонстрируют реакцию очистки ротового аппарата на любой другой вид жертвы, даже если прежде она входила в рацион особи, то есть у них развивается сменяемая функциональная монофагия. Полное привыкание сопровождается формированием у хищника стереотипного «образа искомого». При демонстрации им разных пластилиновых муляжей во время «планового» кормления они прячутся в убежище от «рогатой» формы (рис. 4), мирно обследуют «кольцо» (рис. 5) и нападают на «личинку колорадского жука» (рис. 6). В естественных условиях такое состояние характеризует переход многоядного хищника на питание видом явно доминирующим в сообществе.



Рис. 1. Очистка ротового аппарата у *Poecilus cupreus* после прокусывания покровов колорадского жука



Рис. 2. Очистка ротового аппарата у *Pterostichus melanarius* после прокусывания покровов личинки мертвоеда



Рис. 3. Выдавливание гемолимфы перед поеданием личинки колорадского жука красотелом *Calosoma denticolle*



Рис. 4. *Pterostichus melanarius* прячется в убежище при появлении «рогатой формы»

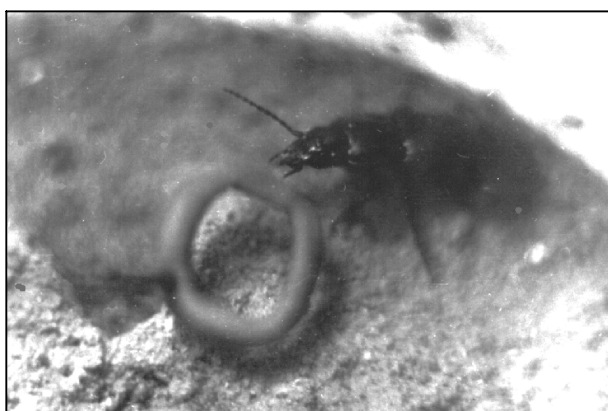


Рис. 5. *P. melanarius* обследует пластилиновое кольцо



Рис. 6. *P. melanarius* нападает на пластилиновый муляж личинки колорадского жука

Реакция очистки ротового аппарата наблюдается у жуужелиц и после оборонительных действий гусениц капустной белянки и капустной совки, когда в ответ на нападение хищника гусеница отрыгивает содержимое средней кишки на голову нападающего.

Постепенное индивидуальное привыкание хищников к питанию новыми видами жертв происходит и в условиях агроценозов, где особенно быстро и резко происходит смена доминирующих фитофагов, паразитоидов и хищников олигофагов. Экспериментальная проверка поведенческих реакций отловленных в модельных агроценозах хищников-полифагов и серологический анализ содержимого их желудков полностью подтвердили возрастную динамику перехода каждого из видов хищников и всего их комплекса на питание доминирующим видом потенциальных жертв, не имеющим непреодолимых для хищников защитных механизмов (колорадским жуком или амброзиевым листоедом).

С преодолением хищниками защитных механизмов жертв связаны некоторые формы индивидуального научения, определяющие успех в пищевой конкуренции и провоцирующие нахлебничество у более крупных хищников.

При содержании в садке хищных жуужелиц, значительно отличающихся размерами тела (*C. auropunctatum* и *P. crenuliger*, *C. cancellatus* и *P. cupreus*), проявлялась форма конкурентных отношений, которые скорее следует определить как комменсализм со стороны крупного хищника. Она имела место не только в условиях ограниченного количества корма, но и в единичных случаях и при его избытке. Красотел или брызгун выжидали, пока птеростих выдавит гемолимфу из личинки колорадского жука, отбирали ее и съедали, хотя сами «готовили» личинок не менее эффективно. С повторением этой ситуации оба вида птеростихов переходили к питанию в убежище, что не является для них характерным. Конфликтная ситуация, связанная с отбором приготовленной для поедания жертвы может разрешаться неожиданным способом. Так, в паре «красотел и птеростих», жившей в одном садке уже около 1,5 месяцев, неудачная попытка вернуть отнятую жертву «перетягиванием» и «грубые отталкивания» спровоцировали у птеростиха каскад ранее не регистрировавшихся элементов поведения: подкрадывание к питающемуся красотелу и укусы за одну из задних лапок в трехкратном повторении; убежание по периметру садка от красотела, оставившего жертву на время погони; схватывание оставленной жертвы и доедание ее уже в убежище.

Агрессия, направленная на более крупного хищника-нахлебника, может иметь место и в естественных условиях. Оса *Ammophila sabulosa* L., уже почти дотащив гусеницу совки до вырытой ранее норки, подверглась нападению прыткой ящерицы (*Lacerta agilis* L.), которая грелась здесь на солнцепеке. Ящерица отняла у осы парализованную гусеницу и тут же ее проглотила. Потеряв добычу безвозвратно, оса, тем не менее взлетала на высоту до 60-80 см и с громким жужжанием пикировала на ящерицу (каждый раз немного не долетая до открытой пасти) до тех пор, пока ящерица покинула эту площадку, скрывшись в травостое на удалении около одного метра.

