

Московский ордена Ленина, ордена Трудового Красного Знамени
и ордена Октябрьской революции
государственный университет имени М.В.Ломоносова

Биологический факультет

На правах рукописи
УДК 595.796:591.5

РЕЗНИКОВА Жанна Ильинична

Этологические механизмы интеграции сообществ муравьев

03.00.09 – энтомология

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
доктора биологических наук

Москва 1990

Работа выполнена в лаборатории экологии насекомых Биологического института СО АН СССР и на кафедре общей биологии Ново-сибирского государственного университета имени Ленинского Комсомола.

Официальные сппоненты: доктор биологических наук,
профессор Г.И. Длусский

доктор биологических наук
Е. Н. Панов

доктор биологических наук
А. П. Расмуссен

Ведущее научное учреждение: Институт зоологии АН УССР
им. И.И. Шмальгаузена

Заседания состоится "___" 19 г. в "___" часов
на заседании специализированного совета Д.053.05.34 при Московском государственном университете по адресу: 119899, ГСП,
Москва-В-234, Ленинские горы, Биологический факультет МГУ.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке биологического факультета МГУ.

Автореферат разослан "___" 19 г.

Ученый секретарь Совета
кандидат биологических наук

Г.И.Рязанова

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы. Сообщества муравьев играют важную роль в функционировании экосистем сухи и в поддержании их гомеостаза. Однако, пристальное внимание исследователей к муравьям объясняется не только их экологическим значением, но, главным образом, сложной социальной организацией, представляющей несомненный общебиологический интерес. Исследование принципов организации сообщества муравьев посвящены сотни работ, однако, единой концепции, объясняющей механизмы их функционирования, в настоящее время нет. Более того, основные гипотезы в этой области противоречат друг другу и имеющимся фактам. Так, разделяемая многими современными биологами концепция стохастической природы группового поведения общественных насекомых, основанного на относительно простых генетически детерминированных реакциях индивидуумов, находится в противоречии с полученными в последние десятилетия результатами, касающимися лабильности и сложности поведения «социальных» насекомых. Среди них прежде всего нужно отметить восходящие к классическим работам К.Фриша представления о множественных и лабильных коммуникативных системах общественных перепончатокрылых, разрабатываемые в 60-80-е гг. Г.И.Длусским, И.А.Левченко, И.Линдаузром, Н.Г.Лопатиной. Принципиальное значение имеют эксперименты Г.А.Мазохина-Поршнякова, демонстрирующие способность перепончатокрылых к элементам мышления, в частности, к абстрагированию. Известны работы Р.Мензела, Р.Розенгrena, Л.И.Францевича и других энтомологов, доказывающие способность общественных насекомых к долговременному запоминанию системы ориентиров и экстраполяции сложного маршрута. А.А.Захаровым описана сложная система индивидуальной и групповой иерархии у муравьев и сформирована концепция функционирования муравейника как иерархической организованной многоуровневой системы.

В 70-80-е гг. сложные и лабильные формы поведения общественных насекомых привлекли внимание целого ряда отечественных и зарубежных исследователей, среди которых отметим работы А.Андерсона, Г.К.Болькова, Р.Д.Бантинева, С.И.Забелина, П.И.Мариковского, Ф.Ле Моли, Л.Морель, С.В.Мурзина, А.Я.Карась, В.М.Карцева, А.В.Султанова, Т.А.Орловой, Б.Хольцблера.

Устранение противоречий между существующими гипотезами и

фактами, по-видимому, нуждается прежде всего в разработке новых схем экспериментов, позволяющих ответить на ключевые вопросы об этологических механизмах интеграции сообществ муравьев.

Целью работы является раскрытие роли этологических механизмов в процессах интеграции и поддержании гомеостаза сообществ муравьев на разных уровнях их социальной организации.

В связи с этим решались следующие конкретные задачи:

- 1) выяснение диапазона индивидуальных возможностей муравьев и роли коммуникации в интеграционных процессах семьи;
- 2) изучение поведения семьи муравьев как целостной структурной единицы в биотической среде, на уровне межсемейных и межвидовых отношений;
- 3) исследование механизмов пластичности и динамики пространственно-этологической структуры популяций и многовидовых сообществ муравьев.

Основные результаты, выносимые на защиту.

1. Выявлена значительная пластичность индивидуального поведения муравьев, их способность к обучению и к логическим операциям. Показана связь функциональной роли особи в семье со спецификой ее поведения.

2. Исследовано соотношение врожденных и приобретенных форм поведения муравьев и выявлена преобладающая роль обучения в формировании сложных форм коммуникации.

3. Экспериментально показано наличие у муравьев способности к дистанционному наведению. При этом исследована их система коммуникации, выяснено, что муравьи передают до 6 бит информации, причем время, затрачиваемое на сообщение, пропорционально количеству информации, в нем содержащемуся. Оценена скорость передачи информации (бит в минуту). Выявлена способность муравьев к обнаружению простейших закономерностей и использованию их для "скатия" информации.

4. С помощью полевых экспериментов выявлена лабильность пространственно-этологической структуры популяций муравьев разных видов. Показано, что функциональная структура кормового участка может меняться в короткий срок в зависимости от численности семьи и динамической плотности особей.

5. Исследованы этологические механизмы межсемейного взаи-

модействия муравьев, основанные на индивидуальном узнавании и взаимодействии особей.

6. Обнаружены принципиально новые отношения протокооперации у муравьев: обучения фуражиров доминирующего вида у разведчиков вида – субдоминанта.

7. Выяснено, что возможность роста семьи и усложнения территориальной организации каждого вида тесно связаны с его иерархическим рангом в многовидовой ассоциации муравейников.

8. Экспериментально выявлена активная регуляция численности семей подчиненных видов со стороны доминирующих. Этот тип отношений назван нами межвидовым социальным контролем.

Научная новизна работы. Для исследования сложных форм поведения муравьев на разных уровнях – от индивидуального до межвидового – разработаны и применены оригинальные методики. Так, для изучения коммуникации муравьев применен новый подход, основанный на идеях теории информации, позволивший доказать наличие у муравьев развитой системы коммуникации, основанной на дистанционном наведении, и оценить скорость передачи информации. Для исследования онтогенеза поведения муравьев применен депривационный эксперимент, а тестирование насекомых проведено на лабораторной установке с различными искусственными и естественными тест-объектами. Исследовательская активность муравьев изучалась в полевых условиях с помощью лабиринтов, имитирующих различные природные ситуации. Предложен способ количественного анализа поисковых траекторий муравьев на кормовом участке. Разработаны экспериментальные полевые установки для изучения кинописи, межвидовой коммуникации муравьев, а также для автоматического сбора их добычи.

В работе впервые экспериментально обоснована система представлений о многовидовой ассоциации муравейников как о динамической системе, в которой численность семей и форма территориальной организации каждого вида меняется в определенном диапазоне и зависит от иерархического статуса вида в данном сообществе. Выявлены новые формы межсемейного и межвидового взаимодействия муравьев, основанные на этологических механизмах.

Практическая значимость работы. Познание закономерностей становления, развития и функционирования многовидового сообщества необходимо для эффективного управления их деятельностью

и для создания мирмекокомплексов, устойчивых к антропогенному прессу.

Основные результаты диссертации получены в рамках работ по темам: ОI.86.0032002 "Антропогенные изменения сообществ насекомых" (Программа "Сибирь" 1986-1990 гг.); тема "Разработка методов оценки состояния и запасов наземных позвоночных животных и насекомых - энтомофагов на территории Западной Сибири" в Программе "Оптимизация использования и расширенное воспроизведение биологических ресурсов" (Постановление бюро отделения общей биологии Президиума СО АН СССР); "Разработка научных основ оптимизации использования, охраны и воспроизводства природных ресурсов биосфера" (Программа СО АН СССР по приоритетным направлениям до 1990 г.).

Материалы диссертации используются в курсах этологии, экологии и физиологии насекомых, читаемых в Новосибирском государственном университете, они подробно процитированы в изданной на русском языке книге М.Брайена "Общественные насекомые" (М.: Мир, 1986), а также в учебнике Н.М.Черновой и А.М.Быловой "Экология" (1981, 1988).

Апробация работы. Материалы диссертации докладывались на ІУ, У, УІ, УШ Всесоюзных симпозиумах "Муравьи и защита леса" (Москва, 1971, 1975; Тарту, 1979; Новосибирск, 1987); на II и III Всесоюзных конференциях по поведению животных (Москва, 1976, 1983); на I, II Всесоюзных школах по поведению животных (Луццино, 1981; Звенигород, 1985); на УІ Международном симпозиуме по теории информации (Ташкент, 1984); на I и II Всесоюзных конференциях по проблемам эволюции (Москва, 1985, 1989); на IX, X Всесоюзных симпозиумах по проблемам избыточности в информационных системах (Ленинград, 1986, 1989); на XI Всесоюзной школе по системологии (Черноголовка, 1987); на I Всесоюзном совещании "Экология популяций" (Новосибирск, 1988), на I Всесоюзном совещании "Экологическая энергетика животных" (Судаль, 1988), на Международном совещании "Роль общественных насекомых в функционировании лесных экосистем" (Польша, 1989). Цикл работ автора был отмечен дипломом на конкурсе фундаментальных работ СО АН СССР в 1987 г.

Публикации. По результатам выполненных исследований опубликовано 70 печатных работ, 48 из которых цитируются в диссер-

тации.

