

АКАДЕМИЯ НАУК СССР  
ИНСТИТУТ ЭВОЛЮЦИОННОЙ МОРФОЛОГИИ  
И ЭКОЛОГИИ ЖИВОТНЫХ им. А. Н. СЕВЕРЦОВА

---

*На правах рукописи*

РЕЗНИКОВА Жанна Ильинична

МЕЖВИДОВЫЕ И ВНУТРИВИДОВЫЕ  
ОТНОШЕНИЯ СТЕПНЫХ МУРАВЬЕВ  
В ЗАПАДНОЙ СИБИРИ И СОПРЕДЕЛЬНЫХ  
РАЙОНАХ

03.00.09 — энтомология

АВТОРЕФЕРАТ  
диссертации на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

Москва — 1977

Работа выполнена на кафедре общей биологии  
Новосибирского Государственного Университета.

Научный руководитель:  
профессор И. В. СТЕБАЕВ

Официальные оппоненты:  
доктор биологических наук К. В. АРНОЛЬДИ  
кандидат биологических наук Г. М. ДЛУССКИЙ

Ведущее учреждение — кафедра энтомологии Ленинградского  
Государственного Университета.

Защита состоится "22" марта 1977 г. в  
в 14 час. на заседании специализированного совета  
Д 002 .48.02 по защите диссертаций на соискание ученой  
степени доктора наук при ИЗМЭ имени А. Н. Северцова АН СССР.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Отделения  
общей биологии АН СССР: Москва, Ленинский проспект, 33 .

Автореферат разослан "22" февраля 1977 г.

Отзывы на автореферат в двух экземплярах просим направлять  
по адресу: П17071, Москва, В-71, Ленинский проспект-33, Специализи-  
рованному Совету ИЗМЭ АН СССР.

Ученый секретарь Специализированного Совета  
кандидат биологических наук

Л. Т. КАПРЛОВА

#### ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Задачи освоения и интенсификации использования степных  
ландшафтов Сибири делают актуальным комплексное изучение  
естественных ценозов для научного обоснования мероприятий  
по повышению их продуктивности. Понимание структуры биогеоце-  
нозов, их устойчивости и потенциальной пластичности в услови-  
ях изменяющейся под влиянием хозяйственной деятельности че-  
ловека экологической обстановки, невозможно без изучения ос-  
новных компонентов, входящих в биогеоценоз как подсистемы.

Муравьи являются важной составляющей частью большинства  
наземных биогеоценозов, играя полифункциональную роль (воз-  
действие на численность беспозвоночных, стимулирование почво-  
образовательных процессов, расселение растений, влияние на  
численность позвоночных животных и т.д.) и оказывая общее  
стабилизирующее воздействие на ценоз. Поэтому изучение муравь-  
ев — обязательная часть комплексных биогеоэкологических иссле-  
дований.

В любом биогеоценозе имеются не отдельные виды муравь-  
ев, а многовидовые ассоциации муравейников, объединенные об-  
щим обитанием в одном биотопе (Каскараев, 1953, ),  
что делает актуальным изучение их как целого. Исследование  
структуры таких ассоциаций дает возможность оценить их устой-  
чивость и функциональную роль в биогеоценозе. Муравьи являются  
также удобной моделью для выяснения общих закономерностей фор-  
мирования многовидовых комплексов на основе сигнальных связей.  
Подобное взаимодействие изучено у муравьев на уровне внутри-  
семейных и интравидовых отношений (Итон, 1932; Длусский,

1966, 1967, 1971, Захаров, 1972 и др.) .Взаимности, социальной организации муравьев на межвидовом уровне почти не исследовались. Их изучение и составляет основное содержание представленной работы.

Данная работа выполнялась как часть комплексных биогеоценологических исследований кафедры общей биологии Новосибирского Государственного Университета по изучению степных ландшафтов Сибири.

Цели и задачи исследования. Основная цель работы - выявление системы пространственно-временных взаимоотношений в ассоциациях степных муравьев Западной Сибири и сопредельных районов.

При этом ставились следующие конкретные задачи:

1. Выявление многовидовых ассоциаций муравьев в разных природных зонах.
2. Выяснение основных эколого-этологических характеристик степных муравьев: закономерностей биотопического распределения, строения гнезд, суточных ритмов активности, характера пищевых спектров и способов охоты, а так же организации кормовых участков.
3. Выяснение форм и механизмов внутривидовых отношений у основных компонентов степных ассоциаций муравьев.
4. Исследование различных способов регулирования взаимодействия семей разных видов во времени и в пространстве на поверхности почвы и в разных ярусах биогеоценоза.
5. Изучение специфики взаимодействия видов в различных частях их зонально-ландшафтных ареалов и выявление основных принципов организации степных ассоциаций муравьев.

Научная новизна результатов. Выявлена стабильность структуры многовидовых ассоциаций муравьев в степных ландшафтах от подтайги до пустынной зоны. При помощи оригинальных методов экспериментального изучения поведения муравьев установлены формы и механизмы пространственно-временных отношений разных видов и выявлена иерархическая структура ассоциаций. Впервые описаны мутуалистические отношения муравьев рода *Formica*, повышающие

эффективность действия их в биоценозе и основанные на инстинктивном обучении. Впервые описаны основные характеристики межвидовых отношений муравьев прослежены в разных природных зонах.

Практическое значение работы заключается в возможности прогнозирования изменений естественных многовидовых ассоциаций муравейников при успешных или антропогенных воздействиях, а так же в разработке подхода к созданию искусственных ассоциаций с повышенной биогеоценологической эффективностью. Полученные данные могут использоваться и для инвентаризации состояния ландшафтов.

