

of species in anthropocoenosis varied depending on the size of their areas. The recreational pressing has presumably less influence on the numbers, but more on the species diversity of amphibian and reptile. In less developed areas, their numbers increase due to the presence of background species. The effectiveness of adaptation of some species of amphibians and reptiles is apparently associated with an adequate response to environmental changes brought about by anthropogenic impact on the natural environment. As the research has shown, anthropogenic impacts contributed to the spread and growth of the numbers of 7 species (2 species of amphibians and 5 species of reptiles). For Absheron Peninsula and Gobustan, such species were *Bufo variabilis*, *Pelophylax ridibundus*, *Eremias velox*, *Cyrtopodion caspius*, *Emys orbicularis*, *Natrix tessellata*, *Macrovipera lebetina*. During the period of research, all these species were observed practically in all anthropogenic landscapes and now can be considered promising synanthropes for the regions studied.

Keywords: amphibian; reptile; numbers; anthropogenically transformed territories; synanthropization; coefficients of species diversity; degree of anthropogenization; adaptation; ecological plasticity; Gobustan; Absheron peninsula; Eastern Azerbaijan.

УДК 595.768.12

КОМПЛЕКС РЕАКЦИЙ, ОБЕСПЕЧИВАЮЩИХ ЗАЩИТНОЕ ПОВЕДЕНИЕ ЖУКОВ-ЛИСТОЕДОВ (COLEOPTERA, CHRYSOMELIDAE)

© 2017

Павлов Сергей Иванович, кандидат биологических наук,
доцент кафедры биологии, экологии и методики обучения

Самарский государственный социально-педагогический университет (г. Самара, Российская Федерация)

Аннотация. В течение 1974–2014 гг. в условиях Самарской области изучалось защитное поведение 25 фоновых видов жуков-листоедов (Coleoptera, Chrysomelidae). Стратегия защитного поведения ориентирована на сохранение, приумножение и расселение вида в пространстве. Она включает в себя 2 блока разных, часто весьма сложных реакций: пассивную (представленную 25 типами реакций) и активную защиту (представленную более чем 45 типами двигательных проявлений). Пассивные реакции не требуют дополнительного расходования усилий и энергии, они представлены, главным образом, неподвижными позами маскировки, затаивания и другими. Активная защита, напротив, невозможна без затраты дополнительных усилий. Причем, чем она сложнее и включает серию из нескольких отдельных защитных реакций, тем она в итоге эффективнее (это в первую очередь имеет отношение к поведению защиты имаго и личинок старших возрастов). Защитное поведение может быть индивидуальным и групповым. Защитное поведение тесно связано с другими функциональными поведенческими блоками (трофической, коммуникацией и репродукцией). Замечено, что после «включения» иных типов поведенческих реакций интенсивность самой защиты заметно тормозится, скорее всего, в результате частичной блокировки «центра защиты» в нервной системе активизировавшимися смежными центрами других типов поведения. Помимо реальных защитных двигательных реакций, у листоедов существует система врожденных морфологических, анатомических и физиологических адаптаций, позволяющих им переживать многие негативные влияния окружающей среды.

Ключевые слова: жуки-листоеды; имаго; личинки; Самарская область; комплекс реакций; защитное поведение; защитные приспособления; двигательные реакции; активные фазы насекомых; пассивная защита; активная защита; формы поведения.

Как известно, весь комплекс поведенческих реакций любого насекомого (впрочем, как и других животных) направлен на реализацию *генеральной стратегии*, требующей в итоге репродукции, сохранения, приумножения и расселения вида в пространстве. Именно на «шкале» реализации данной стратегии мы отмечаем степень успешности (с точки зрения эволюции) того или иного вида биоты.

Понятно, что защитное поведение в этом контексте (связанное с избеганием личинками или имаго листоедов негативных влияний среды) является «неоспоримым лидером» среди всех прочих типов поведения (может быть, кроме репродуктивного), ибо, если защитное поведение реализуется не в полной мере или оно не слишком эффективно, то актуальность успешного трофического, репродуктивного и других форм поведения сводится к нулю. Без сложной совокупности защитных реакций в той агрессивной среде, каковой для вида является естественное окружение, ни один организм существовать не может [1–3].

Защитное поведение у разных насекомых имеет различную значимость в отношении ценности жизни

одной особи или целой семьи (колонии, популяции, т.е. многих особей): известны случаи «самопожертвования» отдельных имаго-«солдат», защищающих гнездо, муравейник, улей (у общественных насекомых); охраны будущих потомков (у медведок и ухверток); прятания и маскировки кладки (у жуков-листоедов).

Однако рассматривать защитное поведение в отрыве от иных поведенческих проявлений было бы некорректно, так как защита обеспечивает выживание вида и, соответственно, его подготовку к осуществлению других форм поведения. Интенсивность реакций защиты, после поэтапного «включения» иных (трофических или репродуктивных) функциональных реакций, заметно снижается, очевидно, в результате частичной блокировки «центра защиты» в нервной системе активизировавшимися смежными центрами поведения.

Естественно, что защитное поведение тесно связано с морфологическими, анатомическими и физиологическими особенностями организма (формой те-

ла, скульптурой покровов, окраской, локомоцией, хеморецепцией и другими).

Кроме собственно защитных реакций (движений или поз), ниже будут рассмотрены и защитные приспособления, используемые листоедами (имаго и личинками).

Цель работы: обобщить материалы авторских нативных и лабораторных наблюдений и экспериментов и классифицировать основные типы реакций защитного поведения жуков-листоедов.

Материал собран нами в 1974–2014 гг. на территории Самарской области. Были использованы стандартные методики, адаптированные автором: 1) *визуальные наблюдения* за жуками в природе (при обследовании территории на трансекте, модельном участке, в садках); 2) *наблюдение за естественным поведением жуков* в садках в лаборатории; 3) *эксперименты в садках* (с созданием искусственных помех и стресс-факторов, в результате подсаживания к одиночным и групповым листоедам хищников разных видов); 4) *одновременная фото- и видеорегистрация* интересных моментов защитного поведения жуков-листоедов.