Личный вклад автора в решение задач работы. В работах [22, 23] опубликованы результаты, полученные совместно с Л.А.Васильевой и А.В.Куликовым в то время, когда они выполняли дипломные работы под руководством автора; результаты работы [20] получены совместно с О.А.Богатыревой, защитившей под руководством автора кандидатскую диссертацию; работы [21, 30] опубликованы в соавторстве с Н.М.Бугровой (Самошловой), готовящей кандидатскую диссертацию под руководством автора. Схема опытов теоретико-информационного анализа коммуникации муравьев разработана совместно со специалистом по теории информации д.т.н.Б.Я.Рябко; опыты проводились автором диссертации [24-27].

Объем работы. Диссертация содержит 386 страниц текста, включая 42 таблицы, 44 рисунка и список литературы (420 названий отечественных и зарубежных авторов). Диссертация состоит из введения, 6 глав, заключения, выводов и списка литературы.

Глава I. РОЛЬ ПОВЕДЕНИЯ В ИНТЕГРАЦИИ СООБЩЕСТВ МУРАВЬЕВ НА РАЗНЫХ УРОВНЯХ ИХ СОЦИАЛЬНОЙ ОРГАНИЗАЦИИ. В данной главе анализируются основные проблемы, возникающие при анализе функционирования сообществ муравьев на разных уровнях социальной организации – от внутрисемейных до межвидовых отношений – идается обоснование структуры работы.

Среди общественных перепончатокрылых муравьи занимают уникальное положение, выражющееся в том, что у них социальность характеризует целое надсемейство – и в то же время пути и условия формирования общественного образа жизни у них далеко не столь ясны, как у других общественных насекомых, причем трудности анализа конкретных путей эволюции социальности муравьев связаны с вопросами поведения (Расницын, 1980). Муравьи представляют уникальную возможность наблюдения за взаимодействием особей, семей и популяций – группировок, существующих в различных временных масштабах (Гиляров, 1988), и в то же время настолько устойчивых, что многовидовые сообщества этих насекомых функционируют как единные коадаптивные комплексы (Длусский, 1981). Степень пластики поведения муравьев пока не определена ни в рамках семьи, ни на уровне межсемейных и межвидовых отношений.

В диссертации анализируются различные концепции и гипотезы,

объясняющие функционирование семьи общественных насекомых как единого целого: концепция сверхорганизма, в ее историческом развитии (Wheeler, 1911, 1928; Emerson, 1939 и др.) и в современной интерпретации (Шовен, 1960; Кипятков, 1971; Wilson, 1982, 1985); теория стигмезгии (Grazee, 1959; Sudd, 1967), стохастическая теория группового поведения (Wilson, 1971; Dobrogolska, Dobrogolski, 1967), гипотеза адаптивной демографии (Wilson, 1968, 1985; Lumholtz, 1982), а также гипотезы, базирующиеся на системном подходе (Schneirla, 1971; Захаров, 1972, 1983, 1984, 1986). Г.М.Длусский (1984) для объяснения организации поведения особей в семье общественных насекомых предложил гипотезу иерархии ролей, отмечая при этом острую нехватку новых идей и экспериментальных данных, необходимых для того, чтобы выяснить, в чем состоит специфика сообществ зусоциальных насекомых как третьего уровня интеграции живого.

Большое число нерешенных проблем связано с поведением семьи муравьев как целостной структурной единицы. При возрастании численности семьи возрастают и ее организационные проблемы (Брайен, 1986). Некоторые представления о функционировании целостной семьи можно построить, наблюдая результат ее деятельности под воздействием различных факторов. Способность муравьев варьировать устройство гнезд, полифагия и относительная независимость от хищников определяют стабильность структуры и размеров популяций у большинства видов. Поэтому особенности функционирования популяций определяются не столько воздействием внешних условий, сколько уровнем социальной организации. Пространственная структура популяций животных обычно рассматривается как отражение свойственных виду или группе родственных видов типа использования территории (Шилов, 1977, 1988). Для муравьев описаны различные формы территориальной организации, соответствующие уровням развития семьи (Длусский, 1965, 1967; Стебаев, 1971; Захаров, 1972; Ribiarek, 1972; Rosengren, 1976, 1979; Hölldobler, 1979 и др.). Пространственно-этологическая структура популяций тесно связана с плотностью населения и, соответственно, с территориализмом, который у муравьев проявляется на уровне семей. В 70-80-е гг. появилось много работ, содержащих анализ разнообразия территориального поведения муравьев. Однако, вопрос о пластичности групповых реакций и

дабильности стратегий поведения, соответствующих организации кормового участка, остается открытым.

Большинство работ, посвященных межвидовым отношениям муравьев, касается механизмов разграничения сфер их деятельности и конкуренции, наблюдающейся в статичных сообществах, без учета диапазона изменений пространственно-этологической структуры популяций каждого вида. При этом в мирмекологических работах отражается общая тенденция, характерная для современной экологии: положительные взаимодействия, такие как кооперация видов, изучены далеко не столь подробно, как различные формы конкуренции (Одум, 1986).

Обобщая сведения о роли этологических механизмов в интеграции сообществ муравьев, можно сказать, что к настоящему времени сложились две группы противоречащих друг другу концепций, рассматривающих семью зусоциальных насекомых с позиций стохастической природы поведения групп особей как структурных частей целостного надорганизменного образования, либо как иерархически организованное сообщество индивидуумов со сложным поведением – но сообщество, обладающее рядом черт с невыясненной до конца спецификой.

Исходя из этого, в диссертации материалы расположены в следующей логической последовательности: исследование диапазона индивидуальных возможностей особи и роли коммуникации в интеграционных процессах семьи; поведение семьи муравьев как целостной структурной единицы в биотической среде, на уровне межсемейных и межвидовых взаимоотношений. В последних разделах основное внимание уделяется рассмотрению пластичности и динамики пространственно-этологической структуры популяций и многовидовых сообществ.

Глава 2. ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА МОДЕЛЬНЫХ ВИДОВ И АССОЦИАЦИЙ. В качестве основного объекта исследований выбраны многовидовые ассоциации муравейников в степных и остеоплененных ландшафтах Западной Сибири, Казахстана и Тувы. Специфика степных ассоциаций муравейников состоит в совместном обитании и высокой численности видов с широко перекрывающимися экологическими нишами. Это обуславливает разнообразие форм взаимодействия разных видов и механизмов разграничения их деятельности.

Все виды муравьев, входящие в состав выбранных нами многовидовых ассоциаций муравейников, принадлежат к фауне степной формации, причем большинство из них являются евритопными (Рузский, 1907, 1946; Арнольди, 1968). Экологические характеристики модельных видов во многом сходны: все они обладают широким биотическим распространением и предпочитают селиться на границах биотопов и растительных ассоциаций, выбирая при этом участки с разреженной растительностью; имеют достаточно высокий температурный оптимум; гнезда всех видов расположены в почве.

Большинство исследованных видов относится к зоонекрофагам. Различия в питании носят главным образом количественный характер и связаны с разными размерными классами добычи и с различным соотношением мертвых и живых беспозвоночных.

У выбранных видов представлен широкий спектр способов организации кормового участка. У *Formica pratensis* и *Camponotus vagans* наблюдается глубокая дифференциация охраняемой территории (сеть фуражировочных дорог, убежища для тлей); у *Formica cunicularia* и *Cataglyphis deleuzei* неохраняемый кормовой участок используется по принципу одиночной фуражировки. При высокой численности семей у этих видов проявляются охрана границ и дифференциация территории. У муравьев рода *Mutilla*, а также у *Tetramorium caespitum* и *Lasius alienus* кормовой участок не охраняется и организован по мобилизационному принципу, при этом единовременно используется лишь небольшая его часть. В поликалических поселениях черноголового муравья *F. uralensis* охраняется общая территория семьи, имеется сеть фуражировочных и обменных дорог, есть постоянные колонии тлей. В то же время вторичное деление территории и даже приуроченность фуражиров к дорогам выражены очень слабо. Возможна массовая мобилизация муравьев на источник пищи, осуществляемая различными путями, в том числе - с использованием пахучего следа.

В целом, все модельные многовидовые ассоциации муравейников включают виды с широко перекрывающимися экологическими нишами, но с различными формами территориальной организации.

Глава 3. ИНДИВИДУАЛЬНОЕ ПОВЕДЕНИЕ МУРАВЬЕВ. При анализе

поведения общественных насекомых на индивидуальном уровне в полной мере проявляются противоречия между представлениями, опирающимися на стохастическую природу их реакций, и гипотезами, основанными на широких индивидуальных возможностях особи. В данной главе рассматриваются следующие вопросы: как соотносятся в поведении исследуемых видов видоспецифические и функциональные черты; насколько широк диапазон индивидуальных возможностей муравьев; каков относительный вклад врожденной и приобретенной компонент в формировании поведения внегнездовых рабочих.

Индивидуальное поведение муравьев и стратегия фуражировки. В мирмекологической литературе много публикаций, посвященных наблюдению за индивидуально помеченными муравьями (Kill, 1934; Нагаши, 1974; Wilson, 1976; Tranquillo, 1977, 1982; Кипятков, Лопатина, 1983 и др.). Специфика нашей работы состоит в многократных наблюдениях за одной и той же особью в естественных условиях; в количественной оценке параметров индивидуальных траекторий; в сравнении индивидуального поведения представителей разных видов, являющихся членами одной многовидовой ассоциации муравейников, а также в исследовании связи индивидуальных характеристик поведения со способом использования кормового участка. Всего проанализировано 640 этограмм и поисковых траекторий муравьев, что составляет около 200 часов наблюдений.

