

В.Н. Романенко, В.В. Чередова

Биологический институт Томского государственного университета (г. Томск)

E-mail: insect@bio.tsu.ru

ОХОТНИЧЬЕ ПОВЕДЕНИЕ СВОБОДНОЖИВУЩИХ ПАУКОВ

Аннотация. В опытах выявляли особенности пищевого поведения свободноживущих пауков из семейств *Lycosidae*, *Salticidae*, *Thomisidae*. С помощью свинцовых моделей, подвешенных на очень тонкую леску (0,08 мм), определили, что пауки рода *Evarcha* и *Marpisa* обладают хорошим бинокулярным зрением, способны с расстояния до 8 и 12 см соответственно следить за моделью жертвы и совершать прыжки для захвата на расстоянии 4 и 8 см. *Lycosidae* прыжков не совершают, но точно определяют место посадки жертвы и быстрым броском захватывают её, если она находится на расстоянии до 3 см с любой из сторон. Они могут и подкрадываться, если жертва находится на большем расстоянии. *Thomisidae* способны подкрадываться, но ждут, когда жертва заденет одну из его расставленных ног, после чего они захватывают её.

Ключевые слова: паук-волк; паук-бокоход; паук-скакунчик; пищевое поведение; модель жертвы.

Пауки, являясь хищниками, имеют большое значение в процессе регуляции численности насекомых. Большинству семейств пауков свойственны свой, относительно уникальный образ жизни и оригинальный способ поимки жертвы. Вопрос о поведении пауков во время охоты всё ещё недостаточно изучен. Некоторые моменты охотничьего поведения пауков-волков отражены в работах J. Ortega-Escobar [1], G. Stratton [2], H. Biirgis [3] и др. Поведение и зрение тропических пауков-скакунчиков описано в работах В.Е. Пичка [4], L.M. Forster [5; 6], T.J. Bennett, R.D. Levis [7], A.N. Freed [8] и др. Очень мало информации о поведении пауков-бокоходов, некоторые сведения содержатся в работах D. Morse [9], R.R. Snelling [10]. Следует отметить, что в последнее время интерес к изучению поведения пауков снизился.

В своём исследовании мы предприняли попытку оценить активность дневных пауков во время охоты и определить объём необходимой им пищи, чтобы оценить их роль в регуляции численности насекомых, а также определить зрительные возможности некоторых видов и описать своеобразие способов охоты.

Объектами изучения были наиболее массовые виды, имеющие дневную активность и повсеместно обитающие в Западной Сибири. Семейство пауков-волков (*Lycosidae*) представляли виды *Pardosa agrestis* Westring, 1861, *P. palustris* L., 1758, пауков-скакунчиков (*Salticidae*) – виды *Evarcha falcata* Clerck, 1758, *E. arcuata* Clerck, 1758 и *Marpissa pomatia* Walck., 1802, а пауков-бокоходов (*Thomisidae*) – виды рода *Xysticus* и *Misumena vatia* Clerck,

1758. Пауки этих семейств не плетут ловчих сетей, т.к. являются активными, свободными хищниками.

Наиболее подробные и многочисленные поведенческие опыты были проведены нами с пауками-скакунчиками, которые в значительном количестве обитают среди травяного покрова лесных полей и лугов. Эти пауки хорошо переносят неволю, быстро адаптируются к садку и начинают принимать пищу, т.е. ловить предлагаемых им мух через несколько часов пребывания в неволе. По сравнению с представителями других исследованных семейств, они очень прожорливы и в течение одного дня могут поймать и высосать до трёх особей мух *Musca domestica* L., а комаров из семейства Culicidae – значительно больше.

В опытах по определению особенностей охотничьего поведения были использованы модели насекомых, которые подвешивали на очень тонкую рыболовную леску диаметром 0,08 мм. Её крепили к небольшому тонкому пруту. Всё сооружение напоминало удочку для подлёдного лова. В качестве модели насекомого использовали свинцовые дробинки разного размера и формы, устойчивые к порывам ветра, которыми можно было легко совершать управляемые перемещения. Предварительно были испытаны разные формы моделей в поисках наиболее привлекательной для пауков формы: квадраты, прямоугольники, шарики и овалы, и эти же модели с приклеенными крыльями мух или комаров. Эксперименты показали, что форма подвешенной к леске модели не влияет на реакцию паука: все они оказались в равной степени привлекательны для пауков-скакунчиков и других пауков. Поэтому для серийных опытов использовали только круглые модели (свинцовые дробинки диаметром от 2 до 5 мм).