Апробация работы. Основные результаты исследования докладывались на IX-XIII Всесоюзных студенческих научных конференциях в Новосибирском Гос. Университете в 1971-1975 гг., на IV и V Всесоюзных симпозиумах "Муравьи и защита леса" в Москве, в 1971 и 1975 гг., на Международном симпозиуме по социальным насекомым в Варшаве в 1971 г., на заседании Московского общества испытателей природы в 1973 г., на заседании отделения Всесоюзного энтомологического общества в Зоологическом институте АН СССР, на Совещании Сибирского отделения ВЭО в Новосибирске, в 1975 г., на теоретическом семинаре Института биологии и биофизики при Томском Университете в 1975 г., на научно-исследовательском семинаре кафедры философии Новосибирского Гос. Университета в 1975 г., на втором Всесоюзном совещании по поведению животных в Москве в 1977 г. и на межлабораторном коллоквиуме в Институте эволюционной морфологии и экологии животных им. А. Н. Северцова АН СССР, в Москве, 1977 г.

#### Объем и структура диссертации

Диссертация состоит из 4 глав, заложенных на 145 страницах машинописного текста, иллюстрированных 39 рисунками. Цифровой материал сведен в 34 таблицы. Список цитированной литературы

включает 113 русских и 80 иностранных источников.

## СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

### Глава I. Объект, районы и методы исследования

В качестве объекта исследования выбраны многовидовые ассоциации муравьев в степных и остепненных ландшафтах Западной Сибири. Как показали исследования И.В.Стебаева (1971), ведущую роль в этих ассоциациях играет луговой муравей *Formica pratensis* Nests. Он широко распространен в степях и лесостепях Сибири (Рузский, 1905). По численности и биомассе луговой муравей может считаться одним из самых существенных элементов энтомонаселения степей. Известно его значение в регуляции численности насекомых, а также в процессах почвообразования (Oekland, 1932; Тарбицкий, 1967; Малоземова, 1971; Малоземова и Корума, 1973; Лиховидов, 1973).

Ландшафты степного типа в Сибири распространены не только в лесостепной и степной, но и в лесной зоне, а также по долинам рек, в полупустынях и пустынях. Поэтому изучение степных ассоциаций муравьев требует широкого географического подхода. Стационарные исследования проводились в Барабинской колочной степи, на базе Карасукской биостанции Биологического Института СО АН СССР; маршрутные — на 12 опорных профилях в долине р. Иртыш, от влажной тайги до сухих степей и полупустынь Зайсанской котловины, а в пустынной зоне — в среднем течении рек Или и Чу. Сопоставлялись распределение и относительная численность гнезд муравьев в одностипных сериях ландшафтов — от поймы через надпойменные террасы и коренным берегам и водоразделам. Гнезда учитывались на трансектах и площадочным методом (Длусский, 1965; Захаров, 1975). Это позволило на количественном уровне оценить зональную смену местообитаний разных видов.

Пространственная структура ассоциаций муравьев изучалась с помощью картирования распределения особей на 37 полигонах, по 1200–1800 м<sup>2</sup> по сетке от 0,25 до 1 м. Для выяснения ярусной локализации муравьев на тех же полигонах применялись кормушки

с сиропом, расположенные в пробирках в почве, на ее поверхности и на стержнях высотой 0,5 и 1,5 м, т.е. на уровне травостоя и кустов.

Трофические связи муравьев изучались путем визуальных учетов и отбора добычи на фуражировочных дорожках или в воротах загорожки, окружающей гнездо. При работе с крупными видами подрода *Formica* s. str. использовалась также методика автоматического сбора пищи, разработанная р. Шоуном (Shawin, 1966) и модифицированная нами для степных условий. Всего проведено 380 учетов.

Индивидуальное поведение муравьев рода *Formica* (110 особей) изучалось с помощью хронометрирования последовательных реакций активных фуражиров на кормовом участке. Поискная деятельность разных видов сравнивалась с помощью лабиринтов различной сложности, равномерно расставленных на полигонах (60–100 лабиринтов одновременно). Показателем поисковой активности служила скорость растаскивания кукольных мясной приманки из лабиринтов.

Конкретные вопросы взаимодействия муравьев выяснялись с помощью полевых и лабораторных экспериментов. Большинство экспериментов и наблюдений сопутствовало массовое групповое и индивидуальное мечение муравьев кодовыми метками.

### Глава II. Зональная смена местообитаний муравьев и постоянство их многовидовых ассоциаций

В исследованном зональном ряду ландшафтов выявлено 62 вида муравьев, принадлежащих 18 родам. Для сравнения экологических характеристик разных видов и для выявления их биотопически сопряженных групп, использовался метод зонально-ландшафтных ареалов<sup>\*)</sup> (Стебаев, 1972). Сопоставлялись очертания ареалов, а также их внутреннее строение, т.е. баллы относительной численности гнезд муравьев во всех биотопах.

Наиболее полно выражена зональная смена местообитаний у лугового муравья. Зонально-ландшафтный ареал этого вида сравним с — I образной фигурой ареала, выявленного И.В.Стебаевым и) далее, для краткости — ареалов.

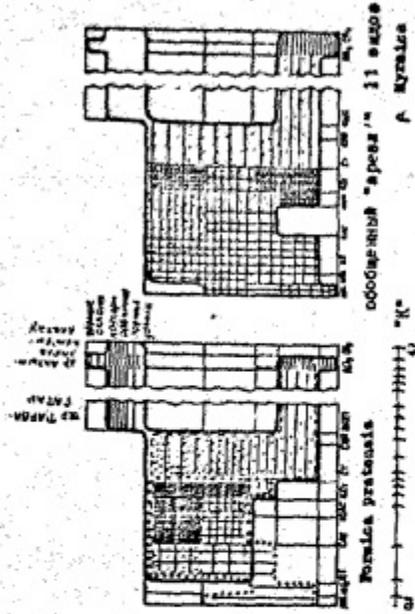
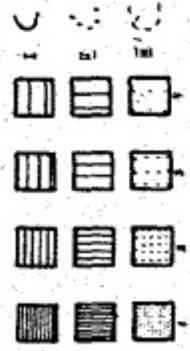
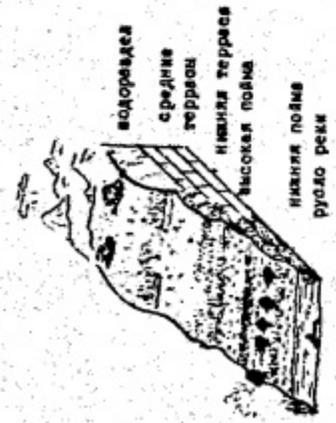


Рис. 1 Принцип построения зонально-ландшафтных ареалов муравьев и блок-диаграмма элементов речной долины.

