

ЛИТЕРАТУРА

- Воїнственський М. А., Кістяківський О. Б. 1962. Визначник птахів УРСР. К.
 Гептнер В. Г. 1936. Общая зоогеография. М.
 Гладков Н. А., Дементьев Г. П., Птушенко Е. С., Судилова А. М. 1964. Определитель птиц Советского Союза. М.
 Кістяківський О. Б. 1957. Фауна України. Т. 4. Птахи. К.
 Мельничук В. А. 1970. Расширение ареала мородунки (*Tereikia cinerea* G ü l d.) в связи с образованием Киевского водохранилища. Вестн. зоол., № 6.
 Пузанов И. И. 1938. Зоогеография. Л.

Поступила 2.VIII 1971 г.

УДК 595.733:591.185

ЗРИТЕЛЬНЫЕ СТИМУЛЫ В ПОВЕДЕНИИ СТРЕКОЗ

II. Охота и бегство у личинок коромысла синего (*Aeschna cyanea* Müll.)

П. А. Мокрушов, В. В. Золотов

(Институт зоологии АН УССР)

В обнаружении пищи у личинок стрекоз рода *Aeschna* основную роль играет зрение. Личинки реагируют на любые небольшие предметы, которые движутся в поле их зрения. Охотничье поведение начинается с реакции фиксации: личинка преследует движущийся объект или поворачивается к нему так, чтобы он находился в медиальной плоскости. Добыча захватывается резким выбросом ловчей маски. Характер захвата позволяет легко проводить количественные учеты, и потому личинки стрекоз часто привлекали внимание этологов.

Личинки, как правило, атакуют только движущиеся объекты. Наиболее активную реакцию вызывают зигзагообразные движения светлой точки со скоростью по вертикали 2,5 см/сек (амплитуда вертикальных колебаний 0,2—4,0 см) и по горизонтали 0,3 см/сек (Etienne, 1969). Двигающаяся личинка может захватывать и неподвижные объекты на контрастном фоне (Baldus, 1926; Galfroy, 1934; Hoppenheit, 1964). Опыты

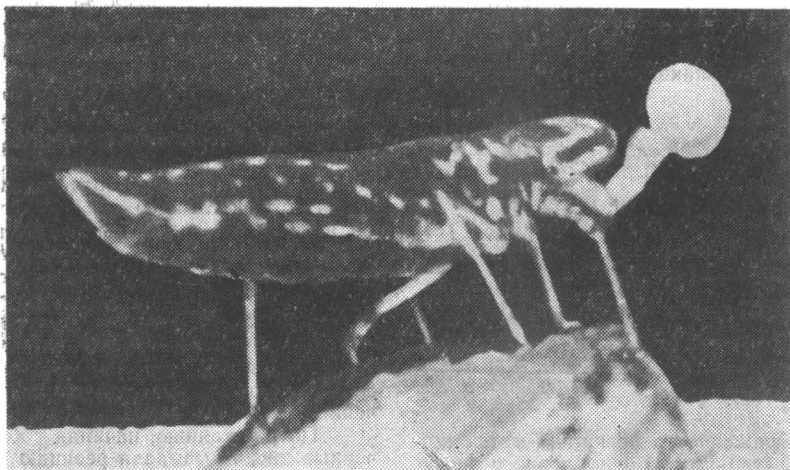


Рис. 1. Нападение личинки на модель жертвы — белый диск.

с одноглазыми личинками (Baldus, 1926) показали, что расстояние до жертвы определяется с помощью бинокулярного зрения. Охотничье поведение и оборонительная реакция противостоят друг другу (Baldus, 1926; Hoppenheit, 1964). Так, личинки, привлеченные приманкой, которая по размерам больше нормального объекта добычи, прекращают преследование, а часто обращаются в бегство.