Опыты проводили с пауками, находящимися в просторных садках на открытом воздухе при солнечном освещении, а при понижении температуры до 18°C – в более тёплом помещении лаборатории, при искусственном мощном освещении. После отработки методики экспериментировали и с пауками, находящимися в естественных условиях.

Так как пауки обладают неплохой способностью запоминать несъедобный объект-приманку (у каждого представителя семейства она своя), в ряде опытов мы не позволяли пауку схватить её и в момент броска цель мгновенно уводили на недостижимое расстояние. При повторном приближении цели пауки вновь выполняли весь положенный набор поведенческих актов.

Опыты по выявлению роли разных пар глаз, могущих образовывать бинокулярные системы, проводили со скакунчиками, у которых закрашивали непрозрачной, белой, быстросохнущей краской выбранную пару глаз. Пауков усыпляли и под микроскопом (МБС) проводили ослепление. С проснувшимся пауком проводили опыты в течение 1–2 сут, пока хорошо держится краска и пауки не ослабли от голода.

Как удалось выяснить, пауки рода *Evarcha* замечают движущийся объект величиной от 2 до 5 мм с расстояния 6–8 см практически одинаково, но иногда крупные (5 мм) модели при быстром приближении пугали пауков. Они охотно следят за перемещением приманки, если её скорость не превышает 2–3 см/с. В это время паук поднимает первую пару ног, вытягивает её (но не

полностью) и всегда поворачивает головогрудь вслед за перемещением модели. Если она приближается к пауку, то он готовится к прыжку следующим образом. Паук несколько приседает, ноги первой пары вытягиваются «в струнку». Перед прыжком он на мгновение замирает. Скакунчики довольно точно оценивают расстояние до жертвы и знают возможную длину своего прыжка, только очень голодные особи пытаются схватить жертву, находящуюся за пределами длины их прыжка. Средняя максимальная длина прыжка составляла 4 см для большинства испытанных особей рода *Evarcha*, как самцов, так и самок (около 50).

Более крупные пауки рода *Marpisa* (*M. pomatia*) имеют тот же характер поведения при слежении за жертвой, но у них увеличивается расстояние, с которого они начинают следить за ней (до 12 см); дальность прыжка для захвата также возрастает и составляет 6–8 см. Более крупные тропические скакунчики схватывают жертву на гораздо большем расстоянии – до 20–25 см. Следует отметить, что поведение пауков-скакунчиков при их слежении и захвате пищи, как в садках, так и в естественных условиях, практически одинаково и визуально не различается.

Использование подвешенных и управляемых моделей жертвы позволило определить угловой обзор переднего ряда глаз паука, который составил почти 180° как по вертикали, так и по горизонтали. Эти же модели показали, что пауки-скакунчики всегда совершают очень точные прыжки для захвата жертвы, что возможно только при наличии бинокулярного зрения и высокоточного определения расстояния до неё. Передние две пары глаз у скакунчиков отличаются по размерам и несколько – по направленности, поэтому было бы интересно определить роль этих пар в наведении паука на цель и возможности точной оценки расстояния до неё.

Опыты по выявлению роли разных пар глаз, могущих образовывать бинокулярные системы, показали, что выключение более мелких латеральных глаз переднего ряда путём закрашивания их непрозрачными красками не приводит к изменению охотничьих возможностей пауков. Выключение этой пары глаз не отражается на характере их поведения (испытанию подвергнуто более 30 особей обоего пола рода *Evarcha*), хотя считается, что латеральные глаза запускают реакцию слежения за жертвой [3, 4].

Закрашивание пары глаз – одного медиального и одного латерального переднего ряда с любой из сторон – приводило к уменьшению точности и дальности прыжка, что свидетельствует о некотором нарушении бинокулярной системы и уменьшении зрительных возможностей паука. Во время экспериментов с такими пауками установили, что дальность точного броска уменьшалась до 2–3 см. Также почти вдвое сокращалось расстояние, с которого пауки начинают следить за целью. У 7 из 37 особей не наблюдалось слежение перед прыжком для захвата жертвы.

Установлено, что неравноценная по размерам пара глаз позволяет пауку успешно схватывать жертву только на более близком, по сравнению с нормой, расстоянии.

