

МЕЖВИДОВАЯ ИЕРАРХИЯ У МУРАВЬЕВ

Ж. И. РЕЗНИКОВА

Биологический институт Сибирского отделения
Академии наук (Новосибирск)

С помощью полевых экспериментов изучали территориальные механизмы межвидовых иерархических отношений муравьев разных видов и их связь с численностью семей и размерами кормовых участков. Ранг каждого вида в ассоциации связан с его экологической спецификой. Наиболее напряженные территориальные отношения складываются у видов, близких по рангу, занимающих в ассоциации господствующее положение. Соотношение численности семей и размеров кормовых участков при определенной плотности гнезд, по-видимому, скоррелировано у разных видов и тесно связано с иерархической структурой ассоциации.

Отношения доминирования — соподчинения — важнейший механизм упорядочения структуры ценологических группировок животных. К настоящему времени весьма детально изучены внутривидовые иерархические отношения, в том числе у муравьев (Захаров, 1977). В то же время бесспорно, что существует и межвидовая иерархия, формирующая устойчивые системы на основе сигнальных связей между особями разных видов. Именно такой системой являются многовидовые ассоциации муравейников (по терминологии Демченко, 1975), сохраняющие постоянно видовой состав и основных форм межвидового взаимодействия в широком зональном и ландшафтном диапазоне (Резникова, 1977, 1980).

Характер взаимодействия видов в ассоциации определяется главным образом степенью перекрывания их экологических ниш. Так, в пустынных сообществах разные виды муравьев сосуществуют на одной территории благодаря высокой пищевой специализации каждого из них (Длусский, 1975). В лесах и лесостепях возможно ярусное распределение зон охоты (Сейма, 1972). В степных биоценозах наблюдается значительное перекрывание пищевых спектров и ритмов суточной активности разных видов, а возможность их распределения по растительным ярусам, естественно, ограничена (Стебаев, Резникова, 1974; Резникова, Куликов, 1978). Взаимодействие разных видов основано на тонких эволюционных механизмах, включающих не только конкуренцию, но и взаимовыгодные отношения (Резникова, 1971, 1975, 1975а). Поэтому степные ассоциации муравейников представляются наиболее удобной моделью для изучения межвидовой иерархии.

Понятие о доминировании — соподчинении разных видов муравьев было введено Качмареком (Kaczmarek, 1953). Следуя его терминологии, мы используем термины «доминант» и «субдоминант», когда речь идет о видах, занимающих господствующее положение в ассоциации, а подчиненные виды называем инфлюэнтами. По данным этого автора, в европейских лесах средней полосы доминируют муравьи группы *F. rufa*. Их влияние на остальные виды превосходит действие абиотических факторов. Однако выводы Качмарека основаны не на эволюционных наблюдениях.

ниях, а на статистическом анализе сборов муравьев с помощью кошени, проб Морриса и ловчих цилиндров. С представлением о межвидовой иерархии косвенно связаны также наблюдения Брайна (Bryan, 1952) и Ясуно (Yasuno, 1965) за порядком заселения свободных участков разными видами муравьев. Сходные результаты получил Гринслейд (Greenslade, 1971), оценивая конкурентоспособность разных видов при заселении пальмовых деревьев.

Наличие межвидовой иерархии мы доказали на основании экспериментального изучения территориальных отношений муравьев (Резникова, 1976). Демченко (1979) удалось усложнить естественную ассоциацию муравейников, введя в нее новый доминирующий вид.

В данной работе будут рассмотрены механизмы межвидовых иерархических отношений муравьев и их связь с численностью семей и размерами кормовых участков разных видов.

Исследования проведены в юго-западной части Барабинской колочной разнотравно-типчачковой степи, на Озерном стационаре Биологического института Сибирского отделения АН СССР, в окрестностях г. Карасук (ассоциации I и II) и в полынно-кустарничковых степях Тувы (западный склон хребта Танну-Ола, окрестности с. Самгалтай — ассоциация III).

Ассоциация I расположена на злаково-полынно-разнотравно-степном участке, на южных черноземах, включает монокалические семьи лугового муравья *Formica pratensis* Reitz. (численность гнезд 4—5/га, численность семей порядка 10 тыс. особей), *Formica cunicularia glauca* Ruzs¹ (одно-трехсекционные гнезда, 120/га, население каждой секции порядка 0,5 тыс.), *Myrmica scabrinodis* Nyl. (80 гнезд/га, численность семей 0,3—0,4 тыс.), *Tetramorium caespitum* L. (300 гнезд/га), *Lasius alienus* Foerst. (200 гнезд/га).