Обсуждение результатов

1. Пассивная защита (без затраты на нее дополнительной усилий и энергии) эффективна в случае применения насекомыми защитных приспособлений или кратковременной иммобилизации (потери подвижности), вызванной синдромом испуга, охлаждением тела ниже статистически возможного предела.

Защитные приспособления жуков – форма тела, несмачиваемость кутикулы, наличие волосяного покрова, состояние диапаузы. Назначение этих важнейших адаптаций – избегание враждебных абиотических агентов среды [4]. У видов, принадлежащих к разным экологическим группам, наблюдается [5] определенное понижение порога чувствительности к действию тех или иных более привычных для них климатических факторов. Например, обитатель открытых остепненных пространств листоед *Chrysolina graminis* L. менее подвержен влиянию резких скачкообразных изменений температуры воздуха, действию ветра (пороговой для него является скорость 7–8 м/сек) и осадкам. Подобная адаптация к неблагоприятным погодным параметрам среды касается всех сфер жизнедеятельности насекомого и, в том числе, процесса репродукции. Подобное же привыкание, квалифицируемое как один из видов памяти [6], отмечалось [7] и у других групп насекомых (например, муравьев).

Защите от негативных биотических влияний способствует покровительственная («криптическая»), маскирующая или «скрывающая» – рис. 1.1) либо предостерегающая («апосематическая» – рис. 1.2) окраска [8; 9], склонность к выделению гемолимфы (настоящие листоеды, колорадский жук), а также хорошее запоминание опасных мест [6].

Защитные приспособления личинок. Личинки более, чем имаго, подвержены воздействиям окружающей среды. Выделены 2 экологические группы: открыто- и скрытноживущие личинки.

К числу защитных приспособлений *открытоживущих* личинок относятся: форма тела; окраска покровов – рис. 1.3; мимикрия; наличие на теле выростов (щитоноски), позволяющих интенсивнее испарять избыток влаги; способность покрывать тело

клеяким чехликом из слизи и экскрементов (трещалки – рис. 1.3) или плоским щитком из отвердевших экскрементов и экзувиев (щитоноски); наличие кожных желез-бородавок с едкими пахучими выделениями; способность выделять гемолимфу (трещалки, тимарха, колорадский жук); совместное обитание (листоед ивовый синий, 1–2-й возраста личинок).

Скрытноживущие личинки используют различные естественные или искусственные укрытия. Обитание в «минах» предохраняет личинок листоедов-минёров от иссушения и врагов. Личинки радужниц развиваются под водой, клитрины – в муравейниках (мирмекофилия), галеруцины и земляные блошки – в почве.

Ниже будет рассмотрено несколько (наиболее обычных) типов пассивных (неподвижных поз) защитных реакций, позволяющих личинкам пережидать и преодолевать агрессивные влияния среды.

Инсоляция – облучение (разогревание) организма насекомом в солнечном световом потоке (рис. 1.3) обычно в утреннее время для достижения оптимальной температуры тела, требуемой при нормальной жизнедеятельности [10].

Переживание в неподвижном состоянии (плотно прижавшись к субстрату) негативных абиотических влияний окружающей среды (рис. 1.4) – дождя, ветровых потоков.

Затаивание (с прятаньем головы и усиков – наиболее уязвимых и чувствительных органов и частей организма – рис. 1.5) как способ избегания воздействия биотических агентов.

Падение с последующим затаиванием позволяет насекомому «резко уйти» из зоны контакта с опасностью на почтительное расстояние (иногда на несколько сотен длин корпуса).

Танатоз – «имитация смерти» (рис. 1.6) – внезапная довольно продолжительная иммобилизация, включающаяся в момент неожиданного нападения хищника. Выяснилось [11], что, в связи с танатозом, у многих насекомых (жуков-чернотелок, например) регистрировалась даже длительная остановка дыхания.

Отпугивание – выделение (из ротового отверстия – рис. 1.7, суставных сочленений конечностей, отверстий дыхалец и желез-бородавок) капель гемолимфы. Так, самка *Lilioceris lili* Scop., застигнутая в момент выбора ею подходящей площадки для откладывания яиц, выделяет из ротового отверстия крупную каплю гемолимфы и проявляет выраженную агрессивность (делает резкие выпады, опускает голову и приближается) по отношению к наблюдателю. Так проявляется индивидуальное защитное поведение.

Диапауза (перерыв) – особое физиологическое состояние в развитии насекомого для переживания неблагоприятного сезона года [12], характеризующееся резким снижением уровня метаболизма, приостановкой роста и созревания половых продуктов. Она обеспечивает морозостойкость и успешную перезимовку организма (например, имагинальная диапауза колорадского жука). В умеренных широтах наступление диапаузы определяется сокращением длины светового дня [13], а ее прекращение – длительным действием низких зимних температур (поэтому период вынужденного покоя довольно растянут).



Рисунок 1 – Пассивная защита жуков-листоедов:

- 1.1 – жук *Cryptocephalus laetus*, сидящий на цветке кульбабы осенней (фото О.В. Павловой);
- 1.2 – жук *Entomoscelis adonidis* – на камне (фото Д.В. Варенова);
- 1.3 – личинка трещалки затаилась на цветоносе лука гусиного (фото В.Н. Макаренкова);
- 1.4 – жук *Chrysomela populi* переживает дождь на побеге хвоща полевого (фото В.Н. Макаренкова);
- 1.5 – жук *Clytra quadripunctata* затаился (поджав усики) на листе дуба обыкновенного (фото В.Н. Макаренкова);
- 1.6 – танатоз жука *Chrysolina* sp. на листе щавеля (фото О.В. Павловой);
- 1.7 – выделение гемолимфы колорадским жуком (фото О.В. Павловой);
- 1.8 – личинка *Chrysomela* sp. с каплями отпугивающего экскрета на железах-бородавках (фото В.Н. Макаренкова)

2. Активная защита (с затратой дополнительной энергии, усилий и перемещениями – вплоть до физического контакта с раздражающим объектом или соперником).

