

МЕЖВИДОВОЙ СОЦИАЛЬНЫЙ КОНТРОЛЬ  
В СООБЩЕСТВАХ МУРАВЬЕВ

© 1998 г. Ж. И. Резникова

Представлено академиком В.К. Шумным 23.07.97 г.

Поступило 23.07.97 г.

Муравьи являются одной из немногих групп животных, для которых возможно сосуществование большого количества видов с перекрывающимися экологическими нишами [1, 2]. Ранее было показано, что в стабильных ситуациях в многовидовом сообществе сохраняется равновесие между конкуренцией за пищевые и территориальные ресурсы и протокооперацией: муравьи доминирующих видов используют особей видов-субдоминантов как “разведчиков” при поисках пищи в сложных ситуациях, а затем прогоняют их и транспортируют добычу в свое гнездо. Такие отношения почти вдвое повышают результативность охотничьей деятельности доминантов [3]. В то же время субдоминанты “воруют” у них добычу и используют углеводные выделения тлей, за которыми ухаживают доминанты [4]. Локальное изменение ресурсов вызывает стремительный рост численности семей подчиненных видов и “перedel власти” в сообществе [2, 3]. Многолетние полевые эксперименты, в которых подобные ситуации моделировались с помощью искусственного наращивания численности семей муравьев [5], приводят к гипотезе о существовании ранее неизвестной формы межвидовых отношений, которую можно назвать межвидовым социальным контролем: муравьи доминирующих видов активно регулируют уровень динамической плотности видов-субдоминантов и уничтожают “лишних” особей, весьма точно оценивая их численность. Не исключено, что данная форма межвидовых отношений распространена в сообществах не только муравьев, но и других животных.

Материалы и методы исследования. Во всех выбранных многовидовых сообществах мы предлагали муравьям живь: куколки собственного вида. Количество куколок-“приемышей” подбиралось так, чтобы муравьи-субдоминанты

могли в короткие сроки резко увеличить численность своей семьи. Так, в ассоциации I, с доминирующим видом *Formica uralensis*, на участке № 1 300 куколок были добавлены в семью субдоминанта *F. rissa* в течение 3 дней (табл. 1). Для того, чтобы избежать прямой пищевой конкуренции этого вида с доминантом, мы подкармливали *F. rissa* из кормушек с узкими входами, недоступными для *F. uralensis*. Таким образом, последующая реакция доминанта была реакцией не на истощение ресурсов, а непосредственно на увеличение числа особей субдоминанта на территории. Начиная с 8-го дня после начала эксперимента, проводились непрерывные наблюдения за поведением муравьев в течение периодов их дневной активности. Для того, чтобы проследить изменение в динамической плотности муравьев на территории, мы проводили учеты на 36 площадках (25 × 25 см, по 3 мин на каждой), с 8 до 9 ч утра, с 8-го по 14-й дни эксперимента. По той же схеме проводился эксперимент в ассоциации II. Здесь 3 семьи *F. cunicularia* получали по 2000 куколок в течение 7 дней, и в течение этого времени их подкармливали из кормушек, недоступных для *F. pratensis*. В ассоциации III мы прибегли к подсаживанию гнезд субдоминантов на территорию доминирующего вида. Гнезда помещались в деревянных контейнерах (40 × 40 × 50 см). Так, на участке № 7 семья *F. cunicularia* численностью 1300 муравьев была помещена на охраняемую территорию *F. sanguinea*, в 7 м от гнезда этого вида; на участке № 8 семья *F. fusca* численностью 1000 особей была помещена на расстояние 9 м от гнезда доминанта. Спустя 2 недели, когда семьи приживались на новом месте, они получали по 3500 куколок своего вида: а 20 дней. В течение этого периода мы регистрировали динамическую плотность муравьев на территории каждые 3 дня, по той же схеме, что и в ассоциации II. Для того, чтобы проследить, как проявляется реакция муравьев на повышение численности подчиненных видов на более низком иерархическом уровне, мы в отдельных экспериментах увеличивали численность инфлюентов *Mutilla lobicornis* в ассоциации I и *M. scabrinodis*