Ассоциация II расположена на злаково-полынном солонцовом участке, включает *F. cunicularia* (гнезда с земляными куполами, 10/га, численность семьи 1—2 тыс. и одно-трехсекционные гнезда, 150/га, население каждой секции 0,3—0,5 тыс.), *M. salina* Ruzs. (100 гнезд/га), *T. caespitum* и *L. alienus* (соответственно, 350 и 200 гнезд/га).

Ассоциация III представляет собой один из простейших случаев полидоминантного континуума (по Захарову, 1977). В ней два доминанта: черноголовой муравей *F. uralensis* Ruzs. с поликалическими семьями (6 гнезд/га) и *Camponotus japonicus aterrimus* Em. (3 гнезда/га, одно-четырёхсекционные, население каждой секции порядка 1 тыс. особей). На территориях обоих доминантов и в нейтральных зонах между ними селятся подчиненные виды: *F. picea* Nyl. (одно-трехсекционные гнезда, 500 гнезд/га, около 100 особей в каждой секции) и *Myrmica lobicornis* Nyl. (в большинстве односекционные гнезда, 120/га, с населением около 0,2 тыс.).

Наблюдения проведены на полигонах площадью 1200—1800 м², разбитых на квадраты со стороной 0,5 м. Для выяснения пространственного распределения фуражиров несколько наблюдателей проводили измерения динамической плотности особей, с экспозицией 2 мин в каждом квадрате. Для выявления границ кормовых участков у *F. cunicularia* было помечено групповыми метками по 1000—1200 особей в семьях с куполообразными гнездами и по 300—400 — в семьях с секционными гнездами. Для выяснения закономерностей взаимодействия разных видов подсчитывали число агрессивных столкновений муравьев на кормушках с сиропом, расставленных на всем полигоне через каждый метр. В пограничных областях кормовых участков проводили непрерывные наблюдения за порядком захвата кормушек муравьями разных видов. Для каждого вида подсчитывали процент кормушек, на которых наблюдались стычки, от максимального количества кормушек, занятых фуражирами. Для исследований территориальных механизмов иерархических отношений проводили эксперименты с изоляцией гнезд муравьев. Гнезда огораживали с помощью барьеров из тонкого пластика высотой 30 см, смазанных вазелиновым маслом, и потому непреодолимых для муравьев. Для выяснения связи иерархического положения вида с численностью семей в данной ассоциации мы искусственно наращивали численность семей подчиненных видов, предлагая им куколки из соседних семей.

ИЕРАРХИЧЕСКИЕ РАНГИ МУРАВЬЕВ РАЗНЫХ ВИДОВ В АССОЦИАЦИЯХ

Об иерархических рангах разных видов можно судить по схемам, иллюстрирующим направленность и относительное количество агрессивных столкновений муравьев на кормушках (рис. 1). Так, в ассоциации III *F. picea* можно считать субдоминантом, а *M. lobicornis* — инфлюэнтном. В ассоциации I *F. cunicularia* — субдоминант I порядка, *M. scabrinodis* — субдоминант II порядка, а *T. caespitum* и *L. alienus* — инфлюэнты I и II порядка. Наших данных недостаточно для того, чтобы судить о взаимо-

¹ В дальнейшем — *F. cunicularia*.

отношениях *T. caespitum* и *L. alienus*, однако в литературе имеются сведения, подтверждающие превосходство первого вида над вторым. Так, гнезда и кормовые участки *L. alienus* находятся между территориями *T. caespitum* (Elmes, 1971). По мнению Брайна и соавторов (Brain et al., 1966), превосходство *T. caespitum* обусловлено более явно выраженным территориальным поведением и способностью к массовой мобилизации; эти муравьи могут делать подкопы под источник пищи или проникать к нему по щелям в почве, а жало дает им преимущество в схватках.