Условные обозначения: части зонального разреза: (1) - нижняя тайга со оленьими болотами, (2) - нижняя тайга, (3) - подтайга, (4) - северная лесостепь, (5) - степная лесостепь, (6) - лес-луго-черноземная степь с ковылями / "золотая степь", (7) - ст.-таежная доприводно-алевская степь, (8) - северная полупустыня, (9) - степная полупустыня, (10) - полупустыня и солончаковые пустыни, (11) - солончаковые и кустарниковые пустыни.

1 - области распространения гнезд муравьев по основным поверхностям элементов речной долины, 2 - по самым сухим и прогретым биотопам, 3 - по увлажненным биотопам; 1-4 - уровни численности вида от самого высокого (100%) к самому низкому (25% и менее).



(1971) у многих групп насекомых в горных степях Восточной Сибири. Оптимальная область ареала (стволовая часть д. -образной фигуры на рис. 1) характеризуется наибольшей численностью биотопов и высокой численностью вида. В данной области она охватывает южную лесостепь и северную часть степной зоны. Далее - от степей до полупустынь - ареал *F. ruficornis* расширяется и раздвигается. Происходит разобщение популяций этого вида: они сохраняются только в приречных ландшафтах (нижняя правая ветвь ареала) и в горах (верхняя правая ветвь). В северной части зонально-ландшафтного ареала, вплоть до подтайги, луговой муравей, напротив, заселяет самые прогретые и дренированные ландшафты водоразделов и террас. Но дальше на север, вглубь таежной зоны, он проникает по приречным ландшафтам: в нижнем течении Иртыша поймы становятся выше и суше, а водоразделы здесь плоские и заболоченные. Поэтому в самой северной части ареала лугового муравья формируется нижняя, долинная ветвь, а верхняя почти не выражена (рис. 1).

По сходству очертаний и внутреннего строения ареалов выделены 7 зонально-ландшафтных комплексов, т.е. групп видов, объединенной зональной сменой местобитаний. Луговой муравей в степе-лесостепной комплекс, вместе с *F. cunicularia glauca* Russ., *F. ruficornis* Fabr., *Lasius alienus* Först., *Mutilla salina* Russ., *M. scabrinodis* Nyl., *Tetramorium caespitum* L.

Остальные виды нами объединены соответственно в средне-таежный, южно-таежный, локально-лесостепной, степной, собственно-пустынный и интразонально-пустынный зонально-ландшафтные комплексы. В одних биотопах с муравьями степе-лесостепного комплекса элементы остальных комплексов встречаются в областях перекрытия ареалов. Особенно это касается видов степного и подтаежного комплекса: *M. depplanata* Russ., *Cataglyphis aeneocela* Nyl., *F. fusca* L., *L. niger* L., *M. rubra* L., *M. ruginodis* Nyl. и некоторых других. Зонально-ландшафтные ареалы видов локально-лесостепного комплекса (например, *Leptothorax nasevovi* Russ., *Lasius fuliginosus* Latr.) укладываются в очертания стволочной части ареалов муравьев степе-лесостепного

комплекса.

Для того, чтобы в разных природных зонах выявить степень постоянства ассоциаций муравьев, включающих *F. pratensis* использовалась относительная величина: количество гнезд каждого вида на территории, контролируемой одной семьей лугового муравья.

Оказалось, что в каждом биотопе ассоциации муравьев включают виды, принадлежащие к разным зонально-ландшафтным комплексам. Однако основу ассоциации составляет элемент одного комплекса, характерного для данной зоны или подзоны. Ассоциации муравьев, включающие *F. pratensis*, в большей части его ареала состоят из элементов степе-лесостепного комплекса. Они сохраняют постоянство видового состава и количественного соотношения гнезд от северной границы лесостепной зоны до южной границы степей, а группы основных видов селятся в одних биотопах вплоть до пустынной зоны.

Таким образом, степные ассоциации муравьев можно рассматривать как целостный объект исследования. Однородность состава ассоциаций позволяет предполагать в них устойчивые типы взаимоотношений между видами и семьями одного вида.

### Глава II. Эколого-этологическая характеристика муравьев степной ассоциации

Для стационарных исследований выбрана южно-черноземная степь с колками, в юго-западной части Барады (Герленин, 1955). В экологическом отношении этот район сочетает характерные особенности южных лесостепных и степных ландшафтов Западной Сибири. Муравьи, обитающие на открытых степных участках, принадлежат степе-лесостепному комплексу. Их гнезда с земляными холмиками или насыпными конусами и с глубоким расположением ходов и камер, принадлежат, согласно классификации В.А. Жигульской (1969), к типам, характерным для сухих и теплых местообитаний. Гнезда всех видов приурочены к различным вариантам злаково-разнотравно-полюнной растительной ассоциации на южных и солонцеватых черноземах и солонцах. Низкая численность всех видов, кроме

*T. caespitum*, характерна для близценообразных понижений с богатым луговым разнотравьем. Исследования трофических связей муравьев показали, что в добыче муравьев регулярно встречаются около 130 видов степных беспозвоночных. Группа семей *pp. Formica* и *Mutilla* на территории 1 га в период максимальной сезонной активности потребляет за день около 2 тыс. только обитателей травостоев, что, по данным укосов, составляет примерно 1% от их общей численности.