Защитные приспособления имаго – наличие прыгательных задних ног (земляные блошки), межмандибулярного пространства захвата (у крупночелюстных), способность эффективно кусаться (радужницы, клитрины, эумольпины, настоящие листоеды) – позволяют им активно противоборствовать влиянию биотических агентов среды [4].

Защитные движения имаго. Высокая подвижность и разные типы локомоции (способность к полету и прыжкам) дают имаго существенное преимущество перед личинками. Ответная защитная реакция насекомого может быть *одноактной* (элементарной): например, затаивание, поджимание усиков и ног, втягивание головы в переднотулье (у скрытоглазов); или в виде серии последовательных двигательных реакций: отбегание или отлетание, прыжки (у блошек), закапывание в почву, враждебный ответ на агрессию (у крупночелюстных), подгибание ног и выделение гемолимфы из суставных сочленений (у хризолин и галеруцин) – наиболее обычные защитные движения имаго [14].

Как показали наши наблюдения, едкая гемолимфа и пахучие радикалы, извлекаемые насекомыми из кормовых растений, накапливаемые в организме и затем выделяемые в окружающую среду для отпугивания хищников, довольно быстро расходуются и постепенно теряют свою эффективность.

В листьях ряда видов ив вырабатывается ядовитый фенол салицин. Личинки некоторых листоедов, например *Chrysomela scripta* [15] или *Chrysomela aeneicollis* [16], адаптировались метаболизировать салицин в салицил-альдегид, накапливать его в дорсальных защитных железах-бородавках (рис. 1.8) и использовать как средство защиты. Установлено, что на ивах с высоким содержанием салицина в листьях выживаемость листоедов много выше, чем на других растениях. Эффект действия секрета усиливается благодаря скученности личинок младших возрастов. В стадии окукливания секрет сохраняется в линочной шкурке. Резкие движения потревоженных куколок способствуют разрушению клеток-резервуаров и выделению секрета наружу. Многие хищники и, в том числе, муравьи успешно отпугиваются защитными выделениями личинок и избегают нападать на куколок. Молодые жуки в первые дни жизни (находясь внутри куколочной капсулы), контактируя с ее поверхностью, приобретают резкий отпугивающий запах.

Абдоминальные железы жуков *Zophobas atratus* производят смесь защитных пахучих веществ (бензо-, метил- и этилхиноны). Объем продукции этого защитного секрета меняется в зависимости от возраста, пола конкретной особи и частоты выделения секрета в пространство [17]. Пик максимальной дневной порции выделенного секрета (94 нмоль/ос) приходится на 4–6-й день жизни имаго, минимальная (25 нмоль/ос) продуктивность – на 30–40-й день. Общая продуктивность защитных хинонов убывает с 12 по 36 день на 64% (причем выделение метил- и этилхинонов за это время падает соответственно на 72 и 68%, а бензохинонов – только на 28%). Установлено,

что продуктивность защитного секрета самцами на 10% выше, чем продуктивность его самками. Последнее эволюционное приобретение объясняется, скорее всего, тем, что самцы, будучи активным агентом репродуктивного процесса, вынуждены проводить длительное время находиться среди открытых, незащищенных им пространств в поисках малоподвижных самок и, соответственно, подвергаться большему риску нападения хищников.

Защитная реакция насекомого может включать в себя целую серию последовательных ответных актов. Характер такого ответа зависит от условий среды, времени суток, сезонных особенностей биологии листоедов, половой структуры и плотности их популяции, иных причин. Так, анализ защитного поведения радужниц позволил выявить 6 типов реакций [18], установить их зависимость от погодных условий, вскрыть механизм различения (дискриминации) жуками отдельных характеристик (модальностей) опасности, совокупность которых рассматривается нами как стимул опасности, действующий на жука в данный момент и определяющий ту или иную защитную реакцию.

Все стимулы опасности в зависимости от направления и характера их влияния, скорости нарастания делятся на *быстро* и *медленно действующие* и соотносятся с конкретными защитными реакциями. Отмечаются факты, когда в экстремальных условиях проявление активной защиты радужниц сопровождается действиями, которые в обычных случаях им совершенно несвойственны (заползание жука *Donacia crassipes* F. под воду, на нижнюю поверхность плавающего листа кубышки).

Защитное поведение сухопутных видов листоедов обычно проявляется менее разнообразно.

«Расcеяние в пространстве» (действие «эффекта массы») имаго, вышедших из мест зимовки, фазы куколки и нуждающихся в усиленном питании созревания (при минимуме конкурентных столкновений).

Ночевки на высоких вертикальных субстратах (кустах или камнях) – характерны для многих видов хортобионтов (рис. 2.1), обитателей открытых пространств (например, листоеда *Chrysolina graminis*). Подобное поведение квалифицировалось нами ранее только как терморегуляционное. Однако при наблюдениях за кобылками выяснилось [19], что такой способ ночевки является еще и весьма эффективным средством защиты от хищников (особенно от кормящихся ночью грызунов).

Прыжки – способ передвижения в пространстве, при котором достаточно *одного* энергичного толчка ногами, чтобы перенести тело насекомого на расстояние, равное нескольким десяткам длин его корпуса (до 60–70). Прыжки, являющиеся весьма эффективным средством защиты, характерны для листоедов подсемейства Alticinae (блошек), задние бедра которых в дистальной части имеют внутреннюю прыгательную аподему [20] – упругую связку с особым механизмом защелкивания. В момент соскальзывания зазубрины связки с фиксирующего ее паза на внутренней поверхности голени происходит щелчок, сопровождающийся резким выпрямлением согнутой конечности и отталкиванием ее от субстрата.