В обеих ассоциациях действуют сходные закономерности, как это видно из приведенных схем (рис. 1): 1) доминант практически не бывает объектом нападения; исключение составляют нападения подчиненных видов на доминанта в непосредственной близости от их гнезд, но в на-

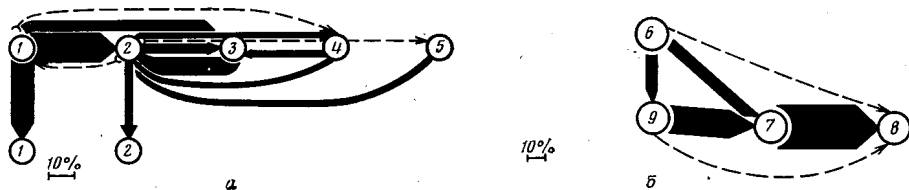


Рис. 1. Схема, показывающая направленность и интенсивность столкновений муравьев разных видов: *a* — в ассоциации I, *б* — в ассоциации II; ширина стрелок соответствует числу кормушек, на которых наблюдались стычки (в % от максимального числа кормушек, занятых муравьями данного вида); направление стрелок указывает инициаторов и объектов нападения; 1 — *Formica pratensis*, 2 — *F. cunicularia*, 3 — *Myrmica scabrinodis*, 4 — *Tetramorium caespitum*, 5 — *Lasius alienus*, 6 — *F. uralensis*, 7 — *F. picea*, 8 — *M. lobicornis*, 9 — *Camponotus japonicus aterrimus*.

ших наблюдениях они единичны; 2) больше всего стычек отмечено между видами, близкими по рангу, что особенно характерно для высокоранговых видов (так, в ассоциации I число стычек между доминантом и субдоминантом, субдоминантом I и II порядка и субдоминантом II порядка и инфлюэнтотом соотносятся как 3 : 1,5 : 1); 3) подавляющее большинство стычек приходится на субдоминанта I порядка, т. е. он является наиболее напряженным звеном в иерархической цепи; подсчет числа особей на кормушках показал, что все инфлюэнты — инициаторы столкновений с субдоминантом только при численном превосходстве в 10—15 раз, а 2—3 особи субдоминанта *F. cunicularia* могут прогнать с кормушки до 15 фуражиров *T. caespitum* и до 8—10 *M. scabrinodis*.

Судя по многочисленным данным об ассоциациях с доминированием лугового муравья, иерархические ранги видов тесно связаны с их экологической и этологической спецификой (Резникова, 1975, 1977; Резникова, Самошилова, 1978; Резникова, Шиллерова, 1978; Стебаев, Резникова, 1974). Так, виды занимающие господствующее положение (доминант *F. pratensis*, субдоминант I порядка *F. cunicularia*), принадлежат к самой крупной размерной категории, являются наиболее активными хищниками, обладают самым длительным периодом суточной активности, наиболее сложными поведенческими реакциями, а также способностью к деятельности во всех ярусах степного биогеоценоза. 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 более длительный, чем у инфлюэнтов. Как и инфлюэнты, *Myrmica* связаны в основном с наземным и почвенным ярусами, но проявляют способность к действию в травостое. Инфлюэнты принадлежат к самым малым размерным группам, почти не играют роли как хищники, имеют короткий период суточной активности и в наибольшей мере связаны с почвенным ярусом.

В исследованных ассоциациях иерархическое положение видов коррелирует с их размерными категориями, но это нельзя считать общим правилом. Известно, что в ландшафтах иного типа — на луговых склонах дамб (Венгрия), на участках, покрытых вереском (Англия, Дания), в ассоциациях, где нет видов *Formica* (или с малоактивными *F. fusca*), *T. caespitum* и *L. alienus* могут занимать господствующее положение. В частности, *T. caespitum* подавляет деятельность более крупных *L. niger*, видов *Myrmica* и *F. fusca* (Brian et al., 1966; Galle, 1972; Nielsen, 1972). Поэтому мы полагаем, что муравьи каждого вида могут играть различные роли в разных по составу ассоциациях, но в ассоциации одного типа, обладающей постоянной структурой, они играют одну и ту же роль в разных зонах и ландшафтах. Это подтверждается сохранением основных форм взаимодействия муравьев в ассоциации с доминированием *F. pratensis* от северной лесостепи до пустынной зоны (Резникова, 1980).

ТЕРРИТОРИАЛЬНЫЕ МЕХАНИЗМЫ МЕЖВИДОВОЙ ИЕРАРХИИ

Для того чтобы проследить связь иерархической структуры сообщества муравьев с распределением и величиной кормовых участков, мы применили последовательную изоляцию гнезд муравьев рода *Formica* в ассоциациях I и II.