Выяснено, что у исследованных видов специфика поведения внегнездовых рабочих на кормовом участке определяется скорее их функциональной, чем видовой принадлежностью. Сборщики пади или активные фуражиры, принадлежащие к разным видам, ведут себя сходным образом, и наоборот - члены разных функциональных групп в одной семье существенно отличаются.

Наибольшей степени сходства по соотношению поведенческих реакций и параметрам индивидуальных траекторий обладают члены одной функциональной группы, но индивидуальная изменчивость довольно высока; она тем выше, чем большая активность требуется от муравьев на кормовом участке.

При выбранном нами масштабе наблюдений поведение муравьев разных видов складывается из одинаковых элементов. Количественные различия в поведении разных видов весьма существен-

ны и связаны с характером фуражировочной стратегии: сходны между собой виды, использующие при средней численности семьи одиночную фуражировку, и виды с явно выраженной групповой деятельностью.

Диапазон индивидуальных возможностей фуражиров. Известно, что у муравьев разнообразие стереотипов поведения связано прежде всего с жанровым полиморфизмом и наличием группового и возрастного полистизма, то есть фиксированных разграничений в функциях, выполняемых разными особями. Более глубокая дифференциация рабочих в функционально однородных группах связана с индивидуальной вариабельностью и взаимодействием особей. В данном разделе диссертации описаны эксперименты, демонстрирующие разнокачественность психофизиологических свойств муравьев, которая выражается в различной эффективности поискового поведения, а также в склонности к использованию ориентиров различной модальности. Результативность работы групп взаимодействующих особей может быть проверена в экспериментах, требующих от муравьев решения сложных задач. Лабораторные опыты, проведенные с рямыми лесными муравьями, позволяют предположить, что они способны к экстраполированию траектории движущейся приманки, а также к усвоению логической структуры задачи (Резникова, 1969, 1979).

Экспериментальная оценка врожденной и приобретенной компонент в формировании индивидуального поведения муравьев. Важной задачей этологии является не классификация поведенческих актов на врожденные и приобретенные, а полный анализ всех факторов, влияющих на развитие поведения (Дьюсбери, 1981). В этом плане мы попытались в условиях лабораторного эксперимента проследить формирование поведения муравьев в онтогенезе и выделить влияние таких факторов, как индивидуальный и социальный опыт. Для решения подобных проблем традиционно применяется метод изолированного воспитания – депривационный эксперимент (Eibl-Eibesfeld, 1975), но муравья практически невозможно вырастить в изоляции, начиная с яйца. Мы содержали муравьев в условиях депривации после выхода из коконов, условно считая, что двигательным реакциям они не обучаются на личинковой стадии.

Опыты проводились в 1984–1988 гг. Были выбраны виды с при-

ципиально различными формами социальной организации: *F. cunicularia* с одиночной системой фуражировки, и *F. sanguinea* и *F. polyctena* – виды с явно выраженной групповой деятельности на кормовом участке. В природных условиях *F. cunicularia* часто являются "рабами" факультативных рабовладельцев *F. sanguinea*. В лаборатории базовые семьи находились в искусственных гнездах из оргстекла с открывающимися камерами. С момента выхода из коконов муравьев содержали в темноте в пластиковых коробках, группами по 10 особей. Для каждого вида было взято 7 групп: различающихся по условиям содержания (рис. I); каждая группа – в трех повторностях. В разном возрасте муравьи тестировались в "открытом поле", в природной ситуации и на лабораторной установке, содержащей различные тестовые объекты: модели природной ситуации ("травостой", различные препядствия, субстрат); добычу, коконы, а также муравьев своего и чужого видов. В 1987–1988 гг. опыты проводились с муравьями, выращенными в больших группах (от 500 до 2 000 особей¹), и лишенными контакта с базовой семьей.

Оказалось, что в поведении муравьев существенную роль играет наследственная компонента: все индивидуальные реакции, которые можно наблюдать в лаборатории, проявляются у муравьев без специального обучения и, вероятно, определяются физиологическим созреванием. На врожденной основе, по-видимому, строится ориентационное и поисковое поведение, в том числе характер поисковой траектории. В то же время количественные характеристики поведения муравьев зависят от внешних условий. В наших экспериментах индивидуальный опыт, приобретенный муравьями во время кратких "прогулок" в открытом поле, достоверно увеличивал двигательную и исследовательскую активность обоих видов. Вклад компоненты "социального" опыта в формирование поведения муравьев мы выясняли, сравнивая группы №№ 2, 4 и 6 (см. рис. I). Оказалось, что у *F. sanguinea* воспитание со взрослыми особями ведет к росту двигательной активности и исследовательского поведения молодых муравьев, а у прыткого стеллного муравья присутствие взрослых особей, напротив, тормозит активность молодых в первые дни их имагинальной жизни. Можно предположить, что это связано с тем, что быстро "созревающие" *F. cunicularia* сразу встраиваются в иерархическую структуру

семьи, занимая в присутствии муравьев старшего возраста подчиненное положение.

Социальный опыт, приобретенный при "перекрестном воспитании", почти не влияет на поведение муравьев-рабовладельцев, а поведение *F. cunicularia* – потенциальных "рабов" – существенно перестраивается в сторону сходства с муравьями-хозяевами.

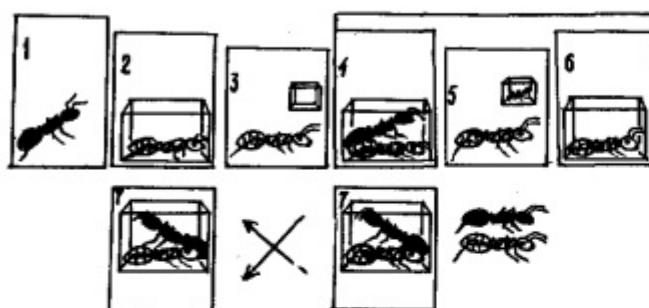


Рис. 1 . Экспериментальные группы муравьев ,содержащиеся в различных условиях для исследования онтогенеза поведения.

I- контрольная группа, состоящая из взрослых особей, 2 - муравьи, содержащиеся в изоляции от взрослых особей и от внешней среды, 3 - также без взрослых, но в течение двух недель муравьи "выгуливались" в открытом поле (бетонированная площадка 20X 50 м ; каждая особь по 6 мин), 4 - не "выгуливались", но содержались вместе со взрослыми муравьями , 5 - содержалась вместе со взрослыми и "выгуливалась" , 6 - не "выгуливалась" и имела со взрослыми только 3-х -дневный контакт , 7 - не "выгуливалась", и подвергалась "перекрестному воспитанию", т.е. молодые *Formica cunicularia* выращивались вместе со взрослыми *F. sanguinea* и наоборот .

В больших лабораторных семьях, сформированных из муравьев, лишенных социального опыта, происходит активное взаимодействие особей и устанавливается линейная иерархия, по-видимому, имеющая наследственную основу. В целом, на фоне значительного вклада наследственной компоненты способность к сложным формам обучения и разнообразие форм взаимодействия особей формируют лабильное и адаптивное индивидуальное поведение муравьев.

Глава 4. РОЛЬ КОММУНИКАЦИИ В ИНТЕГРАЦИОННЫХ ПРОЦЕССАХ СЕМЬИ МУРАВЬЕВ. Организаций передачи информации в семье общественных насекомых – одна из наиболее дискуссионных проблем, порождающая множество гипотез в течение последних 150 лет. В современной литературе существуют полярные взгляды на обмен информацией у общественных насекомых либо как на дискретизированный процесс, имеющий отношение к зоосемиотике, либо как на результирующую немногочисленных детерминированных сигналов и генетически обусловленных реакций разных особей на эти сигналы.

В данной главе анализируются факторы, определяющие выбор способа передачи информации у муравьев, и предлагается принципиально новый подход к изучению коммуникации, основанный на идеях теории информации.

Известно, что в сложных ситуациях у муравьев могут действовать множественные системы мобилизации, с использованием пахучего следа, трофалаксиса, тактильных стимулов, транспортировки пассивных особей в нужное место, tandemов, а также сочетания всех этих способов (Hölldobler, Wilson, 1975, 1978; Möglich, Hölldobler, 1975; Длусский, Волцит, Султанов, 1979). В диссертации обсуждаются следующие факторы, определяющие выбор того или иного способа обмена информацией: внешние условия, психофизиологическое состояние разведчика, индивидуальные различия в способах ориентации, а также – уровень динамической плотности особей на кормовом участке. Так, в полевом эксперименте с *Camponotus zakhatalis* показано, что для мобилизации фуражиров на источник пищи необходимым условием является достаточно высокая динамическая плотность муравьев на участке. При этом расстояние от гнезда и уровень динамической плотности особей определяют выбор одного из двух способов обмена информацией: маркировка следовым феромоном отдельных вы-

соких предметов – или привод разведчиком группы фуражиров, следующих за ним "цепочкой".

В лабораторных экспериментах с *Camponotus herculeanus* продемонстрировано дистанционное наведение у муравьев, во многом аналогичное "языку танцев" пчел и используемое в сложных ситуациях, когда возможности мобилизации для семьи ограничены.