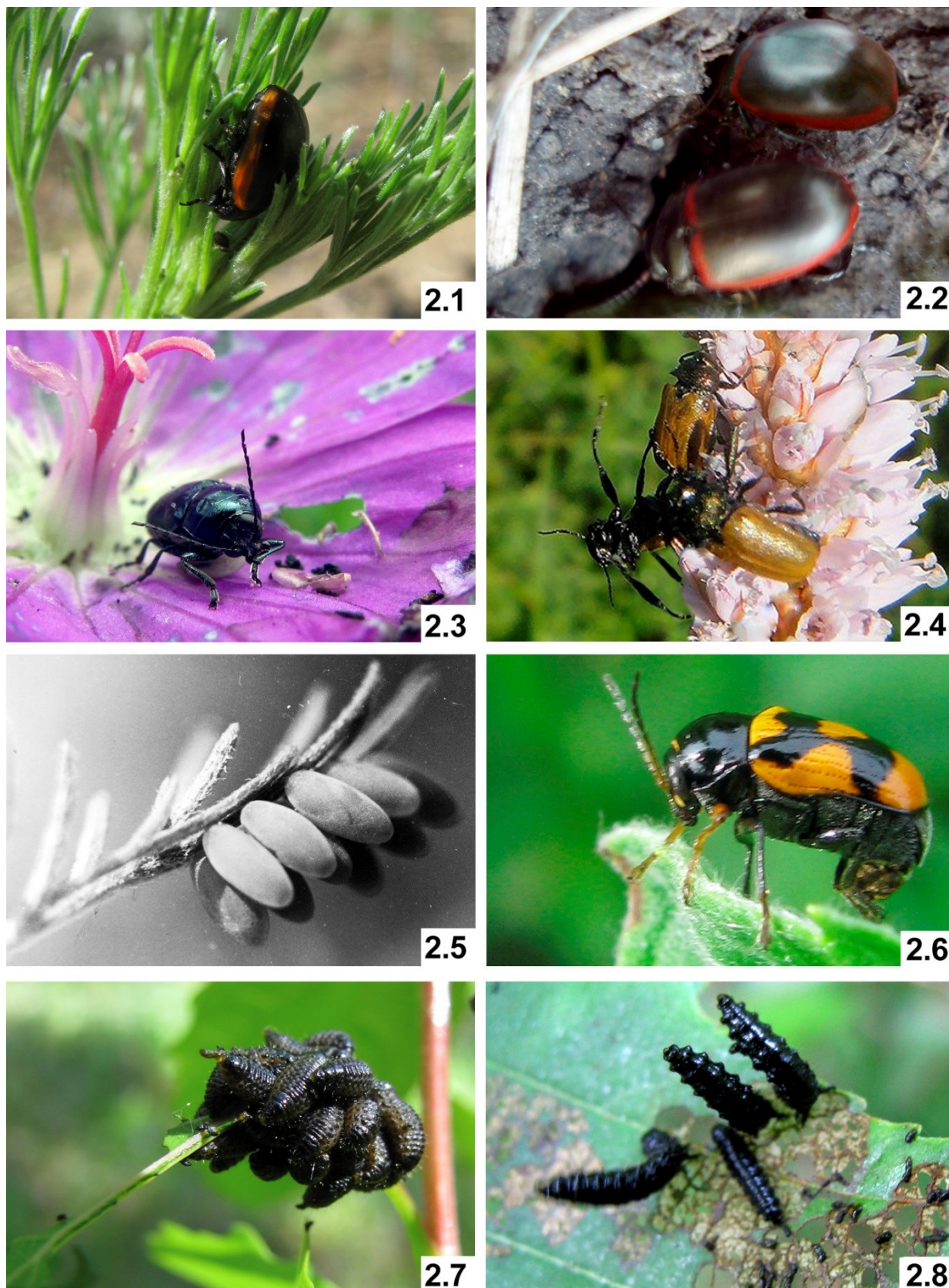


Рисунок 2 – Активная защита жуков-листоедов:

- 2.1 – имаго *Chrysolina marginata* прячется в междоузлии побега матрикарии непахучей (фото О.В. Павловой);
 2.2 – жуки *Chrysolina limbata* прячутся в трещинах почвы (фото О.В. Павловой);
 2.3 – послеполовая чистка самца *Cryptocephalus violaceus* на цветке герани луговой (фото В.Н. Макаренкова);
 2.4 – драка самцов-конкурентов *Labidostomis humeralis* на соцветии заразики обыкновенной (фото В.Н. Макаренкова); 2.5 – кладка *Chrysolina graminis* под листом полыни высокой (фото С.И. Павлова);
 2.6 – лепка яйцевого чехлика самкой *Cryptocephalus octacosmus*, сидящей на крапиве жгучей (фото В.Н. Макаренкова);
 2.7 – группа личинок 2-го возраста трещалок, сидящих на побеге кипрея болотного (фото О.В. Павловой);
 2.8 – подергивание открытоживущих личинок листоедов, кормящихся на крестовнике (фото С.И. Павлова)

Акустические сигналы «протеста», к которым принадлежит стридуляция (у трещалок и зумольпин [21; 22] – служит довольно эффективным «отпугивающим средством». Скрежещущие звуки (производимые мандибулами), издаваемые саранчовыми в момент их поимки хищниками, являются «сигналом отпугивания» и провоцируют нападающего выплюнуть добычу. Ни одна особь, посылающая подобный «сигнал протеста», не была съедена охотящимися гекконами [23].

Оповещение. Есть мнение, что акустические сигналы могут также служить «оповещающим фактором» для других особей вида, «работая» в пользу их защиты.

Прятанье от избыточного солнечного излучения, капель дождя (рис. 1.4) и ветровых потоков, в результате заползания в укрытие (трещину почвы – рис. 2.2, под листок, во влагалище листа, междоузлие – рис. 2.1, за стебель растения или другой естественный экран).