В ассоциации I единственный вид, обладающий охраняемыми территориями, — луговой муравей. Кормовые участки соседних гнезд субдоминанта перекрываются. Места с динамической плотностью особей более 3 экз/м²/мин занимают не менее половины каждого кормового участка, и перекрывания приходятся в основном на эти области. Это относится и к мелким и крупным семьям. Кормовые участки *F. cunicularia* оказываются как бы сжатыми между охраняемыми территориями доминанта.

В течение первой части эксперимента на половине полигона № 1 было огорожено 12 гнезд *F. cunicularia*, взаимодействующих с гнездом «А» лугового муравья (рис. 2). Вторая половина полигона была оставлена в качестве контрольной. В течение 2 дней проводились 12 учетов динамической плотности муравьев всех видов. Во второй части эксперимента, т. е. на 3-й день, загородки были сняты, и вечером того же дня изолировано гнездо «А» лугового муравья. В последующие 2 дня было проведено 12 учетов динамической плотности особей, после чего на полигоне восстановили прежнюю ситуацию. В течение всего эксперимента в контрольной части полигона не наблюдалось существенных изменений. Погодные условия оставались почти постоянными.

Изоляция *F. cunicularia* повлекла за собой перераспределение территорий остальных видов. У субдоминанта II порядка произошло дополнительное привлечение фуражиров на освободившуюся территорию, и площадь кормовых участков семей этого вида расширилась примерно вдвое (рис. 2, I—II), причем существенно возросла динамическая плотность особей. У инфлюэнтов очертания территорий изменились не столь значительно, зато плотность особей возросла еще больше, чем у *M. scabrinodis* (см. таблицу). Напротив, со стороны доминанта существенной реакции не наблюдалось. Расширение территории гнезда «А» незначительно, а динамическая плотность особей здесь не более 1 экз/м²/мин (рис. 2, I—II). Видимо, на освободившейся территории действовала лишь небольшая группа разведчиков. Значит, изоляция субдоминанта I порядка прежде всего активизирует муравьев подчиненных видов.

Во второй части эксперимента в то время, когда было изолировано гнездо доминанта, почти вся его освободившаяся территория уже через 4 ч оказалась занятой *F. cunicularia* (рис. 2, III). Видимо, при этом произошло дополнительное привлечение фуражиров из гнезд, так как динамическая плотность особей этого вида возросла втрое (см. таблицу).