Теоретико-информационный анализ коммуникации муравьев. При изучении систем коммуникации у животных применялись дисциплины, весьма далекие от биологии, однако, методы теории информации, созданной для изучения процессов передачи и хранения информации в системах произвольной природы (в том числе и биологических), практически не нашли применения при изучении систем коммуникации животных. Пожалуй, единственным исключением является попытка Э. Вильсона (Wilson, 1962, 1972) оценить количество информации, передаваемой двумя видами общественных насекомых: медоносной пчелой, использующей язык танцев, и муравьем *Solenopsis saevissima*, оставляющим пахучий след на пути от источника пищи к гнезду. Приводится грубая оценка количества информации, передаваемой насекомыми: от 2,3 до 4,3 бит. Используемая в этих работах методика не позволяет точно оценить скорость передачи информации, так как экспериментатору неизвестно количество информации, которое необходимо передать для обнаружения источника пищи. Более того, Э. Вильсон приводит оценки количества информации, но не обсуждает их биологического смысла и не связывает их с существующими в этологии результатами и концепциями. Видимо, поэтому данная тематика не получила достаточного развития.

Предложенный нами подход позволяет оценить количество информации и скорость ее передачи муравьями. В эксперименте создавалась ситуация, в которой муравьи для получения пищи должны передавать друг другу известное экспериментатору количество информации. Эта информация – сведения о количестве поворотов на пути к кормушке. Количество поворотов (развилок) менялось от 1 до 6 в разных опытах. При этом фиксировалось время контакта муравьев друг с другом, то есть время, затрачиваемое на передачу сведений о последовательности поворотов.

Опыты проводились в 1981–1986 гг. с пятью видами муравьев:

Formica sanguinea, *F. polyctena*, *F. cunicularia*, *Camponotus vagans*, *C. cinctiventris*. Муравьи содержались группами по 800–1 000 особей с расплодом и самкой, в прозрачных пластиковых гнездах, позволяющих наблюдать их контакты друг с другом. Они получали пищу раз в три дня и только в лабиринте. Лабиринт был смонтирован в виде "бинарного дерева" и укреплен в кювете с водой (см. схему на рис. 2). Каждый лист заканчивался кормушкой, но только одна из них содержала сахарный сироп, остальные были пусты. В простейшем случае "дерево" имело два листа. В такой ситуации муравей-разведчик должен был передать фуражирам 1 бит информации: идти надо либо направо, либо налево. В ходе опытов число узлов (развилок) на одной ветви возрастало до шести. При этом количество информации (в битах), которое необходимо было передать разведчику о пути к кормушке, равно числу узлов дерева (поворотов) на пути к кормушке.



Рис. 2

Для того, чтобы исключить маркировку пути пахучим следом, лабиринт заменялся на тождественный в то время, когда разведчик находился в гнезде. Проводились специальные серии опытов – "экзамены", когда муравьям предлагался лабиринт без приманки, чтобы исключить возможное действие запаха пищи. Кроме того, проводились контрольные опыты, в течение которых на лабиринт допускались муравьи, не имеющие контакта с разведчиком, побывавшим на кормушке. В случаях трех и более развилок "бинарного дерева" такие муравьи, как правило, не находили кормушку за отведенные полчаса и возвращались в гнездо.

В ходе эксперимента муравьев метили индивидуальными и групповыми метками. Выяснилось, что, найдя пищу, разведчик контактирует только со своей группой из 4–7 фуражиров. Опыты с разным числом развилок проходили в несколько сеансов. В каж-

дом случае фиксировалось число правильных и ложных поворотов, совершаемых муравьями, а также измерялась общая длительность контактов разведчиков с фуражирами.

Мы предположили, что время контакта разведчика с группой фуражиров (t) должно быть равно $a_1 + b$, где a_1 – число развилок, а b – коэффициент пропорциональности, равный скорости передачи информации (бит в минуту), а b – постоянная. Ее мы вводим потому, что муравьи могут передавать информацию, не имеющую прямого отношения к поставленной задаче.

Подчеркнем, что длительность информационного контакта (t) включает в себя и возможную активацию фуражиров разведчиком, и время усвоения и запоминания сведений фуражирами. Отметим также, что муравьи получали пищу раз в 3 дня и только в лабиринте, что, по-видимому, приводило к минимизации поведения, не направленного на скорейшее достижение цели.

Оценивались параметры уравнения линейной регрессии и вычислялся выборочный коэффициент корреляции (табл. I). Оказалось, что у трех видов зависимость между временем информационного контакта разведчика и фуражиров (t) и количеством передаваемой информации (числом развилок i) близка к линейной, о чем свидетельствует большое значение выборочных коэффициентов корреляции.

Таблица I. Оценки коэффициентов уравнения линейной регрессии (a, b) и коэффициента корреляции;
 $\pm \Delta$ – 95% доверительный интервал для r

Вид			
<i>F. sanguinea</i>	$0,738 \pm 0,063$	$-0,763 \pm 0,093$	0,962
<i>F. polystena</i>	$1,094 \pm 0,050$	$0,619 \pm 0,460$	0,791
<i>C. saixatilis</i>	$1,189 \pm 0,018$	$0,334 \pm 0,032$	0,967

У вида *F. sanguinea* скорость передачи информации, то есть величина b в уравнении $t = a_1 + b$ равна 0,738 бит/мин; у *F. polystena* – 1,094; у *C. saixatilis* – 1,189 бит/мин. Мы не считаем эти значения видовыми константами, вероятно, они могут варьировать. Заметим, что эти величины на несколько порядков меньше, чем скорость передачи информации у человека.

У вида с одиночной системой фуражировки – прыткого степенного муравья – "языковое поведение" не проявилось. В лабиринте работало не более 5–6 фуражиров в течение дня. Они одинаково хорошо ориентировались в ситуации, когда число развилок не превышало 3–4, а в остальных случаях, не найдя приманки, быстро возвращались на арену. У *Myrmica rubra* способы мобилизации могут меняться в зависимости от условий, в которых находится семья (Длусский, Волцит, Султанов, 1978). В наших опытах разведчики оставляли на бинарном дереве пакучий след, по которому происходила массовая мобилизация фуражиров. Если их лишали этой возможности путем замены лабиринта, то картина фуражировки была такой же, как и у *F. cunicularia*: в лабиринте работали единичные разведчики.

Процесс формирования коммуникативного поведения в онтогенезе изучался у экспериментальных групп муравьев *F. sanguinea* (всего 100 особей), а также у двух лабораторных семей *F. polystena*, каждая из которых состояла из самки и 200 рабочих, лишенных "социального опыта", то есть не имевших контакта со взрослыми фуражирами (Харьков, Бородин, 1987*). Лабиринт "бинарное дерево" предлагали этим муравьям в возрасте 1,5 и 6 месяцев. В таких семьях выделялась группа из 5–10 фуражиров, постоянно занятых обследованием лабиринта и фуражировкой. Эффективность фуражировки была значительно ниже, чем в семьях, сформированных из естественных муравейников.

Есть основания полагать, что контакт со взрослыми фуражирами является необходимым условием для полного формирования навыков дистанционного наведения.

Глава 5. ПРОСТРАНСТВЕННО-ЭТОЛОГИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ У МУРАВЬЕВ. В данной главе сложные формы поведения муравьев анализируются на уровне интегральных реакций семьи. В основе структуры сообществ животных лежит пространственная структура популяций – закономерное размещение особей и их группировок по отношению к элементам ландшафта и друг к другу (Наумов, 1963). Подчеркивая важность аспекта сигнальных связей, то есть изменения форм поведения каждой особи в ответ на информацию о местонахождении и поведении соседей, И.А. Ще-

* Харьков В.А. обучается в аспирантуре под руководством автора

лов (1977) предлагает говорить не о пространственной, а о пространственно-этологической структуре популяций. Этот аспект имеет важное значение для общественных насекомых.

Для муравьев описаны различные формы территориальной организации, соответствующие уровням развития семьи (Длусский, 1965, 1967; Захаров, 1968, 1972, 1978): с ростом и развитием семьи усложняется структура кормового участка. У монокалических (с одним гнездом) семей появляются дополнительные структурные элементы (сеть фуражировочных дорог, тоннелей, кормовых почек), возникает поликалия (система вспомогательных гнезд), колония (группа родственных гнезд, связанных обменными отношениями) и, наконец, объединение колоний – федерация. Соответственно меняются и формы межсемейного взаимодействия – от неохраняемого кормового участка до охраны границ колонии или федерации в целом, причем семьи – члены такого объединения – имеют индивидуальные охраняемые территории.

В мирмекологической литературе отсутствуют экспериментальные данные о возможности изменения пространственно-этологической структуры популяций муравьев на основе этологических механизмов. Лабильность поведенческих реакций, лежащих в основе межсемейного взаимодействия муравьев, практически не исследована. Эти вопросы рассматриваются в данной главе.

Экспериментальное усложнение структуры кормового участка. Для выяснения возможности усложнения территориальной организации в зависимости от численности семьи, мы провели полевой эксперимент, в котором семья прыткого степного муравья с 3-х секционным гнездом в течение 2,5 месяцев постепенно получила 3 тыс. куколок. Параллельно осуществляли три учета интенсивности выходов муравьев на кормовой участок семьи, покрытый метровой сеткой квадратов.