Полевые эксперименты, в которых муравьям предлагалась добыча в различном состоянии (живая, свежая, подсушенная), показали, что самыми активными хищниками являются муравьи рода *Formica*. В пище лугового муравья преобладают обитатели наземного и почвенного ярусов (муравьи своего и других видов, чернотелки, жуки, пауки и клопы), а в пище *F. cunicularia* - обитатели травостоев (гли, многочисленные виды цикад, клопы-хортобиоты). Средний вес приносимой в гнездо добычи различается у муравьев разных размерных категорий:  $6,5 \pm 0,5$  мг для *F. pratensis*,  $1,4 \pm 0,3$  и  $1,1 \pm 0,2$  - соответственно для *F. cunicularia* и *M. scabrinodis*. В течение сезона каждый фуражир *F. pratensis* приносит количество добычи, в среднем в 100 раз превышающее его собственный вес, а у *F. cunicularia* это превышение достигает 850 раз.

Пищевые спектры основных членов ассоциации дополняют друг друга, но по составу достаточно широко перекрываются, что создает предпосылки для конкурентных отношений.

По характеру и полноте использования территории доминирует луговой муравей. Кормовые участки этого вида самые обширные, с постоянными границами, закрытыми для членов других семей того же вида, т.е. они совпадают с охраняемыми территориями. Для *F. pratensis* характерно вторичное деление территории - закрепление отдельных ее частей за постоянными по составу группами фуражиров (Тарбинский, 1966; Dobrzynska, 1958).

Массовое мечение муравьев и подробное картирование их распределения выявило разделение кормовых участков *F. pratensis* на секторы, в основе которых лежат фуражировочные дороги. Соответствующие части секторов складываются в концентрические

зоны вокруг гнезда. И радиальные, и даже концентрические зоны имеют постоянные границы и разделены внутренними нейтральными пространствами. Это связано с неравномерной динамической плотностью фуражиров в пределах каждой дороги: постоянные группы пассивных фуражиров приурочены к своим отрезкам дороги (0,3-0,5 м) и могут быть мобилизованы разведчиками на новые источники пищи только в прилегающих к ним частях сектора.

Сочетание вторичного деления территории с системой массовой мобилизации фуражиров описано для лугового муравья впервые и отличает его от остальных *Formica* s. str.

Пространственная структура поселения (по Н.П. Наумову, 1945) у лугового муравья складывается за счет постоянства и устойчивости границ охраняемых территорий, разделенных нейтральными зонами. В местах, где дороги соседних гнезд 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 индивидуальному узнаванию. Это доказывается экспериментом, в котором в разных частях охраняемых территорий помещались муравьи из чужого гнезда, привязанные тонкими поводками. 80% особей, взятых из средней части территории соседнего гнезда, и незнакомых членам пограничных групп, уничтожались ими уже через полчаса. Муравьи, взятые из пограничных областей территории чужой семьи, как и контрольные - "своя" - оставались нетронутыми.

Устойчивость границ охраняемых территорий *F. pratensis* выяснялась путем эксперимента, в котором с помощью переставляемых палочек с кормушками (на поверхности почвы и на сплошном мостики, на высоте 40 см над землей) стимулировалось массовое вторжение муравьев на территорию чужого гнезда. Нарушение обыч-

ных изолирующих механизмов вызвало перемещение границ территорий на 8 м, 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 мостики над землей, т.е. в совершенно непривычных для муравьев условиях, границы территорий соседних гнезд совпадали с наземными.

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

Остальные виды не имеют четко выраженного вторичного деления кормовых участков. Картирование распределения муравьев с применением мечения особей и огораживания гнезд показало, что у *F. sunicularia* имеются охраняемые территории - но лишь при достижении семьей определенного уровня численности (ориентировочно 4 тыс. особей). Наличие охраняемой территории описано и у *T. caespitum* (Elmes, 1971; Brian, Elmes, 1974).

Система фуражировки у *F. sunicularia* основана не на групповом поведении, как у лугового муравья, а напротив, на разнообразии индивидуальных реакций активных фуражиров, которые действуют как одиночные охотники. Хронометрирование поведения особей показало, что каждый муравей *F. sunicularia* выполняет почти все поведенческие акты, зафиксированные нами у обоих видов, тогда как *F. pratensis* - не более 6-8 из 20.

Для остальных видов - *M. scabrinodis*, *T. caespitum*, *L. alienus* характерна массовая мобилизация для сбора пищи, которая, судя по литературным данным, происходит с использованием запахового следа. При этом обрабатывается не вся территория, а лишь та ее часть, где появляется источник пищи (Длусский, 1975; Augé, 1968; Blum, Brand, 1972).

В целом значительное сходство экологических характеристик разных видов, а также многообразие типов организации кормовых участков создает предпосылки для ведущей роли эволюционных механизмов в регулировании межвидовых отношений. Основу пространственной организации ассоциаций муравьев составляет четкие

внутрисемейные и межсемейные территориальные структуры, характерные для *F. pratensis*.

#### Глава IV. Межвидовые отношения в ассоциациях степных муравьев

I. Разграничение сфер деятельности разных видов. Для ассоциаций муравьев в травянистых биоценозах, где гнезда всех видов располагаются в одном ярусе — почвенном — характерна острая нехватка территорий (Brian, 1952; Brian et al., 1965, 1967). В исследуемых ассоциациях на территории одной семьи лугового муравья и в примыкающих частях нейтральной зоны селятся 5-7 семей муравьев подрода *Serviformica*, 8-12 семей муравьев рода *Mutilla*, 10-12 — *L. alienus* и столько же — *F. caespitum*. Гнезда всех видов обычно расположены на периферии территорий лугового муравья, а также в нейтральных пространствах. Тем не менее, значительная их часть находится в области, достаточно интенсивно посещаемой *F. pratensis*. Возникает вопрос о разграничении кормовых участков — особенно у крупных муравьев рода *Formica*.

Статистический анализ совместной встречаемости муравьев показал, что области, в которых столноения *F. pratensis* и *F. cunicularia* наиболее вероятны, эти виды посещают в разное время суток. Остальные участки могут посещаться ими одновременно. Таким образом, временной и пространственной типы изоляции тесно связаны.