Дата	Сообщество	Номер участка	Взаимодействующие виды	Число принятых куколок	Динамическая плотность муравьев на кормовом участке экз/м <sup>2</sup> · мин		Реакция доминирующего вида
					средняя	после возрастания численности семьи	
Июль–август 1978 г.	I	1	<i>Formica uralensis</i> – <i>F. picea</i>	300	0.3 ± 0.11	1.5 ± 0.12	Убито 250 особей <i>F. picea</i>
	I	2	<i>F. uralensis</i> – <i>F. picea</i>	350	0.3 ± 0.12	1.8 ± 0.17	Убито 350 особей <i>F. picea</i>
	I	3	<i>F. picea</i> – <i>Myrmica lobicornis</i>	100	1.3 ± 0.15	2.1 ± 0.20	Гнездо <i>M. lobicornis</i> блокировано
Июнь–июль 1986 г.	II	4	<i>F. pratensis</i> – <i>F. cunicularia</i>	2000	0.5 ± 0.03	2.2 ± 0.20	Убито 1500 особей <i>F. cunicularia</i> и 200 куколок транспортировано в гнездо доминанта
	II	5	<i>F. pratensis</i> – <i>F. cunicularia</i>	2000	0.5 ± 0.06	2.2 ± 0.19	Убито 1000 особей субдоминанта и 300 куколок транспортировано в гнездо доминанта
	II	6	<i>F. pratensis</i> – <i>F. cunicularia</i>	2000	0.5 ± 0.04	2.4 ± 0.18	Убито 1000 особей субдоминанта и 500 куколок транспортировано в гнездо доминанта
Июнь–июль 1989 г.	III	7	<i>F. sanguinea</i> – <i>F. cunicularia</i>	3500	0.7 ± 0.08	2.5 ± 0.23	Гнездо <i>F. cunicularia</i> занято <i>F. sanguinea</i>
	III	8	<i>F. sanguinea</i> – <i>F. fusca</i>	3500	0.7 ± 0.01	2.3 ± 0.31	Гнездо <i>F. fusca</i> занято <i>F. sanguinea</i>
Июль–август 1993 г.	III	9	<i>F. cunicularia</i> – <i>M. scabrinodis</i>	200	2.2 ± 0.45	3.6 ± 0.26	Гнездо <i>M. scabrinodis</i> блокировано

в ассоциации III, добавляя в их гнезда по 25 куколок в день.

Реакция муравьев-доминантов на рост семей подчиненных видов. При увеличении численности семьи *F. picea* с помощью куколок-«приемышей», территориальное поведение доминантов *F. uralensis* изменялось сходным образом в трех экспериментах (табл. 1). Например, на участке № 1 ассоциации I одна из семей *F. picea* получила 300 куколок. Спустя 8 дней, когда муравьи вышли из коконов, эта семья расширила свое гнездо, построив 2 новые подземные секции в течение двух дней. На 11-й день эксперимента на участке вблизи этих секций (около 4 м<sup>2</sup>) динамическая плотность муравьев этого вида выросла с 0.3 до 1.5 экз./м<sup>2</sup> · мин. В то же время динамическая плотность *F. uralensis* на этом же участке выросла с 4 до 40 экз./м<sup>2</sup> · мин. В течение двух последующих дней *F. uralensis* умертвили и транспортировали в свое гнездо около 250 особей *F. picea*. Затем они оккупировали новые секции гнезда *F. picea*, построенные этими муравьями после увеличения численности семьи, и до конца лета контролировали прилегающий участок территории (около 4 м<sup>2</sup>). Используя мечение муравьев на территории, мы выявили постоянную группу осо-

бей, контролирующих этот участок. После этого инцидента *F. uralensis* более не проявляли агрессии по отношению к субдоминантам.

В ассоциации II мы выбрали 3 семьи *F. cunicularia*, каждая из которых имела трехсекционное подземное гнездо (табл. 1). Результаты трех экспериментов были сходными. Так, первая семья *F. cunicularia* получила 2000 куколок в течение 7 дней. Спустя 10 дней после начала эксперимента они начали оживленную строительную деятельность и к 15-му дню сформировали новое надземное гнездо-капсулу на месте бывшего подземного гнезда. К этому времени средняя динамическая плотность особей на их территории выросла с 0.5 до 2.0 особей/м<sup>2</sup> · мин. Однако *F. pratensis* разрушили вновь построенное гнездо субдоминанта. В течение одного дня они убили около 1000 особей и транспортировали их в свое гнездо, а также унесли туда около 500 живых куколок *F. cunicularia*. В отличие от *F. uralensis*, *F. pratensis* не стали занимать гнездо и территорию *F. cunicularia*, а позволили им действовать на своем кормовом участке после существенного снижения динамической плотности особей.

В ассоциации III *F. sanguinea* терпимо относились к семьям субдоминантов, посаженным на их

территорию, до тех пор, пока их динамическая плотность не превышала критического уровня (см. табл. 1). Так, после возрастания численности семьи *F. cunicularia* *F. sanguinea* оккупировали искусственные гнезда и перенесли к себе куколки и рабочих. В одном из двух случаев *F. sanguinea* перенесли в искусственное гнездо собственную самку, и между двумя гнездами установилась постоянная обменная дорога.