Краткосрочный (от нескольких минут до 2–3 часов) **переход в другую среду** (например, у имаго радужниц – заползание на нижнюю подводную сторону листа водного растения).

Долговременный (на 6–8 месяцев) **переход в другую среду** (например, уход жуков на зимовку в почвенные пустоты – трещины и камеры). Зимовочные скопления могут достигать 8 тыс. и даже 30 тыс. особей.

Потребление замещающих (дополнительных) **кормов**, при дефиците основных пищевых субстратов, позволяет имаго и личинкам какое-то время пережить отсутствие основных кормовых растений.

Комфортное поведение (чистка) позволяет насекомому избавиться от пыли, водяных капель, остатков пищи, сладкого растительного сока, вредных микроорганизмов и даже устранить источник посторонних запахов [24]. Жуки во время чистки, обильно смочив слюной лапки (рис. 2.3), потирают ими одна о другую, чистят голову, челюсти и усики; личинки же в случае значительного загрязнения ротового аппарата многократно вытирают его о субстрат.

Драки самцов-конкурентов отмечены [25] у видов, в таксонах которых (*Labidostomis*, *Coptocephala*) существует генетически запрограммированное преобладание самцов. Агрессивное поведение имаго включает 2 тактических приема: «**вбивание клина**» и «**подмена ключика**», а также около 12 типов реакций, развивающихся в течение 4 этапов схватки): **демонстрацию агрессивности** на расстоянии; **угрозу**, предшествующую нападению; **нападение** (рис. 2.4) и **защиту**. Драки жуков следует рассматривать с позиции защиты (естественного отбора и закрепления) лучших качеств вида (силы, ловкости и выносливости самцов).

Откладка яиц – процесс, во время которого самка листоеда остается неподвижной или малоподвижной (а следовательно, уязвимой для хищников) в течение 0,2–3,5 час. (у разных видов). У листоедов с открытоживущими личинками этот этап репродукции сильно укорочен и занимает 20–40 мин. Так, самке пяденицы, чтобы уложить рядом 5–8 яиц, требуется около 10 мин.; самке листоеда ивового синего

на вертикальное закрепление 15–20 яиц надо 18–30; листоеду травяному на подвешивание к нижней стороне листа полыни высокой 8–14 яиц – 28–38 мин.

Гораздо больше времени требуется самкам клитрин и скрытоглавов, изготавливающих индивидуальные защитные яйцевые чехлики для эмбрионов (подробнее см. ниже).

Самка *Labidostomis pallidipennis* Gebl. в момент откладки яйца (лепки защитного яйцевого чехлика) загораживает (пример группового защитного поведения) его своим телом от наблюдателя.

Превентивная забота о потомстве – защитное поведение насекомого, адресованное его следующему поколению [26]. Поскольку все имаго (до момента отрождения новых личинок) погибают, единственным способом эффективно участвовать с судьбе потомков является упреждающая защита кладки в целом – размещение ее в «минах» (у зеугофорин), подвешивание яиц на нижней, теневой стороне листа полыни (у хризолин – рис. 2.5), скрывание ее под водой (у радужниц) и под общей оотекой и «щитком» из экскрементов самки (у щитоносок) или же «запечатывание» отдельных эмбрионов в яйцевые чехлики (у синетин, скрытоглавов и клитрин – рис. 2.6).

Механизм этого процесса таков – приняв яйцо, появившееся из яйцевода, самка выделяет на его верхний полюс порцию экскрементов, которые начинает уплотнять (делая слой равномерным и достаточно тонким) расширенными вершинными частями задних голеней и основными члениками задних лапок. По мере убывания клейкой массы, самка добавляет необходимое количество материала на поверхность яйцевой капсулы, делая на поверхности до 80–120 вдавлений (готовый чехлик похож на шишку или семя растения).

Самка *Labidostomis pallidipennis* после откладки каждого яйца (из полной кладки, включающей 14–20 штук) прикрепляет его «страховочной нитью» к субстрату-листу кормового растения (на всю полную кладку требуется около 35–50 мин. времени). Следующий этап репродукции – ее перелет на новый участок (индивидуальное защитное поведение, позволяющее насекомому продолжить кладку в безопасном месте).

Самка скрытоглава 2-точечного «разбрасывает» запечатанные яйцевые чехлики с возвышения (вертикальной травинки, листа или ветки дерева). При чем чем выше она забирается, тем больше радиус рассеяния яиц в пространстве (и соответственно – меньше плотность распределения вновь отродившихся жуков на кормовой площади). Это своеобразная превентивная забота о потомстве, позволяющая в дальнейшем минимизировать трофическую конкуренцию между фитофагами.

Защитные приспособления личинок – способность развиваться под водой в наполненном воздухом кожистом коконе (у радужниц) и формировать защитный щиток из экскрементов и экзувиев (у щитоносок).

Важное защитное приспособление – изменение условий обитания в результате перехода из одной среды в другую (из воздушной в подстилку и затем в почву – тимарха).

Защитные движения личинок – затаивание или падение с растения и последующее затаивание; вы-

деление из ротового отверстия крупной капли гемолимфы, закрывающей (подобно скафандру) голову полностью (в ответ на прикосновение или встряхивание субстрата); изгибание тела или подергивание им в ответ на прикосновение (последняя реакция характерна для личинок и некоторых куколок ряда открытоживущих видов); уползание от беспокоящего предмета; способность агрегироваться в плотную группу (листоед ивовый синий, 1–2-й возраста личинок); использование щитка из экскрементов в качестве экрана от солнца и дождя или как балансир при перемещении по растению и перелезании с листа на лист (у щитоносок); регулярные суточные миграции (в зависимости от режима освещенности среды и температуры приземного слоя воздуха) в верхний или нижний ярусы травостоя или в подстилку [27].

«Сбивание в кучу» (действие «эффекта группы») для защиты личинок младших (1–2-го) возрастов, вышедших перед этим из фазы яйца, от переохлаждения, обезвоживания и хищников (рис. 2.7) [28].