Если у паука-скакунчика оставляли только один медиальный глаз, то его поведение резко менялось. Движущийся объект он мог замечать только то-

гда, когда проходил в 4–6 см над ним, т.е. над задним третьим рядом глаз. В этом случае паук поднимал головогрудь вверх, пытаясь одним глазом увидеть цель. Нередко ему удавалось перехватить взглядом объект, и он начинал следить за ним, но только в том случае, если цель двигалась очень медленно (менее 1 см/с). Прыжков в сторону жертвы с целью поимки у этих пауков не наблюдалось.

Эти опыты показали, что передний ряд глаз обеспечивает наблюдение за жертвой, оценку её размеров и расстояния до неё, а задний ряд глаз следит за пролетающими сверху насекомыми. Вероятно, эти глаза дают информацию для наводки переднего ряда глаз на движущийся объект.

Аналогичные эксперименты были проведены с пауками *Marpisa pomatia*, в которых были получены такие же изменения в способности обнаруживать жертву-модель.

Можно отметить, что у пауков-скакунчиков очень качественная система бинокулярного зрения, слагающаяся из двух пар глаз переднего ряда, которая позволяет точно определять положение жертвы на расстояниях максимального их прыжка. Дорзальный третий ряд помогает следить за объектами, перемещающимися сверху, и обеспечивает возможность их перехвата основными глазами. Память у скакунчиков не очень продолжительная, т.к. после двух захватов и укусов моделей они отказывались на них бросаться в течение 2, максимум 3 ч, затем вновь начинали следить и совершать прыжки для их захвата.

У дневных пауков-волков рода *Pardosa* охотничье поведение иное: они менее прожорливы, за один день съедали не более одной комнатной мухи. Для того чтобы они начинали схватывать в опытах шарики-модели, их нужно было до 3 сут выдерживать в садках без пищи. На движущиеся, имитирующие полёт цели они нападают очень редко. Прыжок для захвата для них не характерен. В сотнях проведенных экспериментов удалось только дважды увидеть прыжки пауков-волков на модель, вероятно они были слишком голодны. Визуально различимого слежения за приманкой у них не наблюдается, хотя подкрадывание к жертве после её посадки имеется. Наиболее охотно они захватывали модели после того, как она пролетала над пауками в 2–5 см и приземлялась в 2–3 см от него. В результате многочисленных опытов мы пришли к выводу, что дорзальные глаза (2-й и 3-й ряды) не только обеспечивают наблюдение, но с их помощью определяется и траектория полёта – движения, а по ней паук точно определяет место посадки жертвы, даже если она приземляется сбоку или позади него, вне поля зрения его переднего ряда глаз. В таких случаях паук, резко повернувшись на нужный угол, быстрым броском осуществляет точный захват жертвы. Следует заметить, что бросок паука-волка больше похож на быстрый бег и неэквивалентен прыжку паука-скакунчика. Повторные захваты свинцовых шариков были возможны только на следующий день, что указывает на очень хорошую память у пауков-волков рода *Pardosa*.

Таким образом, эксперименты показали, что пауки-волки обладают способностью рассчитывать местоположение точки посадки жертвы.

Из рассматриваемой группы свободноживущих пауков пауки-бокоходы наименее подвижны. Они являются засадниками и не способны длительно преследовать жертву. Захват насекомого у них происходит только на очень близком расстоянии. Они ловят только сидящую жертву после того, как она коснется одной из его конечностей. Как и ликозиды, они питаются редко. Вне времени охоты пауки-бокоходы обычно находятся на нижней стороне листочков травы или под соцветиями растений. В период охоты они выходят на верхнюю сторону и принимают характерную позу пассивного ожидания, располагаясь на листе более или менее горизонтально, распластав ноги и довольно плотно прижимая их к листу или цветку (ноги согнуты в колене). Переход в позу активного ожидания происходит только тогда, когда в поле зрения их глаз (оно, вероятно, составляет почти полусферу над пауком), в 1,5–2,5 см, появится движущийся объект. Паук приподнимает первую и вторую пару ног над субстратом куполообразно и ждет касания его конечностей севшей рядом жертвой. Если насекомое случайно касается паука, то следует мгновенный захват. Если касание не происходит и жертва удаляется от паука (обычно улетает), то через некоторое время паук возвращается в позу пассивного ожидания. Представители рода *Xysticus* способны некоторое время короткими перебежками преследовать жертву или осторожно подкрадываться к ней. В проведенных экспериментах установлено, что паук легко переходит из пассивного периода в период охотничий, т.е. его легко можно выманить на верхнюю сторону листа моделью жертвы, движущейся в 2–3 см около него. Кроме того, данные опыты выявили то, что пауки-бокоходы обладают хорошей памятью, т.к. они не схватывают более 2 раз в течение получаса новую модель. Для третьего захвата нужен длительный (несколько часов) перерыв. Из всех сделанных с пауками-бокоходами экспериментов следует, что, несмотря на очень слабое развитие у них органов зрения, по сравнению с пауками-скакунчиками и ликозидами, их глаза позволяют заблаговременно подготовиться к встрече с жертвой.