У остальных видов кормовые участки не столь велики и разграничены с областями, посещаемыми *F. pratensis* и *F. cunicularia*. Центральные области кормовых участков *M. scabrinodis* и *F. caespitum* приурочены к зонам с низкой динамической плотностью особей *F. pratensis* (менее 2 экз/м<sup>2</sup>/мин). Подсчет тетра-хорического показателя связи между территориями разных видов показал, что разграничение более всего проявляется в часы максимального расширения территорий в суточном цикле ( $r_{++}$  — до 0,8). Это объясняется тем, что во время высокой суточной активности потоки муравьев рода *Formica* как бы отекают кормовые участки других видов.

Временной тип изоляции, как и в случае внутривидовых отношений, является дополнительным по отношению к пространственному. Он проявляется в основном ночью, когда на территории встречаются почти исключительно *Mutillinae* и *L. alienus* и в жаркий полдень, когда там господствует *F. cunicularia*. Сравнение суточной динамики активности муравьев в ассоциациях с *F. pratensis* и там, где он отсутствует, показывает зависимость всех видов не только от гидротермических факторов, но и от воздействия лугового муравья.

Недостаточность изоляции кормовых участков и различия в суточной динамике активности дополняется локализацией фуражиров разных видов в различных ярусах степного биоценоза. Все виды, особенно *F. pratensis*, действуют на поверхности почвы. Кроме того, *F. caespitum* и *L. alienus* более остальных тяготеют к почвенному ярусу и способны проникать в узкие полости в почве, не имеющие сообщения с поверхностью. Это показано в опытах с приманкой, помещенной во вкопанные в почву камеры из оргстекла. Напротив, *F. cunicularia* могут действовать в травостое. На уровне индивидуальных реакций, по данным хронометрирования, это проявляется как связь фуражиров *F. cunicularia* с определенными видами растений, имеющих высокие стебли и узкие листья, а лугового муравья — с растениями, для которых характерны широкие прикорневые розетки (в 20 повторностях величина  $\chi^2 > 10$ , при  $f=1$ ).

В целом, на основе этологических наблюдений, луговой муравей выступает как герпетобиянт, способный проникать в травостой, *F. caespitum* и *L. alienus* более принадлежат к геобиям, а *F. cunicularia* — к хортобиям. Согласно экологической классификации К.В. Арнольди (1968), все эти муравьи принадлежат к одной биоморфе — герпетобиянтов, и не имеют специальных морфологических приспособлений для деятельности в разных ярусах. Однако, как показали полевые и лабораторные эксперименты с использованием кормушек, расположенных в разных ярусах, именно влияние лугового муравья вынуждает остальные виды к действию в других ярусах. Особенно это касается *F. cunicularia*, которые в отсутствие лугового муравья ведут себя как типичные герпетобиянты.

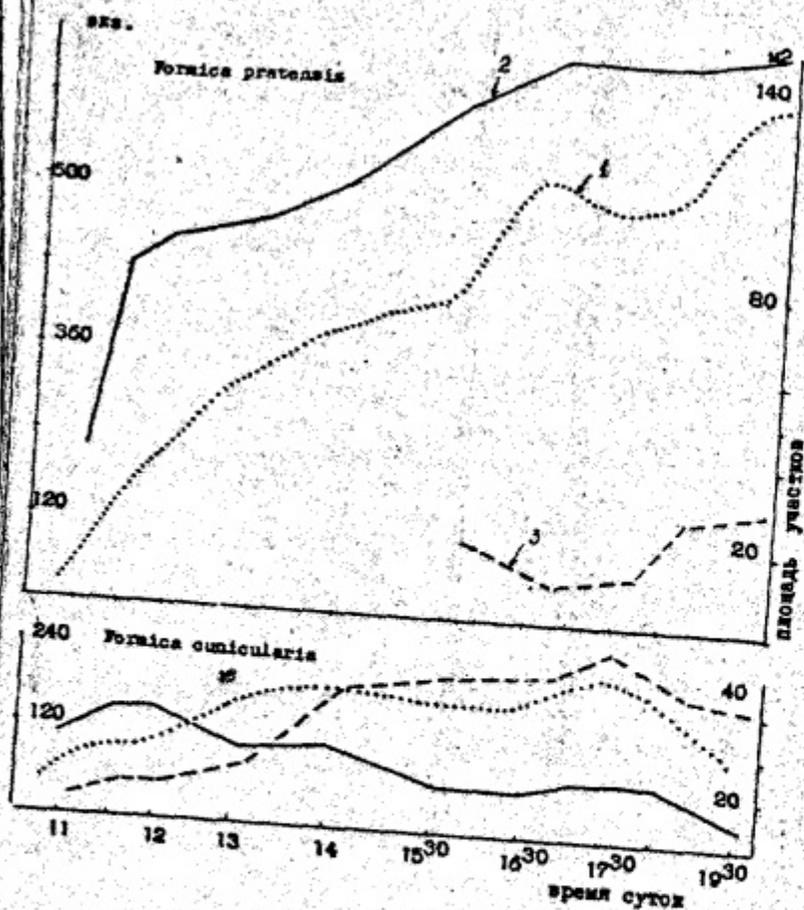


Рис. 2 Ярусное распределение муравьев.

1-количество муравьев, посещающих все кормушки, 2-площадь участка, в пределах которых муравья посещают кормушки на поверхности почвы, 3- то же, в травяном ярусе.

ты, и только под воздействием этого вида вытесняются в верхний ярус биоценоза (рис.2). Именно такое противоречие между морфоадаптационным типом насекомого и вынужденным характером его поведения, согласно Г.Я.Бей-Биевко (1956), может служить важным движущим фактором эволюционных преобразований симпатрического типа.