Готовясь к электрофизиологическому исследованию зрительного анализатора у стрекоз, мы провели предварительные поведенческие опыты с личинкой коромысла синего (*Aeschna cyanea* Müll.). Цель опытов — определение роли знака контраста в привлечении личинки к добыче, угловых размеров жертвы, изучение зависимости замены реакции привлечения к добыче оборонительной реакцией, установление значения бинокулярного зрения в этом процессе.

Личинок содержали в аквариуме. Голодным животным предлагали модели, имитирующие жертву — белые и черные диски диаметром 2,5; 5; 10; 15; 20; 30; 40 и 60 мм

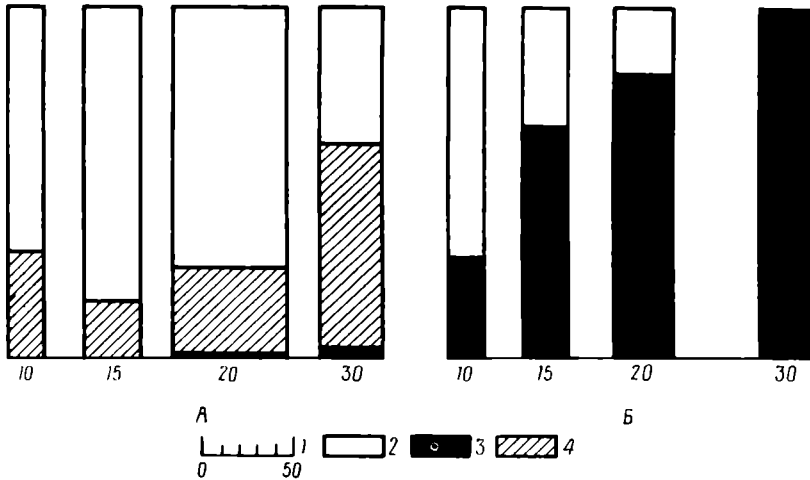


Рис. 2. Зависимость реакции от размера и цвета модели:

А — реакция на предъявление белого диска; Б — реакция на предъявление черного диска; 1 — масштаб числа предъявлений (ширина столбцов пропорциональна количеству предъявлений); 2—4 — тип реакции (2 — захват, 3 — бегство, 4 — слежение); 10, 15, 20, 30 — диаметр предъявлявшегося диска, мм.

на контрастном фоне. Регистрировали тип реакции на приближение диска (слежение, захват модели, бегство). В другой серии опытов определяли расстояние, с которого черные диски разного размера вызывали реакцию бегства, и вычисляли критический угловой размер модели у нормальных и одноглазых личинок (один глаз закрашивали черным лаком). Предлагали наборы цветных моделей (кусочки цветной изоляции) и пары дисков одинакового размера с разными рисунками (сплошной черный или белый диск, черный или белый диск с контрастным кружком в центре). Всего в опытах зарегистрировано 1474 реакции.

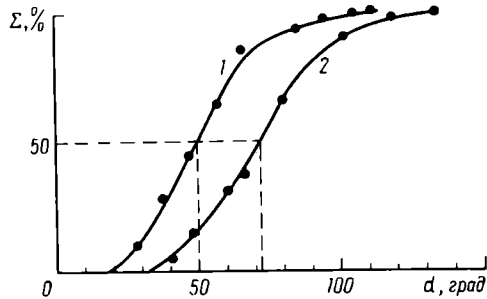


Рис. 3. Выраженность реакции бегства при различных угловых размерах черного диска:

1 — реакция нормальных личинок (271 предъявление), 2 — реакция одноглазых личинок (205 предъявлений), Σ — доля личинок, обратившихся в бегство, d — критические угловые размеры модели.

распределения, 271 предъявление). Однако реакция на диски большого и малого диаметров у личинок весьма различна. Так, средний критический угловой размер диска диаметром 1,5 см составляет $58,1 \pm 2,8$ градуса (53 предъявления). Диск диаметром 6 см вызы-

Опыты показали, что личинки боятся темных объектов. Они охотно преследуют и хватают светлые модели диаметром до 30 мм (рис. 1), пытаются схватить и более крупные светлые объекты. Мелкие темные объекты они тоже атакуют, но от более крупных убегают (рис. 2). При парных предъявлениях личинки предпочитают диски со светлым краем и избегают темных (таблица). Если объект мелкий, его цвет почти не имеет значения.