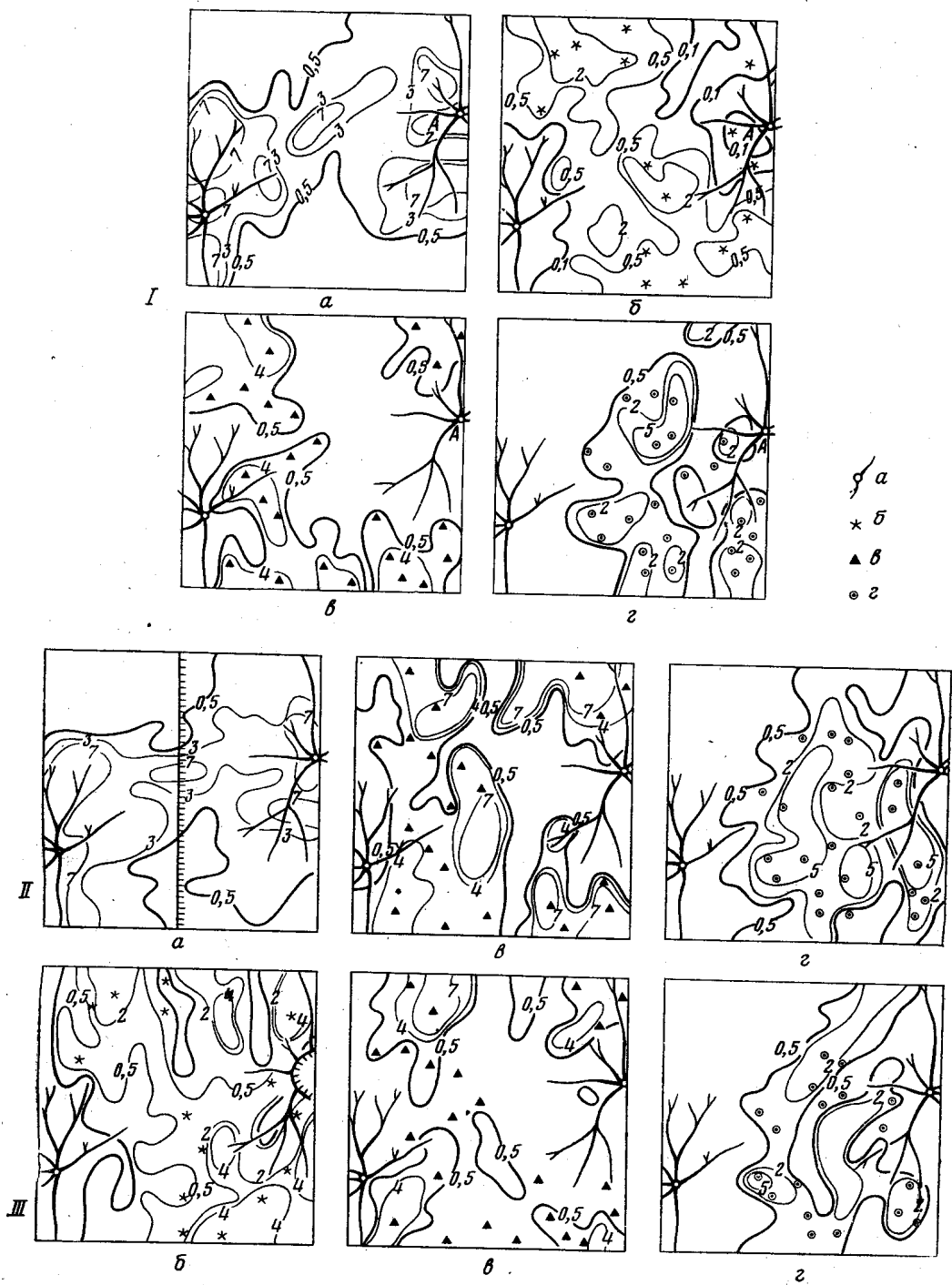


Рис. 2. Картограммы динамической плотности муравьев в периоды максимальной суточной активности каждого вида: I — до опыта; II — во время изоляции всех гнезд *Formica cunicularia*, расположенных справа от линии; III — во время изоляции гнезда «А» лугового муравья; цифры обозначают динамическую плотность особей в экз/м²/мин; а — распределение особей и гнезд *F. pratensis*, б — *F. cunicularia*, в — *Myrmica scabrinodis*, г — *Lasius alienus*

Сравнение динамической плотности муравьев (M , экз/м²/мин) в ассоциации I в нормальной ситуации и во время изоляции гнезд доминирующего и субдоминирующего видов

Параметры	<i>F. cunicularia</i> в нормальной ситуации и во время изоляции гнезда <i>F. pratensis</i>		<i>M. scabrinodis</i> в нормальной ситуации и во время изоляции гнезд			<i>L. alienus</i> в нормальной ситуации и во время изоляции гнезд		
	норма	эксперимент	<i>F. pratensis</i>	—	<i>F. cunicularia</i>	<i>F. pratensis</i>	—	<i>F. cunicularia</i>
			эксперимент	норма	эксперимент	эксперимент	норма	эксперимент
M	0,7	2,2	1,3	2,4	3,9	2,8	4,6	11,5
$\Sigma \Delta i$		700	230		406	370		460
$\Sigma \Delta^2 i$		3940	1260		3047	2260		4365
$\Sigma (\Delta - \bar{\Delta})^2$		1228	950		2111	2623		150
$S \bar{\Delta}$		0,2	0,17		0,26	0,2		0,27
$t \Delta$		18	8,4		9,2	10,5		11,8
$P, \%$		99	99		99	99		99
$f=n-1=175$ (во всех случаях)								

На субдоминанта II порядка прежде всего повлияло массовое появление на территории *F. cunicularia*. Участки, используемые *M. scabrinodis*, сократились, и даже на оставшихся резко снизилось число фуражиров (см. таблицу). Кормовые участки инфлюэнтов остались без изменений. Следовательно, каждый из членов ассоциации прежде всего сдерживает территориальный потенциал вида, находящегося на ближайшей иерархической ступени.

В ассоциации II, т. е. в отсутствие лугового муравья, у крупных семей *F. cunicularia* проявляется охрана кормовых участков. Численность крупных семей в ассоциациях I и II одинакова, но кормовые участки *F. cunicularia* в отсутствие доминанта гораздо обширнее, а динамическая плотность особей, наоборот, в 1,5 раза ниже. Границы кормовых участков соседних семей разделены нейтральными зонами. В них тесно расположены мелкие секционные гнезда того же вида, участки которых перекрываются, а также гнезда и кормовые участки остальных видов. Таким образом, в отсутствие лугового муравья *F. cunicularia* проявляет свойства доминанта.