Исследования в разных природных зонах показали, что ярусная структура ассоциаций муравьев остается постоянной на протяжении от северной лесостепи до пустыни, т.е. до тех пор, пока сохраняется основной видовой и количественный состав ассоциаций. Замена некоторых видов рода *Formica* их экологическими аналогами, а также смена *F.cunicularia* муравьями *F.rufivarbia* не влияет на ярусную структуру ассоциаций.

Таким образом, в ассоциациях муравьев имеется характерный набор способов избегания конкурентных столкновений разных видов. Разграничение сфер деятельности основано не столько на аутоэкологических свойствах видов, сколько на специфике межвидовых отношений муравьев, и в конечном счете, на их поведенческих реакциях.

## 2. Мутуалистические отношения муравьев рода *Formica*

Проблема совместного существования и территориального взаимодействия экологически сходных видов, как правило, рассматривались на примере позвоночных животных. В изучаемых нами степных ассоциациях муравьев этот тип отношений наиболее ярко проявлялся у двух пар видов - *F.pratensis* и *F.cunicularia*, и *F.ugolensis* Russ. и *F.picea* Nyl. (последние виды в тирсовых степях Южной Якутии).

Сравнение поисковой активности муравьев в лабиринтах показало, что буржуйки черноголового муравья *F.ugolensis* и лугового - *F.pratensis* успешно разискивают пищу только в присутствии *F.picea* и *F.cunicularia*. Во время искусственной изоляции гнезд этих видов *F.pratensis* и *F.ugolensis* не могут находить приманку в лабиринтах. Видимо, более проворные муравьи подрода *Serviformica* несколько исполняют роль "разведчиков". Механизмы этого явления исследовались на примере *F.pratensis* и *F.cunicularia*. Основную роль в обмене этих видов играет

кинopsis. Это было показано в полевом эксперименте: сравнивались скорости растаскивания приманки фуражирами *F. pratensis* на площадках, окруженных изогнутыми стеклянными трубками, в которых двигались муравьи, и на контрольных площадках, окруженных пустыми трубками. Целенаправленное движение муравьев достигалось тем, что они переносили свои коконы в затемненное место. Черный колпачок поочередно надевался на разные концы трубки, поэтому движение муравьев было непрерывным.

Действия муравьев - в прозрачных трубках повышали охотничью активность фуражиров лугового муравья. При этом *F. pratensis* реагировали на специфические движения только *F. cunicularia* или муравьев своего вида, заключенных в трубку ( $\chi^2 = 9,4, P = 99\%$ ), и не обращали внимания на сходных по размеру и окраске *H. (Corticoformica) execta* Nul., с которыми данная популяция лугового муравья в природе не встречается.

Для выявления роли запаха в распознавании вида - "разведчика", муравьи *F. cunicularia* помещались на кормовой участок *F. pratensis* в темных клеточках из плотной сетки. Сравнивалась частота посещения фуражирами лугового муравья корнушек, расположенных на клеточках. Контрольный и опытный участки менялись местами, чтобы исключить влияние их возможной неравноценности. Оказалось, что фуражиры лугового муравья различают особей *F. cunicularia* из гнезд, расположенных не только на том же кормовом участке и за его пределами, но также из гнезд, находящихся в различных секторах одного кормового участка ( $t = 4,1; L = 38; P = 99\%$ ).

Эксперименты, в которых муравьи должны были находить приманку в разделенном на секторы круге, позволяют предположить, что *F. pratensis* способны обучаться у муравьев подрода *Serviformica* рациональным действиям при поиске белковой пищи (рис. 3). В основе такого дистантного обучения лежит изменение видоспецифичной траектории движения фуражира лугового муравья и приближение ее к типу траектории, характерной для *F. cunicularia*.

Достаточно частые встречи с особями вида - "разведчика" возможны лишь в периферийных областях кормовых участков лугового и черноголового муравьев. Не исключено, что активные фуражиры этих видов специально ищут контакта с муравьями подро-

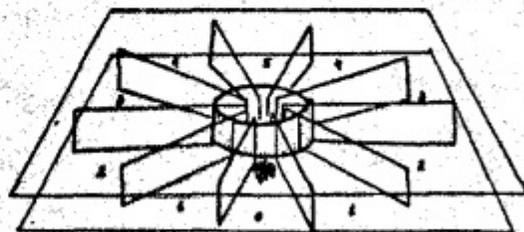
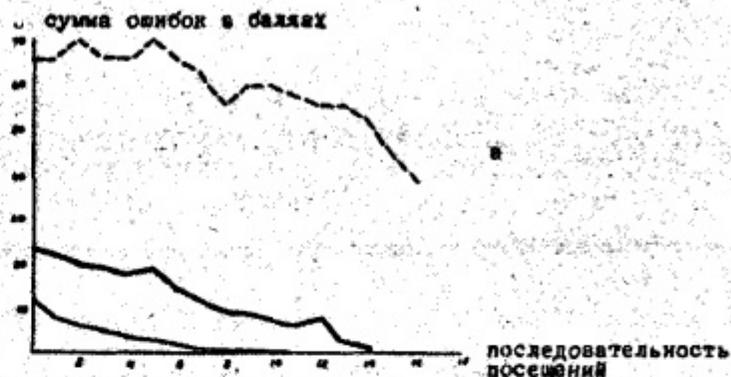


Рис. 3 Изменение количества ошибок муравьев /а/ при поиске пищи в круговой установке /б/.

Условные обозначения: 1-количество ошибок /в баллах/ у

*Formica cunicularia*, 2-то же, у фуражиров лугового муравья, выходящих в контакт с *F. cunicularia*, 3-вне контакта с ними.

Примечание: каждая кривая представляет собой усреднение 10 подобных кривых.

да *Serviformica*. В то же время, как говорилось выше, постоянно работают этологические механизмы, снижающие частоту встреч разных видов до определенного уровня. Можно полагать, что реальная частота контактов позволяет *F. pratensis* и *F. ugalensis* следить за действиями фуражиров вида - "разведчика", и в то же время ограничивает их пищевую конкуренцию.