На более низком уровне иерархии в сообществе наблюдались несколько иные, на первый взгляд более "мягкие", формы межвидового взаимодействия. Так, в эксперименте, проведенном в ассоциации I (см. табл. 1), мы пытались наращивать численность *M. jobiognis* с помощью куколок-приемышей. Муравьи принимали куколок в течение 4 дней. Затем число особей *F. rissa*, которые обычно находились на участке, примыкающем к гнезду вида-инфлюента, возросло с 3–4 до 15–20 муравьев. Они блокировали гнездо *M. jobiognis* и не позволяли им приносить ни куколок, ни пищу. Как показало мечение муравьев, здесь действовала постоянная по составу группа рабочих, несмотря на сопротивление хозяев гнезда. Если члены этой группы погибали, их заменяли новые, и так продолжалось до конца сезона. Муравьи доминирующего вида – *F. uralensis* – посещали этот участок, но в конфликт не вмешивались. Спустя месяц число муравьев *M. jobiognis*, выходящих из своего гнезда, уменьшилось втрое, а к концу лета эта семья вымерла. Такая же блокада гнезда инфлюента со стороны субдоминанта, приводящая к гибели семьи подчиненного гнезда, наблюдалась в эксперименте, проведенном в ассоциации III, в котором наращивалась численность семьи *M. scabrinodis* (см. табл. 1).

Наши данные позволяют обнаружить удивительно хрупкое равновесие между конкуренцией и мутуализмом в многовидовых сообществах муравьев, а также выявить предельные значения динамической плотности особей подчиненных видов, при которой возможно их мирное сосуществование с доминирующими. Удивительно то, что количество умерщвленных или похищенных муравьев и куколок подчиненных видов почти точно соответствует числу "лишних", т.е. появившихся после искусственного наращивания численности. По-видимому, возможность столь тонкой регуляции биотических отношений определяется гибкостью индивидуального поведения муравьев и их способностью к обучению. В последние годы нами была описана сложная систе-

ма коммуникации у муравьев высокосоциальных видов, способность этих насекомых считать прерывающихся нескольких десятков и использовать эту способность при обмене информацией [6, 7]. Эти способности вполне могут быть использованы муравьями при оценке количества встреч на территории с муравьями других видов. Как было недавно показано Гордон с соавторами [8], муравьи могут использовать оценку числа контактов с сородичами на территории как ключ к оценке их численности, перестраивать свое поведение в зависимости от динамической плотности особей на территории. Феномен, называемый "конспецифической оценкой" [9], заключающийся в способности живых оценивать число контактов, описан, по крайней мере для одновидовых сообществ позвоночных, как широко распространенный и биологически экспериментально исследован применительно к территориальному поведению ящериц [10]. Можно полагать, что система поведенческой регуляции межвидовых отношений, заключающаяся в тонком балансе между кооперацией и конкуренцией и основанная на способности оценивать количество особей на территории, может быть обнаружена не только у общественных насекомых, но и у других животных.

Работа поддержана грантом программы "Бразильское образование" (проект № 218) и грантом Госкомвуза РФ по фундаментальным проблемам охраны окружающей среды и экологии человека (проект 3–22).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Длуцкий Г.М. Муравьи пустынь. М.: Наука, 1978. 230 с.
2. Резникова Ж.И. Межвидовые отношения у муравьев. Новосибирск: Наука, 1983. 204 с.
3. Резникова Ж.И. // Behaviour. 1982. V. 80. № 1/2. P. 84–90.
4. Гавгородова Т.А., Резникова Ж.И. // Сиб. экол. журн. 1996. № 3/4. С. 239–245.
5. Резникова Ж.И. In: Proc. VI Intern. Congr. Ecol. Manchester, UK, 1994. P. 27.
6. Резникова Ж.И., Рябко Б.Я. // Журн. общ. биологии. 1990. Т. 51. № 5. С. 601–609.
7. Резникова Ж.И., Рябко Б.Я. // ДАН. 1995. Т. 263. № 3. С. 420–422.
8. Gordon M.D., Paul R.E., Thorpe K. // Anim. Behav. 1993. V. 45. P. 1083–1100.
9. Kieffer A.R., Slaikins M. // Theor. Pop. Biol. 1974. V. 6. P. 1–20.
10. Stamps J.A. // Amer. Natur. 1987. № 129. P. 629–640.