

УДК 595.796 : 591.557 (212.6)

СИСТЕМА ПРОСТРАНСТВЕННО-ВРЕМЕННЫХ ВЗАИМООТНОШЕНИЙ В МНОГОВИДОВОМ ПОСЕЛЕНИИ СТЕПНЫХ МУРАВЬЕВ

И. В. СТЕБАЕВ и Ж. И. РЕЗНИКОВА

Кафедра общей биологии Новосибирского государственного университета

Микрокартирование количественного распределения муравьев и учеты их суточной цикличики выявили 2 типа взаимоотношений в многовидовом поселении. Отношения доминирующего вида *Formica pratensis* и мелких, подчиненных видов муравьев (*Myrmica scabrinodis*, *Lasius alienus*, *Tetramorium caespitum*) довольно просты. Ведущую роль играет разграничение территорий, используемых этими муравьями. Важно, что это разграничение проявляется более всего в часы максимального расширения территорий всех видов, т. е. тогда, когда теоретическая вероятность перекрывания территории самая большая. Различия в суточных циклах и дифференциация деятельности по разным ярусам степного биоценоза у *F. pratensis* и подчиненных видов с иными экологическими стандартами почти не выражены. У *F. pratensis* и субдоминанта *F. cunicularia* со сходными экологическими стандартами существует целая система разграничений. Территории, используемые этими муравьями почти равны по площади. Но именно те области, где велика вероятность столкновения, *F. pratensis* и *F. cunicularia* посещают в разное время суток. Полевые эксперименты показали, что ярусная дифференциация деятельности доминанта и субдоминанта обусловлена главным образом спецификой их межвидовых отношений. В свою очередь искусственное изменение гидротермических условий оказывает влияние на характер отношений доминанта и субдоминанта. Судя по всему, непосредственные межвидовые отношения общественных насекомых имеют решающее значение в системе их адаптационного поведения.

Степные биоценозы насыщены огромным количеством муравьев разных видов. Например, в Барабинской степи на 1 га приходится более 600 гнезд муравьев. Возможность их совместного существования в значительной мере определяется спецификой межвидовых отношений.

До сих пор внимание исследователей было сосредоточено главным образом на внутрисемейных и внутривидовых отношениях. Самые важные их аспекты проанализированы в монографии Захарова (1972). При изучении межвидовых взаимоотношений основное внимание уделялось динамике и биоэнергетике сообществ (Brain, 1952; Pontin, 1963; Gaspar, 1966; Wilson, Taylor, 1967). Формы пространственно-временного разграничения деятельности муравьев мало изучены. Имеющиеся данные относятся в основном к лесам. Но здесь напряженность межвидовых отношений смягчается, так как муравьи разных видов обитают в различных ярусах биоценоза (Kaczmarek, 1953; Сейма, 1971). Данные о многовидовых группировках муравьев в травянистых ландшафтах получены в основном с помощью учета численности особей только в отдельных точках биотопа (Yasuno, 1965; Baronc-Urbani, 1969). Исследования, основанные на количественном микрораспределении степных муравьев разных видов на их кормовых участках, были начаты лишь в недавнее время (Стебаев, 1971).

Степные поселения муравьев — особенно интересный объект для изучения пространственных взаимоотношений. Количество муравьев и их гнезд на единицу площади здесь значительно больше, чем в лесах. Низкий травостой ограничивает возможность распределения муравьев по разным ярусам. Все это приводит к усилению их взаимного влияния.

Цель данной работы состоит в выявлении системы пространственно-временных взаимоотношений в многовидовом поселении степных муравьев и в количественной оценке этих взаимоотношений. Исследования проводились в юго-западной части Барабинской колочной степи в злаково-полынно-разнотравной ассоциации на южных черноземах (проективное покрытие 70%, максимальная высота травостоя 55 см).

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В изучаемом поселении доминирующим видом является *Formica pratensis*. Территория, используемая одной семьей, имеет до 20—25 м в радиусе. Сложная внутренняя структура территории этих муравьев была описана ранее (Стебаев, 1971; Резникова, 1974). На рис. 1 изображена сеть дорожек двух гнезд *F. pratensis* на выбранном нами полигоне. *F. pratensis* — самые крупные муравьи в поселении, они довольно медлитель-