Проявление мутуалистических отношений разных видов в различных частях зонально-ландшафтных ареалов прослежено на примере лугового муравья и видов подрода *Serviformica*. Повышение поисковой активности *F. pratensis* при контакте с другими видами проявляется в различных природных зонах и ландшафтах от подтайги до пустыни - но только в тех случаях, когда в ассоциации присутствует *F. cunicularia* или *F. rufibarbis*. Эти виды принадлежат к тому же степно-лесостепному зонально-ландшафтному комплексу, что и луговой муравей. В ассоциации с *F. fusca* - видом южно-таежного комплекса - отношения такого типа не возникают. Показательно, что *F. rufibarbis*, стимулирующая поисковую активность черноголового муравья, не выступает в той же роли, находясь в ассоциации с *F. pratensis*, в области перекрывания их ареалов. Видимо, основой мутуалистических отношений служит историческая связь видов, принадлежащих единому зонально-ландшафтному комплексу.

Своеобразный тип взаимодействия лугового муравья с видами подрода *Serviformica* заставляет по-иному взглянуть на их трофические отношения. С одной стороны, перекрывание пищевых спектров экологически сходных видов должно привести к их конкуренции. С другой стороны - присутствие *F. cunicularia* наоборот повышает эффективность охоты лугового муравья.

Оказалось, что при экспериментальной изоляции гнезда лугового муравья охотничья активность *F. cunicularia* резко возрастает. Количество принесенной пищи возросло вдвое, а общий вес ее - более, чем в 3 раза. Средний живой вес объектов увеличился с 1,4 до 3,06 мг. Фуражиры приносили более крупных насекомых - обитателей наземного яруса, которые в обычное время являются добычей лугового муравья. Видимо, пищевой спектр *F. cunicularia* и количество добычи определяется не только спецификой вида, но и воздействием конкурента - *F. pratensis*.

Изоляция гнезд *F. cunicularia* привела не к увеличению ко-

личества добычи лугового муравья, как этого можно было ожидать (исходя из формальных соображений), а к сокращению общего веса добычи примерно вдвое. Изменений пищевого спектра при этом не наблюдалось. Можно полагать, что в отсутствие *F. cunicularia* характер охотничьей деятельности лугового муравья остается прежним, но ее эффективность заметно снижается. Это подтверждается и тем, что в естественных условиях интенсивность движения фуражиров лугового муравья по дорогам в среднем в 2,15 раз меньше в тех секторах, в которых <sup>нет</sup> гнезд *F. cunicularia*, чем в секторах, где они присутствуют.

Таким образом, у экологически сходных видов рода *Formica* существует своеобразная система отношений, отличная от ранее известных форм межвидового взаимодействия у этих насекомых. Можно полагать, что этот тип взаимодействия широко распространен среди *Formica s. str.* и *Serviformica* и, несомненно, повышает эффективность деятельности доминирующих видов муравьев в биогеоценозах.

### 3. Иерархия видов в степных ассоциациях муравьев

Анализ основных форм взаимодействия муравьев в разных зонах и ландшафтах приводит к мысли о закреплении за каждым видом определенной и постоянной роли в ассоциациях одного типа. Это может быть связано с иерархическим рангом вида.

Понятие о доминировании - соподчинении разных видов на примере лесных ассоциаций было введено В. Качмареном (1953). В этом плане изучались ассоциации муравьев в лугах и вересчатниках (Brian, 1952; Yasuno, 1965; Varoni-Urbani, Kannoowski, 1974). Этологические исследования иерархической структуры степных ассоциаций муравьев до сих пор не проводились.

Поскольку система взаимодействия степных видов строится, главным образом, на пространственном разграничении сфер их деятельности, в основу изучения иерархии были положены исследования территориального взаимодействия муравьев: эксперименты с изоляцией гнезд муравьев рода *Formica*, а также регистрация столкновений особей на кормушках - в ассоциациях с *F. pratensis* и в отсутствие этого вида.

Наиболее существенным звеном в регулировании territori-

альных отношений *предъявляется* не только луговой муравей, сколько *F. cunicularia*. Эти муравьи воздействуют на очерта- ния кормовых участков и на динамическую плотность остальных видов. Так, при изоляции гнезд *F. cunicularia* области дейст- вия семей *M. scabrinodis* в этой части полигона расширились вдвое, а динамическая плотность выросла в 1,6 раз. Сами же *F. cunicularia* во время изоляции гнезд лугового муравья за- нимали почти всю освобожденную их территорию. Исследование ассоциации, где отсутствует *F. pratensis*, показало, что здесь *F. cunicularia* <sup>играет</sup> основную роль в поддержании терри- торияльной структуры. У больших семей этого вида в отсутствие лугового муравья проявляется охрана кормовых участков. В та- ких ассоциациях соответственно повышается иерархический ранг муравьев рода *Myrmica*, и проявляется их интенсивная терри- торияльная конкуренция с *T. caespitum*, которая не выражена в присутствии *F. pratensis*.

В то же время лабораторные эксперименты на аренах, посе- щаемых и *F. pratensis* и *F. cunicularia*, а также эксперимен- ты и наблюдения, изложенные в предыдущих разделах, выявляют подчиненное положение *F. cunicularia* по отношению к *F. pra- tensis*.

Все это позволяет считать лугового муравья доминирующим видом, влияние которого на остальных муравьев проявляется че- рез посредство его взаимодействия с *F. cunicularia*. Этот вид и *M. scabrinodis* мы называем субдоминантами I и II порядка, а *T. caespitum* и *L. alienus* - инфлюентами.

Выделенные здесь иерархические типы муравьев обладают экологической специфичностью. Виды, занимающие господствующее положение, принадлежат к самой крупной размерной категории, являются активными хищниками, обладают самым длительным пери- одом суточной активности и наиболее сложными поведенческими реакциями, а также способностью действовать во всех ярусах степного биоценоза. Для остальных видов характерно последова- тельное уменьшение размеров, количества добываемой белковой пищи, длительности периода суточной активности и разнообразия индивидуальных реакций.