Среднемаксимальная интенсивность выхода муравьев из гнезда возросла в течение опыта с 96 до 250 экз/час. Площадь кормового участка увеличилась с 23 до 93 м². На 21-й день эксперимента произошло формирование потока фуражиров с интенсивностью движения около 230 экз/час. Проявилась ранее отсутствовавшая у данной семьи дифференциация территории: закрепле-

ние участков за постоянными по составу группами фуражиров. Наблюдались случаи трофалаксиса на кормовом участке и коллективной транспортировки добычи, в норме не характерные для прыткого степного муравья. Индивидуальное поведение муравьев на кормовом участке изменилось в сторону сходства с поведением муравьев из крупных семей того же вида, обладающих охраняемыми территориями. В целом, увеличение численности семьи *F. cunicularis* примерно в 2,5 раза повлекло за собой усложнение территориальной организации.

Экспериментальное формирование поликалических поселений и колоний. Исследования проводились с 6-ю семьями лугового муравья. Оказалось, что организация кормового участка у монокалических семей этого вида обладает высокой специфичностью. Она основана на сочетании мобилизационной системы фуражировки и строгого разграничения определенных зон фуражировочной дороги и областей кормового участка между неизменными по составу группами фуражиров. Приуроченная к каждой фуражировочной дороге часть муравьев (колония) разбита на звенья, в каждом из которых имеется постоянный контингент резервных фуражиров и разведчиков. Относительно автономные звенья, курсирующие на дорогах, связаны с соответствующими зонами кормового участка. Концентрические зоны с высокой динамической плотностью особей разделены пространствами, почти не посещаемыми муравьями. В естественных же поликалических системах характер использования кормового участка и структура дорог утрачивают специфичность и приобретают черты, общие для большинства видов подрода *Formica v.str.*, образующих поликалические поселения: вследствие высокой динамической плотности особей на территории и наличия вспомогательных гнезд, отпадает необходимость в мобилизации и в резервных фуражирах, курсирующих на дорогах.

Мы предположили, что стимулом к образованию вспомогательных гнезд служит увеличение динамической плотности муравьев на дорогах. В эксперименте рост этого показателя на одной из дорог монокалического гнезда достигался с помощью последовательно наращиваемого коридора, установленного вдоль дороги и не позволяющего муравьям пройти на кормовой участок. В течение 14 дней ежедневно проводилось по 6-10 учетов в 13 точках

дороги, а также наблюдения за распределением и поведением помеченных групповыми метками 3-200 муравьев (рис. З-а, б).

Повышение динамической плотности особей на дороге в 5-7 раз вызвало сооружение вспомогательного гнезда в периферийной зоне на II день эксперимента. С окончанием сооружения гнезда, в котором находилось около 800 муравьев, динамическая плотность особей на дороге снизилась почти до уровня доопытной, тогда как в периферийной зоне кормового участка она оставалась высокой: $1,6-2,0 \text{ экз}/(\text{дм}^2 \cdot \text{мин})$. Это примерно в 6 раз больше, чем до эксперимента и соответствует аналогичному показателю в естественной поликалической семье. При этом произошла полная перестройка фуражировочного поведения муравьев в сторону сходства с поликалической семьей.

В другом полевом эксперименте, подсаживая самок во вспомогательные гнезда поликалических семей, мы наблюдали формирование колонии, с соответствующими изменениями в поведении муравьев, вплоть до возникновения обменных операций.

Этологические механизмы междусемейного взаимодействия в популяции лугового муравья. Среди всех выбранных нами видов *F. pratensis* характеризуется наиболее сложными территориальными отношениями.

Пространственная структура поселения у лугового муравья складывается за счет постоянства и устойчивости границ охраняемых территорий, разделенных нейтральными зонами. В местах, где дороги соседних семей направлены навстречу друг другу, и нейтральные зоны не выражены, действуют дополняющие друг друга механизмы разграничения: во-первых, области контакта соседних территорий посещаются муравьями из разных семей с различной интенсивностью, что связано с неравномерным распределением фуражиров по разным дорогам одного гнезда; во-вторых, у групп муравьев из разных семей, действующих в области контакта территорий, выявлены существенные различия в суточном цикле. Если же муравьи находятся в этой области одновременно, столкновения предотвращаются, благодаря индивидуальным контактам и снижению агрессивности. Это доказывается экспериментом, в котором в разных частях охраняемых территорий помещались муравьи из чужого гнезда, привязанные к тонкими поводками. 80% особей, взятых из средней части территории соседнего

Рис. З-а

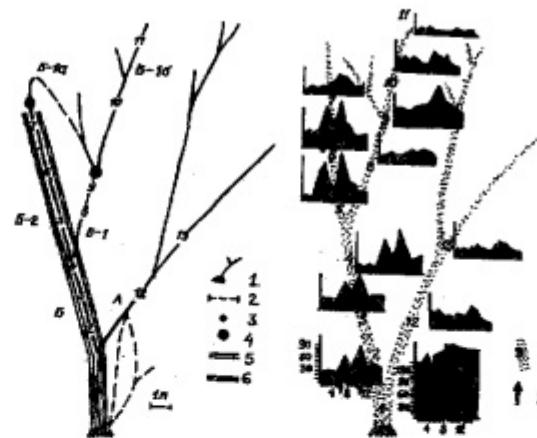


рис. З-б

Рис. З-а. Возникновение вспомогательных гнезд на дороге семьи лугового муравья.

А, Б, Б-І ... - ответвления дорог. I - гнездо и дороги, 2 - обходные тропы, проложенные муравьями после установки коридора, 3 - пещерка, построенная муравьями, 4 - вспомогательное гнездо, 5 - коридор, отсекающий ответвление А на первом этапе эксперимента; 6 - коридор, отсекающий ответвление Б-І, на втором этапе. Учеты динамической плотности особей проводились в точках I-ІІІ;

Рис. З-б. Изменение интенсивности движения муравьев в разных точках дороги при искусственном увеличении динамической плотности особей.

I - гнездо и дороги, 2 - периоды образования пещерки и вспомогательного гнезда.

гнезда, и незнакомых членам пограничных групп, уничтожались ими уже через полчаса. Муравьи, взятые из пограничных областей территории, как и контрольные - "свои" - оставались нетронутыми.

Устойчивость границ охраняемых территорий *P. pratensis* выяснялась путем эксперимента, в котором с помощью переставляемых планок с кормушками на поверхности почвы и на сплошном мостике, на высоте 40 см над землей, стимулировалось массовое вторжение муравьев на территорию чужого гнезда. Нарушение обычных изолирующих механизмов вызвало перемещение границ территорий на 8 м, что существенно по сравнению с обычными суточными колебаниями (0,5–1,5 м). После исчезновения искусственного перевеса в численности муравьев одной семьи в области контакта территорий, границы установились на прежнем месте. Примечательно, что на мостике над землей, то есть в совершенно непривычных для муравьев условиях, границы территорий соседних семей совпадали с наземными.

Таким образом, пространственная структура поселения лугового муравья поддерживается за счет целой системы этологических разграничений.

Глава 6. ЭТОЛОГИЧЕСКИЕ МЕХАНИЗМЫ ПОДДЕРЖАНИЯ ГОМОСТАЗА МНОГОВИДОВОЙ АССОЦИАЦИИ МУРАВЕЙНИКОВ. На основании экспериментов, моделирующих усложнение форм территориальной организации (см. гл. 5), мы пришли к представлению о многовидовом сообществе муравьев как о динамичной системе: способы использования кормового участка и поведение разных видов могут быстро меняться с ростом численности семьи. Таким образом, основные биотические факторы, определяющие характер межвидовых отношений, сами по себе весьма лабильны. Поэтому в данной главе механизмы межвидового взаимодействия муравьев рассмотрены вначале в стационарном состоянии, то есть при фиксированных численностях семей, наиболее характерных для каждого вида, а затем проанализированы динамические процессы в сообществе.

Основой для полевых наблюдений и экспериментов являлось картирование распределения и динамической плотности муравьев разных видов на 160 полигонах площадью 1–200–1 880 м², по сетке от 0,25 до 1,0 м. На 37 полигонах проводились многолетние наблюдения (в течение 8 лет). Всего получено около 3,5

тыс. картосхем количественного распределения муравьев на кормовых участках. Проведено около 4 тыс. учетов интенсивности движения фуражиров. Взаимодействие муравьев разных видов при поиске пищи исследовалось с помощью лабиринтов, содержащих белковую приманку. Лабиринты представляли собой вставленные один в другой цилиндры – так, что входы в них находились с противоположных сторон. 90 лабиринтов расставляли на территории многовидовой ассоциации муравейников через каждые 2–4 м. Раз в 10 мин регистрировалось, сколько из 20 кусочков приманки осталось в лабиринте, и сколько муравьев каждого вида удалось заметить. В течение дня проводилось 20 учетов (в общей сложности около 2,5 тыс.). Специальные наблюдения и эксперименты описаны в конкретных разделах.