По расстоянию, начиная с которого черные диски вызывали реакцию бегства у личинок, вычисляли критические угловые размеры темных объектов (распределение критических угловых размеров показано на рис. 3). Половина личинок боится объектов, размеры которых превышают 50 градусов (указана медiana

Реакция личинок на модели жертвы

Диаметр дисков, мм	Количество захватов при парных предъявлениях дисков									
	I	II	I	III	I	IV	II	IV	III	II
10	28	3	43	8	48	2	25	0	34	16
4,5	20	20	26	24	43	7	36	14	46	4

Примечание: I — светлый диск с темным пятном посередине; II — темный диск со светлым пятном посередине; III — светлый диск; IV — темный диск.

вает более сильную оборонительную реакцию, его средний критический угловой размер в 1,75 раза меньше и составляет $32,8 \pm 0,83$ градуса (55 предъявлений). Разница между вариантами существенна ($t=8,7$). Значит, личинки оценивают не только угловые размеры объекта, но и расстояние до него и его абсолютный размер.

Иначе ведут себя одноглазые личинки. Как выяснил еще Бальдус, они пытаются схватить цели небольших угловых размеров на расстоянии, значительно большем нормального расстояния захвата. Для обращения личинок в бегство требуется темный диск большего диаметра, чем в опытах с двуглазыми особями (медiana распределения 72 градуса, 205 предъявлений). Критические размеры шестисантиметрового диска ($88,0 \pm 3,2$ градуса) на 25% больше, чем полторасантиметрового ($71,1 \pm 2,4$ градуса), соответственно 51 и 45 предъявлений. Уменьшение критических размеров малых дисков связано, вероятно, с тем, что их приходится подносить к глазу почти вплотную, поэтому их приближение может быть воспринято рецепторами других органов чувств, помимо зрения.

Интересно сопоставить характеристики стимулов, вызывающих охотничье поведение, у взрослых стрекоз (Мокрушов, 1972) и у личинок. Как и взрослые стрекозы, личинки преследуют движущиеся объекты, но могут захватывать и неподвижные (на контрастном фоне) мелкие объекты, которые они замечают во время собственного движения. У личинок максимальные угловые размеры добычи больше, чем у взрослых стрекоз. Личинки явно предпочитают светлые объекты. Очень крупные белые цели они хватают за край. Взрослые стрекозы безразличны к знаку контраста мелких жертв и обычно ловят темные объекты на фоне неба. В отличие от имаго у личинок сдвоенные цели не подавляют реакции преследования.

Бинокулярное зрение играет роль не только при оценке расстояния до добычи, но и при оценке абсолютных размеров опасных объектов, вызывающих реакцию бегства.

ЛИТЕРАТУРА

- Мокрушов П. А. 1972. Зрительные стимулы в поведении стрекоз. I. Охота и посадка у стрекозы четырехпятнистой (*Libellula quadrimaculata* L.). Вестн. зоол., № 4.
- Baldus K. 1926. Experimentelle Untersuchungen über die Entfernungslokalisation der Libellen (*Aeschna cyanea*). Ztschr. vergl. Physiol., Bd. 3.
- Etienne A. S. 1969. Analyse der schlagauslösenden Bewegungsparameter einer punktförmigen Beuteattrappe bei der Aeschnalarve. Ibid., Bd. 64, № 1.
- Gaffron M. 1934. Untersuchungen über das Bewegungssehen bei Libellenlarven, Fliegen und Fischen. Ibid., Bd. 20, № 3.
- Hoppenheit M. 1964. Beobachtungen zum Beutefangverhalten der Larve von *Aeschna cyanea* Müll. (Odonata). Zoologischer Anzeiger, Bd. 172, H. 3.

Поступила 6.XI 1971 г.