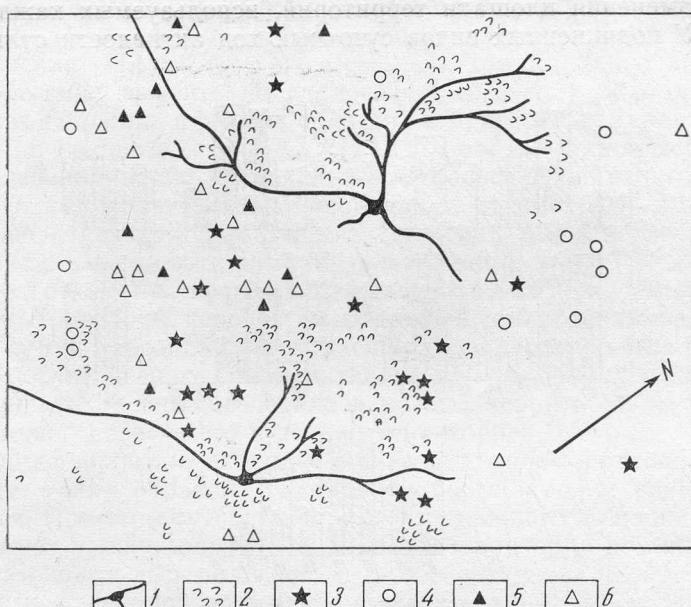


Рис. 1. Многовидовое поселение степных муравьев (32×28 м)
 1 — гнездо и дорожки *Formica pratensis*; 2 — кормовые пещерки *F. pratensis* с тлями; 3 — гнездо *F. cunicularia*; 4—7 — гнездо подчиненных видов (4 — *Lasius alienus*, 5 — *Myrmica scabrinodis*, 6 — *Tetramorium caespitum*)

ны и действуют в основном на поверхности почвы. *F. cunicularia* можно назвать видом-субдоминантом. В отличие от *F. pratensis*, строящих гнезда с куполом из сухих стеблей, они селятся в небольших земляных холмиках. Территории, используемые *F. cunicularia*, почти так же велики, как у доминантов, но не охраняются от вторжения муравьев других семей (Длусский, 1965). *F. cunicularia* — относительно мелкие, проворные и активные хищники, они весьма солнцеприветные. Остальные 3 вида мелких муравьев — *Tetramorium caespitum*, *Myrmica scabrinodis* и *Lasius alienus*, которых можно отнести к подчиненным, селятся в подземных гнездах. Они не удаляются от гнезда более чем на 4—5 м. Это малоактивные хищники, они более влаго- и теплолюбивы, чем 2 первых вида (Арнольди, 1968).

Основу методики составляли съемки динамической плотности муравьев с помощью рамок площадью 630 см², равномерно расположенных по полигону (Стебаев и др., 1967). На всем полигоне (1200 м²) одновременно учитывали муравьев всех видов. Такое микрокартирование проводилось многократно. В условиях разреженного травостоя оказалось возможным провести подсчет муравьев не только в учетных рамках, но и в квадратах со стороной 1 м, сплошь покрывающих территорию полигонов. Время учета в каждом квадрате — 2 мин (Резникова, 1974).

Целью съемки в метровых квадратах было устранение неточности в определении границ малых территорий, используемых подчиненными видами. Однако сравнение картосхем, полученных и тем и другим методом, показало, что при съемках динамической плотности некоторое искажение происходит лишь в оценке количества муравьев, а очертания используемых ими территорий выявляются верно. Поэтому для оценки суточной динамики границ территорий мы пользовались съемкой с помощью рамок, не требующей участия большого количества наблюдателей.

Для картирования распределения муравьев по разным ярусам применялись учеты особей на кормушках, равномерно расставленных по всему полигону на разной высоте. Кроме того, использовалось искусственное изменение экологической обстановки — ярусности травостоя, плотности муравьев и т. д.

РАЗГРАНИЧЕНИЕ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ МУРАВЬЕВ ВО ВРЕМЕНИ

Широко распространено мнение, что в многовидовых поселениях животных, особенно грызунов, временной тип изоляции является наиболее действенным (Наумов, 1948; Кошкина, 1971; Andrzewski and Olszewski, 1963; Caldwell, 1965). Это касается и муравьев (Baroni-Urbani, 1969). В изучавшемся нами поселении видовые различия в суточной активности муравьев не так уж велики. Это обнаруживается при рассмотрении суточного изменения площади территорий, используемых каждым видом (рис. 2). У подчиненных видов суточный ход активности отличается от