Основные формы разграничения сфер деятельности разных видов муравьев те же, что и в многовидовых сообществах позвоночных животных. Временной тип изоляции в степных и лесостепных ландшафтах играет роль не основного, а дополнительного механизма разграничения, вследствие значительных температурных перепадов и, соответственно, коротких периодов суточной активности большинства видов, обладающих к тому же сходными требованиями к условиям фуражировки. Например, в ассоциациях с доминированием лугового муравья временной тип изоляции вступает в действие ночью, когда на территории находятся только муравьи рода *Mutilla* и *Tetramorium caesareum* и в жаркий полдень, когда там господствует прыткий степной муравей. Есть основания предполагать активную регуляцию суточного ritma подчиненных видов со стороны доминирующих. Так, в экспериментах И.В. Стебаева (1971) у гнезд прыткого степного муравья, перемещенных из Нейтральной зоны в сферу влияния лугового муравья, менялся характер суточной активности. Наши наблюдения в разных частях ареала доминирующего вида подтверждают это предположение: например, когда *M. scabrinodis* и *T. caesareum* селятся вместе с луговым муравьем, максимум их суточной активности приходится на сумеречно-ночные часы, то есть на время спада активности *P. pratensis*. В ассоциации, где лугового муравья нет, пик активности этих видов перемещается на утреннее время. У прыткого степного муравья в отсутствие *P. pratensis* ритм активности из односоревнного становится почти таким же,

как у лугового муравья, то есть отчетливо проявляются утренний и вечерний пики.

Разграничение кормовых участков в условиях высокой численности муравьев выражается в том, что муравьи разных видов стремятся наиболее посещаемые области перекрывающихся кормовых участков использовать в разное время суток. Примечательно, что разграничение кормовых участков проявляется именно во время их максимального расширения, то есть тогда, когда наиболее высока вероятность столкновения особей разных видов, и соблюдается не так строго в периоды пониженной суточной активности муравьев. Особенно тщательно соблюдают "правила" разграничения виды с максимально перекрывающимися экологическими нишами.

Грунтовое разграничение фуражировочной деятельности исследовалось в разных частях ареала лугового муравья с помощью единой методики: учетов распределения муравьев на многочисленных кормушках, размещаемых в глубине почвы, на ее поверхности, в толще травостоя и на уровне кустов. Был продемонстрирован отчетливо выраженный биогенный характер ярусной дифференциации: под воздействием доминирующего в ассоциациях лугового муравья *F. cunicularia* становится "вынужденным хортибонтом", а локализация всех остальных видов смещается в сторону почвенного яруса. В отсутствие доминанта все остальные виды проявляют себя главным образом как герпетобионты.

Сравнительные исследования охотничьей активности муравьев разных видов проводились нами в степных ландшафтах Северного и Восточного Казахстана, Его-Западной Барабы и Тувы. Интенсивность движения муравьев и количество приносимой пищи добычи учитывали в течение суток, 6-8 раз за сезон. Для получения данных одновременно для нескольких гнезд была разработана методика автоматического сбора добычи.

Оказалось, что в добыче степных муравьев преобладают самые массовые беспозвоночные: саранчевые, цикадки, тли, злаковые мухи, мелкие чернотелки и слоники. В пище относительно крупных видов-герпетобионтов - *F. Formica pratensis*, *F. uralensis* - превалируют обитатели наземного и почвенного ярусов, в частности, чернотелки, саранчевые - геофильы, почвообитющие личинки. Виды, обследующие травостоя, предпочитают цикад, тлей,

злаковых мух, мелких травяных клопов. Значительное место в добыче занимают муравьи своего и других видов.

В целом же различия в составе добычи степных муравьев носят количественный характер. Пищевые спектры разных видов заметно перекрываются, что создает предпосылки для тесного взаимодействия.

Отношения протокооперации, основанные на сигнальном взаимодействии муравьев разных видов. Эти взаимоотношения исследовались в полевых экспериментах с помощью лабиринтов, содержащих дозированную белковую приманку, и равномерно расставляемых на кормовых участках муравьев. Обнаружилось, что фуражиры лугового муравья действуют главным образом в тех лабиринтах, где они имеют возможность встретить особей прыткого степного муравья. Здесь они растаскивают приманку со скоростью, вчетверо большей, чем на остальной территории, причем в 80% случаев *F. cunicularia* проникают в лабиринты первыми. В степях Тувы мы наблюдали своеобразную ситуацию использования одного и того же вида - "разведчика" *F. rufa* сразу двумя доминантами - *F. uralensis* и *Camponotus saharicus*.

Взаимодействие муравьев при поиске пищи в лабиринтах оказалось сходным в различных многовидовых ассоциациях муравейников, исследованных нами в разных частях ареала лугового муравья от лесостепи до пустынной зоны. При этом стимулирование охотничьей активности лугового муравья наблюдается только со стороны *F. cunicularia* или *F. rufibarbis*. Это является неизменной характеристикой ассоциации с доминированием *F. pratensis*. Показательно, что *F. rufa*, стимулирующие поисковую деятельность черноголового муравья, не выступают в той же роли по отношению к *F. pratensis* в области перекрывания их ареалов. То же касается и *F. fusca*, которые, встречаются на одной территории с луговым муравьем.

Такая форма взаимодействия имеет прямой "экономический эффект". Полевые эксперименты с поочередной изоляцией гнезд разных видов показали, что прыткий степной муравей, освобожденный от влияния доминанта, доставляет в гнездо более крупную добычу (средний вес увеличивается с 1,4 до 3,6 мг), количество приносимой добычи возрастает примерно вдвое, а общий вес ее - более, чем в 3 раза. Напротив, при огораживании

гнезд прыткого степного муравья семья доминирующего вида потребляет заметно меньше белковой пищи: общий вес добычи сокращается вдвое.

Механизмы межвидовой коммуникации были исследованы с помощью полевых экспериментов. В одной серии опытов сравнивались скорости растаскивания приманки фуражирами лугового муравья на площадках, окруженных стеклянными трубками, в которых двигались муравьи, и на контрольных площадках, окруженных пустыми трубками. Целенаправленное движение муравьев достигалось тем, что они переносили свои коконы в затемненный конец трубы. Было выявлено существование межвидового кинописса - реакции *F. pratensis* только на специфические движения прыткого степного муравья. В другой серии опытов подсчитывалось количество ошибок фуражиров лугового муравья при поиске приманки в лабиринте - "секторониде", когда они действовали самостоятельно, и в тех случаях, когда они могли наблюдать за действиями "актеров" - фуражиров прыткого степного муравья. Было показано, что *F. pratensis* способны перенимать у "вида-разведчика" рациональный путь к пище, то есть имеет место межвидовое дистантное обучение.

Межвидовая иерархия у муравьев. Понятие о доминировании - соподчинении разных видов муравьев было введено В. Качмареком (Kacmarek, 1953), на основе статистического анализа сборов муравьев с помощью кошения и ловких цилиндров. Наличие межвидовой иерархии было экспериментально показано нами на основании изучения территориальных отношений муравьев в естественных условиях (Резникова, 1976, 1979, 1980, 1983). В 80-е гг. появилось довольно много работ, посвященных межвидовой иерархии муравьев (Fellers, 1987; Seifert, 1987; Chechowski, 1987; Savolainen, Vepsäläinen, 1988).

Поскольку механизмы межвидовых иерархических отношений тесно связаны с численностью семей, с размерами и способами использования кормовых участков, они являются отражением динамических процессов в многовидовом сообществе.

Иерархические ранги муравьев разных видов выявлялись путем регистрации столкновений особей на кормушках, расставленных на участках площадью 1-200 м² по сетке через каждый метр. Участие 8-10 наблюдателей давало воз-

можность проводить учеты каждые 10 мин. Для каждого вида подсчитывали процент кормушек, на которых наблюдались стычки, от максимального числа кормушек, занятых фуражирами. Пример схемы иерархических отношений, полученный для одной из многовидовых ассоциаций, изображен на рис. 4.



Рис. 4.

1-*Formica pratensis*, 2-*F. cunicularia*, 3-*M. scabrinodis*,
4 - *Tetramorium caespitum*, 5 - *Lasius alienus*, 6 - *F. uralensis*,
7 - *F. picea*, 8 - *Myrmica lobicornis*, 9 - *Camponotus sazatilis*.

В различных ассоциациях действуют следующие закономерности: 1) доминант практически не бывает объектом нападения; 2) больше всего стычек отмечается между видами, близкими по рангу; 3) наиболее напряженным звеном в иерархической цепи является субдоминант I порядка. Ранги видов тесно связаны с их эколого-этологической спецификой. Так, доминирующие и субдоминирующие виды принадлежат к самой крупной размерной категории, являются наиболее активными хищниками, обладают самым длительным периодом суточной активности, высоким уровнем исследовательской активности, а также способностью к деятельности во всех ярусах степного биоценоза.

Субдоминанты II порядка - муравьи рода *Myrmica* - принадлежат к средней размерной категории; они потребляют меньше животной пищи, период их суточной активности короче, чем у видов более высокого ранга, но длиннее, чем у инфильтрантов. Инфильтранты принадлежат к самым малым размерным группам, являются малоактивными хищниками и в наибольшей мере связаны с почвенным ярусом.

Исследования, проведенные в различных областях ареала лугового муравья позволяют предположить, что муравьи каждого вида могут играть различную роль в разных по составу ассоциациях, но в ассоциации одного типа, обладающей постоянной

структурой, они выступают в одной и той же роли в разных зонах и ландшафтах.

Территориальные механизмы между видовой иерархией изучались нами с помощью последовательной изоляции гнезд муравьев рода *Formica*. В ассоциации с доминированием лугового муравья изоляция 12 гнезд *F. cunicularia* повлекла за собой существенное перераспределение территорий подчиненных видов; реакция доминанта была неизначительной. Во второй части эксперимента, когда изолировали гнездо доминанта, почти вся его освободившаяся территория уже через 4 часа оказалась занятой *F. cunicularia*. По-видимому, при этом произошло дополнительное привлечение фуражиров из гнезд, так как динамическая плотность особей этого вида на территории возросла втрое. Это в свою очередь, послужило резкое снижение плотности субдоминанта II порядка *Mutillia vespina* и сокращение площади участков, занятых этим видом. Кормовые участки инфлюионтов остались без изменений.