Подергивание – резкие, судорожные движения, обладающие отпугивающим эффектом (рис. 2.8).

Убегание (уползание) от беспокоящего предмета.

Балансирование щитком (своего рода уплощенным противовесом) при перелезании с листа на соседний лист растения.

Прятание в тень, искусственно создаваемую самой личинкой (рис. 3) в результате разворачивания щитка перпендикулярно направлению падения солнечных лучей.

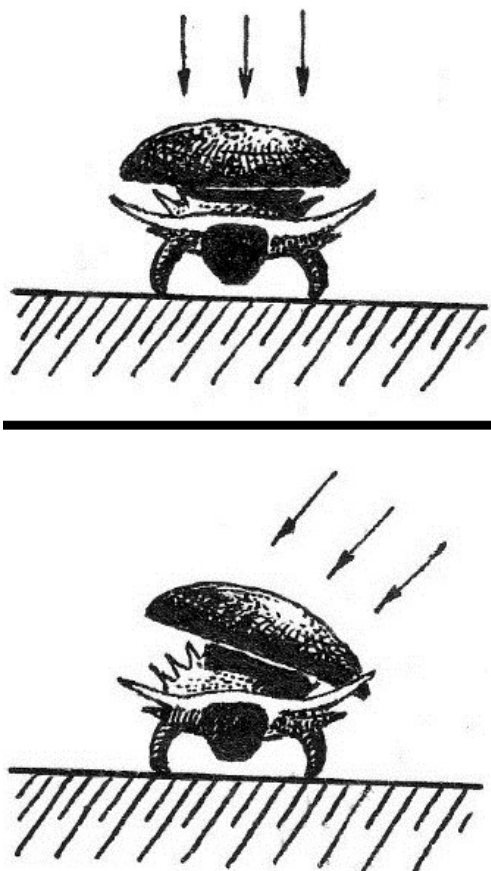


Рисунок 3 – Защитное поведение личинки листоеда-щитоноски, использующей при интенсивном солнечном излучении (направление световых лучей показано стрелками) в качестве непрозрачного экрана-зонта щиток из экскрементов (рис. С.И. Павлова)

Мирмекофилия и факультативное хищничество – не только трофический, но и, в известной степени, защитный аспект поведения. Поскольку, подбрасывая на «охотничье-фуражировочные тропы» муравьев похожие на семена растений яйцевые чехлики своих потомков, самки листоедов *Clytra* обеспечивают им «вселение» в муравейник (пример *мирмекофилии*), гарантированную (внутри него) защиту от хищников, благоприятный микроклимат и одновременно «резервную» кормовую базу – поскольку у термито- и мирмекофильных сапрофагов рода *Clytra* отмечено [3; 29] *факультативное хищничество* (когда при дефиците основного корма личинки способны потреблять и животный белок – яйца, личинок и куколок муравьев).

Каннибализм (в данном случае компенсаторный) – адекватная защитная реакция фитофагов на ухудшение условий обитания (возникновение дефицита влаги и корма) [30], которая позволяет отдельным, более сформированным и активным особям успешно переживать неблагоприятные природные ситуации и сохранять «очаги» локальных популяций вида. Установлено [31], что личинки и имаго, потреблявшие животные пищевые субстраты, способны голодать много дольше, чем те, которые питались исключительно растительными кормами.

Физическая защита (от нападения хищников) **вплоть до прямого контакта-спаринга** (например, у личинок щитоносок). Установлено [32; 33], 11 типов реакций их активной защиты (в том числе, 5 способов избегания хищника и не менее 6 – прямого противостояния). Анализ выживаемости жертв разных возрастов показал [34], что число успешно защитившихся личинок располагается в интервале от 58 до 77% (причем чем старше и крупнее атакованная хищником личинка, тем эффективнее ее защитное поведение).

В заключение следует отметить, что защитное поведение листоедов проявляется сложно и разнообразно (включая в себя 25 типов пассивных и более 45 типов активных реакций); оно тесно связано с другими блоками поведения, но обычно после запуска иных функциональных реакций защитные поведенческие проявления заметно ослабевают (в итоге блокировки «центра защиты» другими нервными центрами).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ:

1. Наумов Н.П. Экология животных: учеб. пособие для гос. ун-тов. 2-е изд. М.: Высш. школа, 1963. С. 256–264.
2. Андрианова Н.С. Экология насекомых: Курс лекций. М.: МГУ, 1970. С. 104–105.
3. Зайцев Ю.М., Медведев Л.Н. Личинки жуков-листоедов России. М.: ТНИ КМК, 2009. С. 12–22.
4. Павлов С.И. Фауна и экология жуков-листоедов (Coleoptera, Chrysomelidae) Среднего Поволжья: автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ИЭМЭЖ им. А.Н. Северцова, 1985. С. 16–18.
5. Медведев Л.Н., Павлов С.И. Брачное поведение жуков-листоедов (Coleoptera, Chrysomelidae) // Энт. том. обозр. 1987. Т. 66. Вып. 4. С. 745–753.
6. Павлов С.И. Характеристика и роль информационных «полей» в структуре поведения жуков-листоедов (Coleoptera, Chrysomelidae) // Проблемы

современной биологии: мат-лы 2-й междунар. науч.-практ. конф. (19.10.2011). Журн. Естественные и технические науки. М.: Спутник +, 2011. С. 115–120.

7. Островенко Е.Н. Привыкание муравьев к механическому раздражению воздушной струей // Пробл. соврем. биол. Тр. 17-й науч. конф. мол. ученых биол. фак. МГУ. Москва, 22–25 апр. 1986. Ч. 2. М.: МГУ, 1986. С. 34–36.

8. Sargent T.D. Cryptic moths: effects on background selections of painting the circumjcular scales // *Sciens*, 1968, 159, № 3810. P. 100–101.

9. Sargent T.D., Keiper R.R. Behavioral adaptations of cryptic moths. I. Preliminary studies on bark-like species // *J. Lepidopterists' Soc.*, 1969, 23, № 1. P. 1–9.