Таким образом, в результате наблюдений и многочисленных экспериментов с пауками из семейства Salticidae, Lycosidae, Thomisidae установлены большие различия в охотничьем поведении этих пауков, что связано с различными зрительными возможностями и активностью. Наиболее активными потребителями пищи из сибирских видов пауков исследованных семейств являются пауки-скакунчики, менее прожорливы пауки-волки и пауки-бокоходы. Соответственно, потенциально различна и их роль в регуляции численности насекомых.

Литература

1. Ortega-Escobar J. Quantitative and qualitative analysis of the predatory behaviour of *Lycosa fasciventris* Dufour. (Araneae, Lycosidae) // Biol. Behav. 1985. Vol. 10, № 1. P. 55–65.
2. Stratton G. Behavioral studies of wolf spider: a review of recent research // Rev. arachnol. 1985. Vol. 6, № 2. P. 57–70.
3. Biiirgis H. Fangmethoden bei Spingen // Biol. usurer Zeit. 1988. Vol. 18, № 1. P. 16–24.
4. Пучка В.Е. Зрительная система пауков-скакунчиков (Aranei, Salticidae). Сообщение I. Принципы организации // Вестник зоологии. 1981. № 1. С. 41–47.

5. Forster L.M. A Quantitative analysis of hunting behavior in jumping spiders (Araneae. Salticidae) // N. Z. Zool. 1977. Vol. 4, № 1. P. 51–62.
6. Forster L.M. Vision and prey-catching strategies in jumping spiders // Amer. Sci. 1982. Vol. 70, № 2. P. 165–175.
7. Bennett T.J., Lewis R.D. Visual orientation in the Salticidae (Araneae) // N.Z. Entomol. 1979. № 1. P. 58–63.
8. Freed A.N. Foraging behaviour in the jumping spider *Phidippus audax*: bases for selectivity // J. Zool. 1984. Vol. 203, № 1. P. 49–61.
9. Morse D. Prey capture by the crab spider *Misumena calycina* (Araneae. Thomisidea) // Oecologia. 1979. Vol. 39, № 3. P. 309–319.
10. Snelling R.R. Prey – stalking behavior of a thomisid spider, *Xysticus californicus* Keyserling (Araneae. Thomisidae) // Entomol. News. 1983. Vol. 94, № 5. P. 201–203.

Поступила в редакцию 30.07.2009

Vladimir N. Romanenko, Varvara V. Cheredova

Biological Institute of Tomsk State University, Tomsk, Russia
E-mail: insect@bio.tsu.ru

HUNTING BEHAVIOR OF FREE-LIVING SPIDERS

Summary. The peculiarities of feeding behavior of free-living spiders (Lycosidae, Salticidae, Thomisidae) were studied experimentally. Great differences in hunting behavior of representatives of these families were established, which is connected with different visual abilities and their activity. Jumping-spiders are the most active food consumers of all Siberian spider species of studied families, wolf-spiders and crab-spiders being less voracious. It was found, that spiders *Evarcha* and *Marpisa* have good binocular vision and are able to watch their prey at a distance of 8 and 12 cm respectively and jump to catch their prey at a distance of 4 and 8 cm. Wolf-spiders (Lycosidae) do not jump, but accurately determine the place where their prey sits and quickly jump to catch it from the distance of up to 3 cm from any side. Crab-spiders can stalk their prey but they wait for the prey to touch any of its legs. This being done, crab-spiders make a grab.

Key words: wolf-spiders; jumping-spiders; crab-spiders; feeding behavior; vision; prey model.

Received June 30, 2009