Во время эксперимента, когда крупные гнезда *F. cunicularia* № 1 и 2 были изолированы в течение 2 суток, территории, используемые *M. salina*, в частности, очаги высокой динамической плотности особей, расширились за счет участков, освобожденных от *F. cunicularia*. Напротив, территория, используемая *T. caespitum*, резко сократилась за счет того участка, где возросла динамическая плотность особей *M. salina*. В полной ассоциации I, включающей лугового муравья, территориальная зависимость муравьев *T. caespitum* от *Myrmica* практически не проявлялась.

В целом можно считать, что наиболее напряженные территориальные отношения складываются у видов, занимающих господствующее положение. Воздействие доминанта на остальные виды происходит опосредованно, через субдоминанта I порядка. В неполных ассоциациях, где субдоминант I порядка занимает господствующее положение, иерархические ранги остальных видов тоже повышаются на одну ступень. В связи с этим проявляется территориальная зависимость инфлюэнта от муравья рода *Myrmica*, которая в полной ассоциации носит скрытый характер.

МЕЖВИДОВАЯ ИЕРАРХИЯ И ВОЗМОЖНОСТЬ РОСТА И РАЗВИТИЯ СЕМЕЙ

Для многих видов муравьев характерно изменение численности семьи в довольно широком диапазоне и, соответственно, использование различных форм организации кормового участка (Резникова, 1979, 1979а).

Возникает вопрос о возможности роста семьи и усложнения организации поселений каждого вида в зависимости от его иерархического положения в ассоциации.

Численность семьи и структура поселений доминанта не зависят от численности подчиненных видов. Так, для лугового муравья наиболее характерны монокалические поселения при численности семьи до десятка тысяч особей. Такие поселения с плотностью гнезд 3—5 на 1 га широко распространены в степях и лесостепях Западной Сибири, Северного и Восточного Казахстана. При численности порядка десятков тысяч особей формируются поликалические поселения, встреченные нами только в самых благоприятных ландшафтных позициях, например, на опушках островных лесов, а также на границах сопок и подгорных равнин. Колонии этого вида с численностью особей в семье свыше сотни тысяч и с плотностью гнезд до 7 на 1 га были обнаружены только на южной границе ареала, в тугайных лесах долины р. Или. У черноголового муравья *F. uralensis* в степях Тувы найдены и моно- и поликалические поселения. Численность гнезд видов-субдоминантов во всех этих ситуациях была вполне сравнимой.

У подчиненных видов, обитающих на территории доминанта, динамическая плотность особей в поселении может возрастать за счет увеличения числа мелких семей либо за счет их роста и усложнения структуры поселения. На примере ассоциации III мы исследовали возможность роста семей субдоминантов *F. picea* и *M. lobicornis*, находящихся под воздействием черноголового муравья *F. uralensis*.

Для наращивания численности семья *F. picea* с односекционным гнездом, расположенным на расстоянии 1,5 м от конца фуражировочной дорожки черноголового муравья, в течение 5 дней получила в общей сложности 300 куколок из других семей того же вида. Это привело к постройке двух новых секций. Количество особей доминирующего вида, посещающих этот участок, общей площадью около 10 м² возросло почти в 10 раз. На 7—8-й дни эксперимента, когда была завершена постройка новых секций, *F. uralensis* умертвили и принесли в гнездо около 250 особей *F. picea*. На следующий день они сами заняли новые две секции, истребив оставшихся там муравьев. После этого большая часть муравьев *F. uralensis* покинула этот участок, а постоянная по составу группа (около 40 особей) заняла новые секции и освободившуюся от *F. picea* часть территории. Обосновавшись здесь, *F. uralensis* в течение 2 дней разрушили еще две ближайшие секции *F. picea*, полностью изгнав или умертвив находящихся там муравьев. Завоеванный участок остался за доминантом до конца сезона. Эксперимент был повторен еще на двух полигонах с тем же результатом.