В ассоциации, в которой в отсутствие лугового муравья *F. cunicularia* играет роль доминанта, были получены сходные результаты, но здесь проявилась территориальная зависимость инфлюиента *Tetramorium caespitum* от муравьев рода *Formica*, которая в полной ассоциации носит скрытый характер.

Таким образом, наиболее напряженные территориальные отношения складываются у видов, занимающих господствующее положение. Воздействие доминанта на остальные виды происходит опосредованно, через субдоминанта II порядка. Каждый из членов ассоциации в первую очередь сдерживает территориальный потенциал вида, находящегося на ближайшей иерархической ступени.

Иерархия и возможность роста и развития семей. В ассоциациях с доминированием черноголового муравья мы провели эксперименты с искусственным наращиванием семей *F. rufa*, а затем — *Mutillia lobivirgata*. Оказалось, что возможность роста семьи и, соответственно, усложнение территориальной организации каждого вида определяется его иерархическим положением в сообществе. Наблюдается активная регуляция численности подчиненных видов со стороны доминирующих: в эксперименте *F. uralensis* прибегали к прямому уничтожению "лишних" особей субдоминантов, а *F. rufa*

— к блокаде гнезд *Mutillia uralensis*. Есть основания полагать, что муравьи с большой точностью оценивают уровень динамической плотности особей подчиненных видов на территории и реагируют на него, сдерживая территориальный потенциал подчиненных видов. Аналогичные ситуации наблюдались не только в условиях эксперимента, но и в естественной ситуации. Этот тип отношений, не описанный ранее, мы называли межвидовым социальным контролем. Можно полагать, что соотношение численностей семей при определенной плотности гнезд скоррелировано у разных видов и это связано с иерархической структурой ассоциации.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Этологические механизмы интеграционных процессов семьи муравьев, базируясь на детерминированных системах регуляции генетических и физиологических функций, тенденциях полового и возрастного полигонизма, врожденных линейно-иерархических отношениях и относительно простых системах коммуникации, включают существенные и почти неизвестные ранее компоненты, основанные на лабильности индивидуальных реакций, способности муравьев к обучению и к сложным формам сигнальной деятельности.

Пластичность коммуникативных систем муравьев позволяет им в различных случаях осуществлять выбор между разными способами передачи информации, или комбинировать их. Оказалось, что в тех случаях, когда возможности применения более простых средств сигнализации ограничены, муравьи способны использовать дистанционное наведение, во многом подобное танцам пчел. Применение методов теоретико-информационного анализа позволило выявить у видов, стоящих на высокой ступени социальной организации, "языковое поведение" и оценить скорость передачи информации.

Формы организации кормового участка и способы взаимодействия особей, проявляющиеся в стационарном состоянии как специфические для данного вида, могут в короткие сроки меняться в зависимости от численности семьи и ситуации, создающейся на используемой муравьями территории. Сочетаются две тенденции: специфичность, складывающаяся в результате развития каждого

вида и обуславливающая необходимость исторического подхода к его изучению (Ланов, 1982), и потенциальная возможность реализации некоторого набора состояний, определяемых такими ключевыми, общими для муравьев, характеристиками, как, например, уровень динамической плотности особей на территории. Возможно, что уровень сложности структурной организации у общественных насекомых зависит от сложности задач, решаемых сообществом. Пространственно-этологическая структура популяций у муравьев лабильна и в каждом конкретном случае, по-видимому, реализуются возможности, близкие к максимальным. Этот потенциал сдерживается как внутрипопуляционными, так и межвидовыми территориальными взаимоотношениями, поскольку размер семьи муравьев является одновременно и предметом и результатом конкурентного успеха. Исходя из представлений организационизма, современные мирмекологи часто рассматривают межгнездовую конкуренцию... не как собственно конкуренцию, а кактрату энергии внутри суперорганизма (Veräälänen, 1978). Наши данные, напротив, приводят к популяционистским представлениям, согласно которым территориальные отношения муравьев, находясь в состоянии тонкого метастабильного равновесия, поддерживаются целым рядом дублирующих друг друга механизмов.

Поскольку способы использования кормового участка и поведение муравьев разных видов могут быстро меняться с ростом численности семьи, многовидовая ассоциация муравейников рассматривается нами как динамическая система, в которой пространственно-этологическая структура популяций каждого вида в данный отрезок времени тесно связана с его иерархическим рангом в сообществе.

Характерной особенностью сообществ муравьев является сходство поведенческих структур и механизмов взаимодействия на разных уровнях социальной организации. Так, формы, территориальных отношений имеют много общего на внутрипопуляционном и межвидовом уровнях. Принципы доминирования – соподчинения проявляются при взаимодействии самок внутри муравейника (Захаров, 1970), фуражиров на кормовом участке и семей разных видов.

Муравьи являются, по-видимому, одной из немногих групп животных, для которых возможно сосуществование большого числа

видов с широко перекрывающимися экологическими нишами. Следствием коадаптивной эволюции большого числа видов является такие этологические механизмы интеграции сообществ, как межвидовая коммуникация, отношения протокооперации и развитая система межвидовой иерархии. Выявлен ранее неизвестный у животных тип межвидовых отношений, названный нами **межвидовым социальным контролем**: доминант прибегает к прямому уничтожению семей подчиненных видов, но только в тех случаях и на тех участках, где превышена пороговая плотность особей.

В целом, можно предположить, что лабильность стратегий поведения является свойством, характерным для различных сфер деятельности и разных уровней социальной организации муравьев. Количество степеней свободы, которыми обладает структурная единица у общественных насекомых, при повышении уровня социальной организации, по-видимому, не сокращается, а переходит от структурных частей к целостной системе.

ОБЩИЕ ВЫВОДЫ.

1. Выявлена доминирующая роль этологических механизмов в интеграции сообществ муравьев на разных уровнях социальной организации: группа – семья – популяция – многовидовая ассоциация муравейников.

2. Исследовано индивидуальное поведение видов подсемейства Formicinae. Выявлена значительная трансгрессия элементов поведения; количественные различия зависят от характера фуражировочной стратегии. Специфика поведения внегнездовых рабочих определяется скорее функциональной, чем видовой принадлежностью: члены разных функциональных групп в одной семье различаются в большей степени, чем члены идентичных функциональных групп разных видов. Поведение муравьев на кормовом участке характеризуется высокой лабильностью; индивидуальная изменчивость тем выше, чем большая активность требуется от особи.

3. Депривационный эксперимент выявил значительный вклад наследственной компоненты в формирование ориентационного и поискового поведения, а также в становление линейно-иерархического взаимодействия особей в семье. В то же время количе-

виде и обусловливающая необходимость исторического подхода к его изучению (Ланов, 1982), и потенциальная возможность реализации некоторого набора состояний, определяемых такими ключевыми, общими для муравьев, характеристиками, как, например, уровень динамической плотности особей на территории. Возможно, что уровень сложности структурной организации у общественных насекомых зависит от сложности задач, решаемых сообществом. Пространственно-этологическая структура популяций у муравьев лабильна и в каждом конкретном случае, по-видимому, реализуются возможности, близкие к максимальным. Этот потенциал сдерживается как внутрипопуляционными, так и межвидовыми территориальными взаимоотношениями, поскольку размер семьи муравьев является одновременно и предметом и результатом конкурентного успеха. Исходя из представлений организизма, современные мирмекологи часто рассматривают межгнездовую конкуренцию не как собственно конкуренцию, а как трату энергии внутри суперорганизма (Veräälänen, 1978). Наше данные, напротив, приводят к популяционистским представлениям, согласно которым территориальные отношения муравьев, находясь в состоянии тонкого метастабильного равновесия, поддерживаются целым рядом дублирующих друг друга механизмов.

Поскольку способы использования кормового участка и поведение муравьев разных видов могут быстро меняться с ростом численности семьи, многовидовая ассоциация муравейников рассматривается нами как динамическая система, в которой пространственно-этологическая структура популяций каждого вида в данный отрезок времени тесно связана с его иерархическим рангом в сообществе.

Характерной особенностью сообществ муравьев является сходство поведенческих структур и механизмов взаимодействия на разных уровнях социальной организации. Так, формы, территориальных отношений имеют много общего на внутрипопуляционном и межвидовом уровнях. Принципы доминирования – соподчинения проявляются при взаимодействии самок внутри муравейника (Захаров, 1970), фуражиров на кормовом участке и семей разных видов.

Муравьи являются, по-видимому, одной из немногих групп животных, для которых возможно сосуществование большого числа

видов с широко перекрывающимися экологическими нишами. Следствием коадаптивной эволюции большого числа видов являются такие этологические механизмы интеграции сообществ, как межвидовая коммуникация, отношения протокооперации и развитая система межвидовой иерархии. Выявлен ранее неизвестный у животных тип межвидовых отношений, названный нами межвидовым социальным контролем: доминант прибегает к прямому уничтожению семей подчиненных видов, но только в тех случаях и на тех участках, где превышена пороговая плотность особей.

В целом, можно предположить, что лабильность стратегий поведения является свойством, характерным для различных сфер деятельности и разных уровней социальной организации муравьев. Количество степеней свободы, которыми обладает структурная единица у общественных насекомых, при повышении уровня социальной организации, по-видимому, не сокращается, а переходит от структурных частей к целостной системе.