10. Павлов С.И. Массовые скопления листоедов (Coleoptera, Chrysomelidae) в прибрежных биотопах реки Волги // *Экология животных Поволжья и Приуралья: Межвуз. сб. науч. тр. Куйбышев: КГПИ*, 1986. С. 61–67.

11. Palmer M. Dades preliminaris de la taxa respiratòria d'alguns Tenebrionids endèmics (Coleoptera, Tenebrionidae) // *Boll. Soc. hist. natur. Balears*. 1994. V. 37. P. 125–132.

12. Ушатинская Р.С. Диапауза насекомых и ее модификации // *Журн. общей биол.* 1973. Т. 34. Вып. 25. С. 194–215.

13. Саулич А.Х. Сезонное развитие насекомых и возможности их расселения. СПб.: Изд-во СПб ун-та, 1999. 248 с.

14. Павлов С.И. Защитное поведение жуков-листоедов // *Проблемы энтомологии европейской части России и сопредельных территорий: 1-е междунар. совещание. Самара: СамГУ*, 1998. С. 108–109.

15. Wallace J.B., Blum N.S. Refined defensive mechanism in *Chrysomela scripta* // *Ann. Entomol. Soc. Amer.* 1969. 62. № 3. P. 503–506.

16. The victim bites back // *New Scientist*. 1985. 107. № 1469. 72 p.

17. Hill C.S., Tschinkel W.R. Defensive secretion production in the tenebrionid beetle, *Zophobas atratus*: Effects of age, sex and milking frequency // *J. Chem. Ecol.* 1985. 11. № 8. P. 1083–1092.

18. Павлов С.И. О механизме защитного поведения видов рода *Donacia* (Coleoptera, Chrysomelidae) // *Зоологический журнал*. 1984. Т. 63. Вып. 8. С. 1192–1195.

19. Heske E.J. Why do horse lubbers roost in the bashes? // *Natur*. 1990. 35. № 4. P. 455–458.

20. Лопатин И.К. Жуки-листоеды (Coleoptera, Chrysomelidae) Средней Азии и Казахстана. Л.: Наука, 1977. С. 23–26.

21. Медведев Л.Н., Муравицкий О.С. О наличии стридуляционного аппарата у листоедов подсем. Eumolpinae (Coleoptera, Chrysomelidae) // *Энтомобозр*. 2009. LXXXVIII, 4, С. 739–744.

22. Хабибуллин В.Ф., Муравицкий О.С. Атлас-определитель кокциnellид (божьих коровок) и жуков-листоедов Башкортостана: учеб. пособие. Уфа: РИЦ БашГУ, 2011. С. 51–52.

23. Blondheim S.A., Frankenberg E. 'Protest' sounds of a grasshopper: predator-deterrent signal? // *Psyche*. 1983. 90. № 4. P. 387–394.

24. Павлов С.И. Классификация и адаптивное значение комфортного поведения жуков-листоедов (Coleoptera, Chrysomelidae) // *Бюлл. МОИП. Отд. Биологический*. Т. 114. Вып. 3. 2009. Прилож. 1. Ч. 2. *Экология*. С. 177–186.

25. Павлов С.И. Агрессивное поведение жуков-листоедов (Coleoptera, Chrysomelidae) // *Групповое поведение животных: Межвуз. сб. Куйбышев: КуГУ*, 1987. С. 113–121.

26. Павлов С.И. Этолого-экологические адаптации в процессе проявления превентивной заботы о потомстве у жуков-листоедов (Coleoptera, Chrysomelidae) // *Вестник Волжского ун-та им. В.Н. Татищева. Сер. Экология*. Вып. 12. Тольятти: ВУ, 2011. С. 72–78.

27. Павлов С.И. Особенности морфологии и защитное поведение личинок жуков-листоедов (Coleoptera, Chrysomelidae) // *Исследования по экологии и морфологии животных: Межвуз. сб. науч. ст. Куйбышев: КуГУ*, 1989. С. 36–45.

28. Павлов С.И. Механизмы и условия агрегации насекомых-фитофагов // *Известия Самарского науч. центра РАН*. 2009. Т. 11, № 1. С. 34–42.

29. Медведев Л.Н., Зайцев Ю.М. Личинки жуков-листоедов Сибири и Дальнего Востока. М.: Наука, 1978. 184 с.

30. Кохманюк Ф.С. Канныализм, его экологическая и эволюционная роль // *Поведение животных в сообществах: мат-лы 3-й всесоюз. конф. по поведению животных*. Т. 2. М.: Наука, 1983. С. 72–73.

31. Павлов С.И. Канныализм как адекватная реакция животных на ухудшение условий обитания // *Проблемы современной биологии: мат-лы 8-й междунар. науч.-практ. конф. (15.04.2013). Журн. Естественные и технические науки. М.: Спутник +*, 2013. С. 51–56.

32. Eisner T., Tassell E. van, Carrel J.E. Defensive use of a «fecal shield» by a beetle larva // *Science*. 1967. 158. № 3807. P. 1471–1473.

33. Павлов С.И. Активная защита личинок листоедов-щитоносок (Coleoptera, Chrysomelidae) от хищных насекомых // *Russian Entomol. Journal*. V. 14. № 1. Moscow, 2005. С. 67–68.

34. Павлов С.И. О разнице в стратегиях поведения личинок щитоносок и их хищников // *Проблемы современной биологии: мат-лы 6-й междунар. науч.-практ. конф. (15.10.2012). Журн. Естественные и технические науки. М.: Спутник +*, 2012. С. 53–60.