Приведенные примеры подтверждают способность насекомых к усложнению поведения на основе индивидуального опыта и широкое участие приобретаемых в онтогенезе условных рефлексов в формировании поведения у «одиночных» насекомых и пауков. Индивидуальное научение оказывается значимым для установления внутривидовых и межвидовых отношений на индивидуальном уровне. Оно лежит в основе функциональной реакции многоядных хищников на увеличение плотности популяции жертвы [1], обеспечивая поведенческий механизм их переключения на доминирующий вид потенциальных жертв.

Выводы

Членистоногие, относимые к группе многоядных зоофагов и зоофитофагов, на основе индивидуального научения способны: а) временно расширять область поиска жертв, включая в нее дополнительный ярус (обучение методом проб и ошибок); б) временно изменять положение периода пищевой активности в циркадном ритме (латент-

ное обучение и классические условные рефлексы); в) включать защитные и оборонительные реакции в пищевое поведение в качестве временных стереотипных элементов на период перехода к питанию новым видом жертв (обучение по типу инсайта и привыкание); г) исключать начальные элементы пищевого поведения, переходя от типичной пищевой конкуренции к факультативному комменсализму (обучение по типу инсайта); д) противодействовать конкуренции (интеграция).

Вариабельность пищевого поведения на основе индивидуального научения служит центральным механизмом функционирования первого биоценотического уровня регуляции численности насекомых – функциональной реакции многоядных хищников и способом временного замещения специализированных хищников на втором уровне.

Список литературы

1. Викторов, Г.А. Проблемы динамики численности насекомых на примере вредной черепашки / Г.А. Викторов. – М.: Наука, 1967. – 270 с.
2. Дьюсбери, Д. Поведение животных: сравнительные аспекты / Д. Дьюсбери. – М.: Мир, 1981. – 480 с.
3. Ковалев, О.В. Сравнительная оценка патогенов и энтомофагов у листоедов рода *Zygogramma* Chevг. и колорадского жука *Leptinotarsa decemlineata* Say (Coleoptera, Chrysomelidae) в Старом и Новом Свете / О.В. Ковалев, А.В. Присный // Теоретические основы биологической борьбы с амброзией. – Л.: Наука, 1989. – С. 81-104.
4. Присный, А.В. Роль комплекса энтомофагов в снижении численности колорадского жука / А.В. Присный // Исслед. по энтомол. и акарол. на Украине: тез. докл. II съезда УЭО. – Ужгород, 1980. – С. 199-200.
5. Присный, А.В. Оценка комплекса напочвенных хищных жуков как энтомофагов колорадского жука на примере юга Центрально-Черноземного района РСФСР: автореф. дис. ... канд. биол. наук / А.В. Присный. – Л., 1984. – 23 с.
6. Присный, А.В. Сезонная динамика миграционной активности некоторых хищных жесткокрылых (Coleoptera) / А.В. Присный // Энтомол. обозрение. – 1987. – Т. 56, № 2. – С. 273-278.
7. Хайнд, Р. Поведение животных. Синтез этологии и сравнительной психологии / Р. Хайнд. – М.: Мир, 1975. – 855 с.
8. Шовен, Р. Поведение животных / Р. Шовен. – М.: Мир, 1972. – 487 с.

BIOCENOTIC ASPECT OF INDIVIDUAL SELF-EDUCATION OF PREDATORY ARTHROPODS

A.V. Prisniy

Belgorod State University, Pobedy St., 85, Belgorod, 308015, Russia
E-mail: prisniy@bsu.edu.ru

The food behaviour of predatory and polyphagous arthropods (insects and spiders) in laboratory and field experiments, and also in natural environment of their life was studied. Were analyzed rough aspect – search of potential victims, overcoming of resistance of victims, feeding, and also interaction with the food competitors. Were registered both unitary reactions, and long-term changes in behaviour.

Is established, that polyphagous zoophags and zoo-phytophags, on the basis of the individual self-education are capable: a) temporarily to expand area of search of victims, switching in it an additional strata (training by a trial and error method); b) temporarily to change a situation of the period of food activity in a daily rhythm (latent training and classical conditioned reflexes); c) to include protective and reactions of an active defence in food behaviour as temporary stereotyped elements for the period of transition to a feed by a new kind of victims (training for a type incite and acustoming); d) to exclude initial elements of food behaviour, passing from a typical food competition to facultative commensality (training for an incite-type); e) to counteract a competition (integration). The variability of food behaviour on the basis of the individual self-education serves as the central mechanism of functioning of the first biocenotic level of regulation of insect's number – functional reaction of polyphagous predators and as the way of temporary replacement of the specialized predators at the second level.

Key words: food behaviour, predatory insects and spiders.