Прямая пищевая конкуренция в данном эксперименте была исключена, так как подопытные семьи *F. picea* получали подкормку из лабиринтов, которые мы последовательно усложняли для того, чтобы в них не проникали *F. uralensis*. Видимо, основной фактор, вызывающий агрессию доминанта,—рост семьи субдоминанта и, соответственно, увеличение числа его контактов с особями доминирующего вида. В то же время в ассоциации с той же плотностью поселения *F. picea*, но в отсутствие черноголового муравья было найдено гнездо-капсула *F. picea* с куполом из растительных остатков и с населением около тысячи особей. Гнездо было окружено шестью секциями, с которыми поддерживались обменные отношения. Значит, в тех же экологических условиях, но в отсутствие доминанта *F. picea* имеет возможность роста и развития семьи.

Эксперимент с наращиванием численности семьи субдоминанта II порядка *M. lobicornis* проводился при том же соотношении гнезд разных видов, что и в первом случае. Контрольная семья *M. lobicornis* находилась на изолированном участке, откуда были удалены гнезда *F. picea*. Муравьи этой семьи в течение 10 дней, получив 250 куколок, построили

вторую секцию. На опытном участке *M. lobicornis* принимали куколок, но на 4-й день эксперимента группа *F. picea*, посещавшая этот участок, возросла с 3—4 до 10—15 особей, и они блокировали гнездо *M. lobicornis*, не давая приносить туда ни куколок, ни пищу. *M. lobicornis* защищали гнездо, и *F. picea* несли урон, но группа последних пополнялась, и успех был на их стороне, так как они были проворнее. Особи доминирующего вида посещали этот участок, но не реагировали на конфликтную ситуацию. Спустя месяц общее число выходов фуражиров из гнезда *M. lobicornis* уменьшилось почти втрое.

Таким образом, в обоих экспериментах увеличение динамической плотности особей подчиненного вида стимулирует подавление его членом ассоциации, стоящим на ближайшей верхней иерархической ступени. Можно полагать, что в многовидовой ассоциации муравейников соотношение численности семей при определенной плотности гнезд скоррелировано у разных видов и тесно связано с иерархической структурой ассоциации. Возможность роста семей и усложнения структуры поселений у подчиненных видов активно регулируется со стороны доминантов.

ВЫВОДЫ

1. Многовидовые ассоциации муравейников в степных ландшафтах имеют четкую иерархическую структуру. Ранг вида связан с особенностями поведения, территориальностью, длительностью периода суточной активности, а также с размерами особей. Можно полагать, что муравьи каждого вида могут играть различные роли в разных по составу ассоциациях, но в ассоциациях одного типа они играют одну и ту же роль в разных ландшафтах и природных зонах.

2. Иерархическая структура сообществ муравьев тесно связана с распределением и величиной кормовых участков разных видов. В экспериментах с изоляцией гнезд освободившиеся кормовые участки занимаются видом, стоящим на ближайшей нижней иерархической ступени.

3. Наиболее напряженные территориальные отношения складываются у видов, занимающих в ассоциации господствующее положение. Воздействие доминанта на остальные виды происходит опосредованно, через субдоминанта I порядка. В неполных ассоциациях, где место доминанта занимает субдоминант, иерархические ранги остальных видов также повышаются на одну ступень.

4. Возможность роста и развития семьи каждого вида зависит от его иерархического положения в ассоциации. Численность семьи доминанта не зависит от численности остальных видов. Рост семьи и увеличение динамической плотности особей подчиненного вида стимулирует подавление его членом ассоциации, стоящим на ближайшей верхней иерархической ступени.

5. Можно полагать, что в многовидовой ассоциации муравейников соотношение численности семей при определенной плотности гнезд скоррелировано у разных видов и тесно связано с иерархической структурой ассоциации.

ЛИТЕРАТУРА

- Демченко А. В., 1975. Многовидовые ассоциации муравьев в ельниках Подмоскovie. Сб. «Муравьи и защита леса», 5: 77—82, Изд-во «Наука», М.—1979. Последствия введения нового доминанта в многовидовую ассоциацию муравейников. Зоол. ж., 58, 3: 370—377.
- Длусский Г. М., 1975. Муравьи саксауловых лесов дельты Мургаба. Сб. «Насекомые как компоненты биогеоценоза саксаулового леса»: 159—185, Изд-во «Наука», М.
- Резникова Ж. И., 1971. Взаимодействие муравьев разных видов, обитающих на одной территории. Сб. «Муравьи и защита леса», 4: 62—65, Изд-во «Наука», М.—1975.
- Способы мобилизации и взаимодействия муравьев доминирующего и субдоминирующего видов. Сб. «Муравьи и защита леса», 5: 160—166, Изд-во «Наука», М.—1975а.
- Неантагонистические отношения муравьев, занимающих сходные экологические ниши. Зоол. ж., 54, 7: 1020—1031.—1976.
- Иерархия видов в сообществе степных муравьев. Сб. «Групповое поведение животных»: 116—120, Изд-во «Наука», М.—1977.