## ВЫВОДЫ

1. Среди 62 видов муравьев, выявленных в сериях долинных ландшафтов от южной тайги до пустынной зоны, выделяется 7 зо- нально-ландшафтных комплексов, т.е. групп видов со сход- ными экологическими требованиями и относительной зональной сме- ной местобитаний.
2. В ассоциациях муравейников разных видов с доминированием *Formica pratensis* число видов увеличивается с севера на юг от 4 до 8-10. В широком зональном диапазоне от северной лесостепи до пустынной зоны эти ассоциации сохраняют отно- сительное постоянство видового состава и численного соотношения гнезд разных видов, являясь, таким образом, целостным объектом ис- следования.
3. Пищевые спектры и периоды суточной активности разных видов в степных ассоциациях муравейников перекрываются, что обуслов- ливает регуляцию взаимодействия видов поведенческими механизмами.
4. Выявлено 3 типа организации кормовых участков у степных муравьев:
  - а. У *F. pratensis* жесткое функциональное деление охраняемой территории сочетается с системой массовой мо- билизации фуражиров с дорог на источник пищи. Способны раз- граничения охраняемых территорий соседних семей основаны на индивидуальном контакте постоянных по составу групп фуражиров.
  - б. У муравьев подрода *Serviformica* обеспечение семьи пи- щей основано на разнообразии индивидуальных реакций актив- ных фуражиров.
  - в. Для остальных видов (рр. *Myrmica*, *Tetramorium*, *Lasius*) характерна массовая мобилизация на пищу непосредственно из гнезда по запаховому следу.
5. Межвидные отношения муравьев основаны на пространственно- временных механизмах разграничения сфер их деятельности. Облас- ти, в которых велика вероятность столкновения особей разных ви- дов, посещаются ими в разное время суток. Кормовые участки раз- граничены и по вертикали: муравьи подрода *Serviformica* вытесняют- ся с поверхности почвы в травяной ярус под воздействием доми- нанта.

6. При неполном разграничении сфер деятельности у экологически сходных видов формируются мутуалистические отношения, основанные на дистантном обучении. Муравьи *Formica cunicularia* играют роль разведчиков для фуражиров *F. pratensis* и повышают их охотничью активность.

7. Выявлена иерархия видов в ассоциации муравейников. Ранг вида связан с особенностями поведения, территориальностью, длительностью суточной активности, а так же с размерами особей. Основные черты межвидового взаимодействия муравьев в ассоциации сравниваются в разных природных зонах.

8. Степная ассоциация муравьев, действуя как единая система, охватывает различные растительные ярусы и воздействует на беспозвоночных разных размеров и экологических групп (свыше 130 видов). В целом, организация степных ассоциаций муравьев основана на обладающей роли поведенческих реакций и сигнальных связей.

9. Ближе экологические свойства видов и чем выше их иерархические ранги, тем более разнообразны формы и механизмы их взаимодействия.

По теме диссертаций опубликованы следующие работы:

- Стебаев И.В., Резникова Е.И., 1970. Специфика полевой деятельности степных муравьев *Formica cunicularia* и *F. picea* в разных частях их кормовых территорий и особенности взаимодействия этих видов. - Шестой съезд Всесоюз. энтомол. об-ва, Воронеж: 171.
- Резникова Е.И., 1971. Взаимодействие муравьев разных видов, живущих на одной территории. - В сб. "Муравьи и защита леса", М.: 62-65.
- Резникова Е.И., 1972. Разделение территорий у соседних семей степного муравья *Formica pratensis* Retz. - Материалы I научной студенческой конференции биология, Новосибирск: 63-64.
- Резникова Е.И., 1972. Роль межвидовых отношений степных муравьев в их фуражировочной деятельности. - В сб. "Зоологические проблемы Сибири", Новосибирск: 171-172.
- Резникова Е.И., 1973. Специфика неантагонистических взаимоотношений муравьев рода *Formica*, занимающих сходные экологические ниши. - В сб. "Доклады ЮИП" Зоология и ботаника: 29-30.
- Резникова Е.И., 1974. Механизмы территориального взаимодействия семей *Formica pratensis* Retz. - Зоол. ж. 53, 2: 212-223.

7. Резникова Е.И., 1974. Устойчивость границы охраняемых территорий у лугового муравья *Formica pratensis* Retz. В сб. "Вопросы энтомологии Сибири", Новосибирск: 19-20.

8. Стебаев И.В., Резникова Е.И., 1974. Система пространственно-временных взаимоотношений в многовидовом сообществе степных муравьев. - Зоол. ж., 53, 8: 1200-1212.

9. Резникова Е.И., 1975. Способы мобилизации и взаимодействия муравьев доминирующего и субдоминирующего видов. - В сб. "Муравьи и защита леса", (У), М.: 160-166.

10. Резникова Е.И., 1975. Структура многовидовых сообществ муравьев в центральной и южной частях ареала доминирующего вида. - В сб. "Роль животных в функционировании экосистем" М.: 178-182.

11. Резникова Е.И., 1975. Неантагонистические взаимоотношения муравьев, занимающих сходные экологические ниши. - Зоол. ж., 54, 7: 1020-1031.

12. Стебаев И.В., Резникова Е.И., 1975. Комплексы видов, отсутствующих *Formica pratensis* в степных и полупустынных ландшафтах вдоль рек Иртыш и Ил, - В сб. "Муравьи и защита леса" (У), М.: 116-120.

13. Резникова Е.И., 1976. Иерархия видов в сообществе степных муравьев. - В сб. "Групповое поведение животных" (Доклады участников Всесоюзной конференции по поведению животных), М.: 315-318.

14. Stebaev I.V., Resnikova J.I., 1972. Two interaction types living in steppe ecosystem in South Siberia. - Ecol. Pol., 20, 11: 103-109.