ОБЩИЕ ВЫВОДЫ.

1. Выявлена доминирующая роль этологических механизмов в интеграции сообществ муравьев на разных уровнях социальной организации: группа – семья – популяция – многовидовая ассоциация муравейников.

2. Исследовано индивидуальное поведение видов подсемейства Formicinae. Выявлена значительная трансгрессия элементов поведения; количественные различия зависят от характера фуражировочной стратегии. Специфика поведения внегнездовых рабочих определяется скорее функциональной, чем видовой принадлежностью: члены разных функциональных групп в одной семье различаются в большей степени, чем члены идентичных функциональных групп разных видов. Поведение муравьев на кормовом участке характеризуется высокой лабильностью; индивидуальная изменчивость тем выше, чем большая активность требуется от особи.

3. Депривационный эксперимент выявил значительный вклад наследственной компоненты в формирование ориентационного и поискового поведения, а также в становление линейно-иерархического взаимодействия особей в семье. В то же время количе-

ственное соотношение различных поведенческих реакций существенно зависит от характера индивидуального и социального опыта. В частности, контакт с опытными фуражирами является необходимым условием для формирования сигнальной деятельности.

4. Результативность работы групп индивидуально взаимодействующих особей проявляется при решении задач, требующих совместного обучения. В наших экспериментах муравьи проявляли способность к переносу опыта, к экстраполяции, усвоению логической структуры задачи, улавливанию простых закономерностей и оперированию ими. Эти способности играют важную роль в процессах передачи и считывания информации муравьями. Характер обмена сведениями и модальность сигналов обусловлены различными факторами: динамической плотностью особей на кормовом участке, психофизиологическими свойствами и состоянием разведчика, в частности, индивидуальными особенностями его ориентации, а также внешними условиями.

5. Применен принципиально новый теоретико-информационный подход к анализу коммуникации муравьев: для нахождения пищи они должны были передать друг другу строго определенное количество (в битах) информации, задаваемое экспериментатором. В наших опытах эта информация — сведения о последовательности поворотов на пути к кормушке в лабиринте "бинарное дерево". Установлено, что время информационного контакта разведчика с группой фуражиров пропорционально количеству информации в сообщении.

6. Показана лабильность пространственно-экологической структуры популяций муравьев. Форма территориальной организации и связанные с ней стереотипы группового поведения муравьев зависят от численности семьи и, соответственно, от динамической плотности особей на территории. Регуляция межсемейных отношений муравьев также основана на поведенческих механизмах — в частности, на взаимном узнавании муравьев — "пограничников".

7. Экспериментально обосновано представление о многовидовой ассоциации муравейников как динамической системе, в которой численность семей и форма территориальной организации каждого вида зависит от его иерархического статуса. Ранг вида связан с особенностями поведения, территориальностью, длительностью периода суточной активности, а также с размерами осо-

бей. Отношения доминирования — подчинения между разными видами основаны на сигнальных связях.

8. Доминирующие и субдоминирующие виды связаны не только конкурентными взаимодействиями, но и отношениями протокооперации, в основе которых лежит межвидовой кинолисис, привлечение фуражиров вида-доминанта запахом, присущим индивидуальным семьям субдоминанта, и способность фуражиров доминирующего вида к дистантному обучению у вида-разведчика.

9. Описан новый тип межвидовых отношений муравьев: межвидовой социальный контроль. Он заключается в активной регуляции численности подчиненных видов со стороны доминирующих.

СПИСОК ОСНОВНЫХ РАБОТ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

1. Резникова Е.И. Взаимодействие муравьев разных видов, обитающих на одной территории // Муравьи и защита леса. Ул. — М., 1971. С. 62-65.
2. Резникова Е.И. Специфика неантагонистических отношений муравьев, занимающих сходные экологические ниши // Докл. МОИП. Зоол. и ботан. — М., 1973. С. 29-30.
3. Резникова Е.И. Механизмы территориального взаимодействия семей *Formica pratensis* // Зоол. ж. 1974. Т. 53. № 2. С. 212-223.
4. Резникова Е.И. Структура многовидовых сообществ муравьев в центральной и южной частях ареала доминирующего вида // Роль живот. в функции экосистем. — К., 1975. С. 178-182.
5. Резникова Е.И. Способы мобилизации и взаимодействие муравьев доминирующего и субдоминирующего видов // Муравьи и защита леса. Ул. — М., 1975. С. 160-165.
6. Резникова Е.И. Неантагонистические отношения муравьев, занимающих сходные экологические ниши // Зоол. ж. 1975. Т. 54. № 7. 1020-1031.
7. Резникова Е.И. Иерархия видов в сообществе степных муравьев // Групповое поведение животных. — М., 1976. С. 315-318.
8. Резникова Е.И. Пространственная ориентация и способность муравьев усваивать логическую структуру задачи // Этал. насекомых и клещей. — Томск, 1979. С. 18-24.
9. Резникова Е.И. Количественное описание траекторий передвижения муравьев // Колич. метод. в экол.живот. — Л., 1960. С. 118.
10. Резникова Е.И. Формы территориальной организации у лугового муравья // Зоол. ж. 1979. Т. 58. № 10. С. 1490-1499.
11. Резникова Е.И. Усложнение пространственной структуры популяций как механизм расширения ареалов у муравьев // Ул. Всесоюз. зоогеограф. конф. — М.: Наука, 1980. С. 70-71.
12. Резникова Е.И. Межвидовая иерархия у муравьев // Зоол. журн. 1980. Т. 59. № 8. С. 1168-1176.
13. Резникова Е.И. Поведение на кормовом участке // Вестн. МОИП. 1981. Т. 86. № 4. С. 37-41.
14. Резникова Е.И. (Reznikova J.I.) Spatial organizationability in ants // Symp.of the Soc.Ins.Soc., Skierwiwice, 1981.

15. Резникова И.И. (Reznikova J.I.) Interspecific communications among ants // Behaviour, 1982. 60 № 1-2. P. 84-95.
16. Резникова И.И. Межвидовые отношения у муравьев. - Новосибирск: Наука, 1983. - 203 с.
17. Резникова И.И. Количественное исследование языка муравьев // ДАН СССР. Сер. биол. 1985. Т. 280. № 5. С. II20-II23.
18. Резникова И.И. Развитие языка в семье муравьев и распределение информации в группах фуражиров // Муравьи и защита леса. (тез. докл. VII Всесоюзн. мирмекол. симп.). - Новосибирск 1987.
19. Резникова И.И. Эволюция коммуникации у муравьев: наследственная и приобретенная компоненты "языка" // Проблемы микроволнологии. - М., 1988. С. 137-138.
20. Резникова И.И. Необходимость синекологического подхода при изучении экологии популяций муравьев // Экол. популяций. - М., 1988. ч. I. С. 64-66.
21. Резникова И.И. Перспективы создания искусственных мирмекологических комплексов // Биол. основы использования полезных насекомых. - М., 1988. С. 67-68.
22. Резникова И.И., Богатырева О.А. Индивидуальное поведение муравьев разных видов на кормовом участке // Зоол. журн. 1984. Т. 63. № 10. С. 64-66.
23. Резникова И.И., Бугрова Н.М. Методическое руководство по определению и изучению экологии муравьев. - Новосибирск: НУ, 1989. - 48 с.
24. Резникова И.И., Васильева Л.А. Экспериментальный подход к изучению онтогенеза поведения муравьев // Муравьи и защита леса. (Тез. докл. VII Всесоюзн. мирмекол. симп.). - Новосибирск, 1987.
25. Резникова И.И., Куликов А.В. Особенности питания и взаимодействия разных видов степных муравьев // Энтомол. об. 1978. Т. 57. № 1. С. 68-71.
26. Резникова И.И., Рябко Б.Н. Теоретико-информационный анализ языка муравьев // Тез. докл. VI Международ. симп. по теории информации. - М., 1984. Ч. 2. С. 147-150.
27. Резникова И.И., Рябко Б.Н. Эволюция коммуникации общественных перепончатокрылых насекомых - опыт теоретико-информационного анализа // Матер. I Всесоюзн. конф. по пробл. эволюции. - М., 1984. - 228 с.
28. Резникова И.И., Рябко Б.Н. Исследования языка муравьев методами теории информации // Пробл. передачи информации. 1986. № 3. С. 103-105.
29. Резникова И.И., Рябко Б.Н. Язык муравьев и теория информации // Природа, 1988. № 6. С. 64-71.
30. Резникова И.И., Рябко Б.Н. (Reznikova J.I., Ryabko B.) Theoretic-informative approach to the investigation of ant's communication // I Совет. -Западногерм. симп. "Сенсорные системы и коммуникация членистоногих". - Л., 1989.
31. Резникова И.И., Самошлова Н.М. Роль муравьев как хищников в степных биоценозах // Экология. 1981. № 1. С. 69-75.
32. Stebaev I.V., Reznikova J.I. Two interaction types of ants living in steppe ecosystems in South Siberia. USSR // Ekol. Poleska, 1972. V. 20. № 11. P. 103-109.

Полисано в печать 06.04.90г. МН 01042 Формат бумаги 60/60/16
Печ. л. 2,2 Уч.-изд. 2,1 Заказ 1331 Тираж 100 экз.

630104, Новосибирск, Красный проспект, 67, СНИИГТИМС