- Межвидовые и внутривидовые отношения степных муравьев в Западной Сибири и сопредельных районах. Автореф. канд. дисс.: 1—25, М.—1979. Формы территориальной организации у лугового муравья (*Formica pratensis*). Зоол. ж., 58, 10: 1490—1499.—1979а. Иерархия видов и возможность роста семьи у степных муравьев. Сб. «Муравьи и защита леса», 6: 124—127, Изд-во АН ЭССР, Тарту.—1980. Постоянство структуры многовидовых ассоциаций муравьев в разных природных зонах. Сб. «Проблемы зоогеографии и истории фауны»: 116—130, Изд-во «Наука», Новосибирск.
- Резникова Ж. И., Куликов А. В., 1978. Особенности питания и взаимодействия разных видов степных муравьев (Hymenoptera Formicidae). Энтомол. обозр., 57, 1: 68—80.
- Резникова Ж. И., Самошилова Н. М., 1978. Изучение исследовательского поведения муравьев с помощью полевого эксперимента. Сб. «Вопросы экологии»: 148—156, Новосибирск.
- Резникова Ж. И., Шиллерова О. А., 1978. Организация кормового участка и особенности индивидуального поведения у пряткового степного муравья *Formica cunicularia glauca* Ruzs. Сб. «Вопросы экологии»: 157—170, Новосибирск.
- Сейма Ф. А., 1972. Некоторые закономерности пространственного распределения муравьев в биогеоценозах. Зоол. ж., 51, 9: 1322—1328.
- Стебаев И. В., Резникова Ж. И., 1974. Система пространственно-временных взаимоотношений в многовидовых поселениях степных муравьев. Зоол. ж., 53, 8: 1200—1212.
- Brian M. V., 1952. The structure of a dense natural ant populations. J. Animal. Ecol., 21: 126—224.
- Brian M. V., Hibble J., Kelly A. F., 1966. The dispersion of ant species in a Southern English Heath. J. Animal. Ecol., 35: 281—290.
- Elmes G. W., 1971. An experimental study of the distribution of heathland ants. J. Animal. Ecol., 40, 2a: 495—499.
- Galle L. J., 1972. Formicidae populations of the ecosystems in the environs of Tiszafüred. Tiscia, 7: 59—68.
- Greenslade P. J. M., 1971. Interspecific competition and frequency changes among ants in Solomon Islands coconut plantations. J. Animal. Ecol., 8, 2: 323—352.
- Kaczmarek W., 1953. Badania nad zespolani mrowek lesnych. Ecol. Polska, 1, 2: 69—96.
- Nielsen G. M., 1972. Aboveground activity of the ant *Lasius alienus* Foerst. (Hymenoptera, Formicidae). Natura Jut., 16: 83—94.
- Yasuno M., 1965. The study of ant population in the grassland at Mt. Hakkôda. V. The interspecific and intraspecific relation in the formation of the ant population, with special reference to the effect of the removed of *Formica truncorum yessensis*. Sci. Rep. Tôhoku Univ., Ser. IV, 31, 3: 181—194.

INTERSPECIFIC HIERARCHY IN ANTS

Zh. I. REZNIKOVA

Biological Institute, Siberian Branch of the USSR Academy of Sciences (Novosibirsk)

Summary

The multispecific association of formicaria may preserve their constant composition in different landscapes and natural zones. Such associations are characterized by distinct hierarchic structure. The territorial mechanisms of interspecific hierarchic relations, as well as their connections with the numbers of families and sizes of food regions, were studied by means of field experiments (isolation of nests of different species; artificial increase of the numbers of families). The rank of every species in the association is related to the behavioural patterns, territoriality, duration of the period of diurnal activity, as well as to the size of ants. The most tense territorial relations are observed between the species close by rank and dominating in the association. The ratio of numbers of families and sizes of food regions at the definite density of nests appears to be correlated in different species and is intimately connected with the hierarchic structure of the association.