COMPLEX OF REACTIONS PROVIDING PROTECTIVE BEHAVIOR OF LEAF BEETLES (COLEOPTERA, CHRYSOMELIDAE)

© 2017

Pavlov Sergey Ivanovich, candidate of biological sciences,
associate professor of Chair of Biology, Ecology and Methods of Teaching
Samara State University of Social Sciences and Education (Samara, Russian Federation)

Abstract. Protective behavior of 25 background species of leaf beetles (Coleoptera, Chrysomelidae) were studied in the conditions of the Samara Region during 1974–2014. Strategy of protective behavior is focused on conserva-
Самарский научный вестник. 2017. Т. 6, № 2 (19)

tion, enhancement and resettlement of a type in space. It includes 2 blocks of different and difficult reactions. There is passive protection, presented by 25 types of reactions and active protection, presented by more than 45 types of motive implications. Passive reactions do not demand an additional expenditure of efforts and energy. They are presented, mainly, by immobile posture of masking, concealment and others. On the contrary, active protection isn't possible without expense of additional efforts. In addition, active protection is more difficult, and also includes a series from several protective reactions, it is more effective. It is related to behavior of imago and larva's protection. Protective behavior can be individual and group. Protective behavior is closely bound to other functional behavioral blocks. There is trophism, communication and reproduction. Leaf beetles have a system of innate morphological, anatomic and physiological adaptations allowing them to experience many negative impacts of the environment.

Keywords: leaf beetles; imago; larvas; Samara Region; complex of reactions; protective behavior; defensors reactions; motor reactions; active phases of insects; passive protection; active protection; forms of behavior.

УДК 581.527.7

ЧУЖЕРОДНЫЕ РАСТЕНИЯ В ЛЕСНЫХ СООБЩЕСТВАХ СРЕДНЕГО ПОВОЛЖЬЯ: СПОСОБЫ ДИСSEМИНАЦИИ И СТЕПЕНЬ НАТУРАЛИЗАЦИИ

© 2017

Саксонов Сергей Владимирович, доктор биологических наук, профессор,
заместитель директора по научной работе, заведующий лабораторией проблем фиторазнообразия

Раков Николай Сергеевич, кандидат биологических наук, доцент,
научный сотрудник лаборатории проблем фиторазнообразия

Васюков Владимир Михайлович, кандидат биологических наук,
научный сотрудник лаборатории проблем фиторазнообразия

Сенатор Степан Александрович, кандидат биологических наук,
старший научный сотрудник лаборатории проблем фиторазнообразия

Институт экологии Волжского бассейна РАН (г. Тольятти, Самарская область, Российская Федерация)

Аннотация. В лесных сообществах лесостепной зоны Среднего Поволжья (в пределах Пензенской, Самарской и Ульяновской областей) встречается 60 чужеродных видов сосудистых растений. Натурализовались в лесах 25 видов адвентивных растений (42%), из них 7 видов эпифитов (*Cotoneaster lucidus*, *Oenothera biennis*, *O. rubricaulis*, *O. villosa*, *Populus suaveolens*, *Ulmus minor*, *Xanthoxalis stricta*) и 18 видов агрофитов (*Acer negundo*, *Amelanchier spicata*, *Bidens frondosa*, *Caragana arborescens*, *Conyza canadensis*, *Echinocystis lobata*, *Heracleum sosnowskyi*, *Impatiens parviflora*, *Fraxinus lanceolata*, *F. pennsylvanica*, *Lonicera tatarica*, *Lupinus polyphyllus*, *Malus domestica*, *Parthenocissus inserta*, *Salix euxina*, *Sambucus racemosa*, *S. sibirica*, *Ulmus pumila*). К видам-трансформерам относятся как древесные – *Acer negundo*, *Fraxinus lanceolata*, *F. pennsylvanica*, *Parthenocissus inserta*, *Ulmus pumila*, так и травянистые растения – *Bidens frondosa*, *Conyza canadensis*, *Echinocystis lobata*, *Heracleum sosnowskyi*, *Impatiens parviflora*. Внедрение чужеродных деревьев и кустарников в леса может способствовать образованию ими плотных зарослей, нарушать ход возобновления подлеска и роста основных лесообразующих пород, а также негативно влиять на травянистый ярус. Наиболее уязвимы для внедрения адвентивных растений окраины лесных массивов, обочины дорог, а также те места, где лесные массивы прилегают к населенным пунктам. Внедрение чужеродных растений в лесные сообщества происходит в результате орнитохории (33 вида; 54%), анемохории (11 видов; 18%), антропохории (8 видов; 13%) или при сочетании различных способов заноса.

Ключевые слова: чужеродные растения; сосудистые растения; адвентивный компонент флоры; антропогенная трансформация флоры; степень натурализации растений; способы диссеминации; лесные сообщества; лесостепная зона; Среднее Поволжье; Пензенская область; Самарская область; Ульяновская область.

Усиливающееся воздействие человека на флору приводит к двум противоположным результатам: с одной стороны, к сокращению ареалов наименее активных из естественно обитающих видов вплоть до их полного вымирания, с другой – к обогащению флоры за счет культивируемых дичающих видов, а также за счет непреднамеренных заносов адвентивных растений [1].

Внедрение в растительные сообщества чужеродных видов может привести к ингибированию восстановительных сукцессий и исчезновению пространственно доминирующих экосистем [2].

Адвентивный компонент флоры в Пензенской области включает 370 видов (25,5% от общего числа видов), Самарской области – 409 видов (22,8%) и Ульяновской области – 441 видов (25,9%) [3–6].

Актуальной задачей является изучение чужеродных растений, приуроченных во вторичном ареале в значительной степени к лесным сообществам, способов их диссеминации и степени натурализации.

Распространение плодов и семян (диссеминация) – необходимая предпосылка и основное условие расселения растений [7; 8]. Благодаря расселению, происходит расширение ареала и «уход» растений от различных неблагоприятных условий существования.

Материалы и методы

Исследования чужеродных видов растений в различных лесных экосистемах лесостепной зоны Среднего Поволжья (в пределах Пензенской, Самарской и Ульяновской областей) проводились традиционным маршрутным методом в сочетании с изучением флоры отдельных опорных пунктов. Классификация