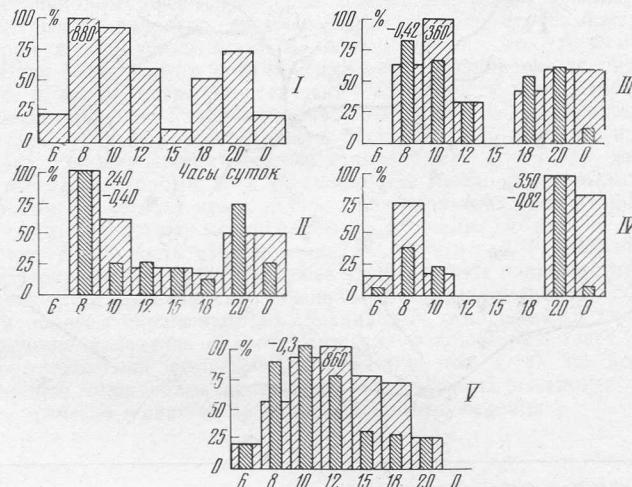


Рис. 2. Изменение в течение суток площадей территорий, используемых муравьями разных видов (светлые столбики) и соответственно изменение тетрахорического показателя связи (ТПС) (темные столбики) — и то и другое в процентах от максимальной для каждого вида величины

I — *Formica pratensis*, II — *Lasius alienus*, III — *Tetramorium caespitum*, IV — *Myrmica scabrinodis*, V — *Formica cunicularia*; остальные пояснения см. в тексте

такового у вида-доминанта лишь тем, что ночью активность подчиненных видов почти не снижается. Площадь ночной территории каждого вида того же порядка, что и ночная территория *F. pratensis*, а у *M. scabrinodis* даже в 1,5 раза больше. В светлое же время суток даже суммарная площадь территорий всех семей каждого из подчиненных видов в 1,5—2 раза меньше, чем у одного гнезда *F. pratensis*. В середине дня деятельность подчиненных видов может вообще прекращаться. Поэтому период их активности в целом короче, чем у вида-доминанта. Суточный ход активности субдоминанта *F. cunicularia* имеет противоположный характер: единственный подъем активности приходится на жаркую середину дня — время спада активности всех остальных видов, в том числе и доминанта.

Вечером и ночью активность *F. cunicularia* резко снижается. Периоды максимальной активности всех видов приходятся на время достаточно высокой активности *F. pratensis*.

В целом можно сказать, что временной тип изоляции вступает в действие только ночью, когда на территории находятся почти исключительно мелкие муравьи, и в жаркий полдень, когда там господствует *F. cunicularia*. Большую часть суток основную роль играет пространственное различие деятельности муравьев.

РАЗГРАНИЧЕНИЕ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ МУРАВЬЕВ НА ПОВЕРХНОСТИ ПОЧВЫ

Размещение гнезд. Разделение сфер деятельности видов муравьев отражается на расположении их гнезд (Brain, 1952; Сейма, 1971; Стебаев, 1971). Это прослеживается и в изучаемом поселении. Большинство гнезд подчиненных видов находится в удалении от гнезд и дорожек *F. pratensis* (рис. 1).

Статистическая оценка показывает, что только *T. caespitum* избегает мест, часто посещаемых видом-доминантом. При случайному равномерному распределении в области, редко посещаемой *F. pratensis*, должно находиться 9 гнезд *T. caespitum*, а в часто посещаемой — 10¹. Фактически же их соотношение — 14 и 5 ($\chi^2=4,5$; $P=99\%$). Для остальных видов отчетливого избегания выявить не удалось ($\chi^2=0,6-1,3$). Например, количество гнезд *L. alienus* в разных областях территории доминанта соответственно 9 и 6 (теоретически — 8 и 7). Таким образом, характер размещения гнезд не полностью предохраняет муравьев подчиненных видов от встречи с *F. pratensis*. Поэтому необходимо рассмотреть, в какой мере сами муравьи, действующие вне гнезда, могут быть застрахованы от столкновений с муравьями доминирующего вида.

Расположение территорий муравьев разных видов. Очертания территорий, используемых каждой семьей, сильно колеблются в течение суток. Утром они могут расширяться за счет одних участков, а вечером (после дневного спада активности) — за счет других. Совокупность утренних, дневных, вечерних иочных территорий каждого вида условно можно назвать его суточной территорией. На рис. 3 видно, что 95% площади полигона входит в состав суточной территории того или иного вида. Таким образом, площади, не посещаемой муравьями, почти не остается. При этом суточные территории каждого из подчиненных видов занимают лишь около 6% полигона, а территории доминанта и субдоминанта — почти весь полигон.

Суточные территории всех видов в значительной мере перекрываются. Лишь $1/_{14}$ территории *F. pratensis* не посещается другими муравьями (рис. 3, I). Бросается в глаза взаимоперекрывание суточных территорий доминанта и субдоминанта. На рис. 3, II видно, что свободными от посещений *F. cunicularia* остаются лишь небольшие участки вблизи гнезд и дорожек *F. pratensis*.

Как же осуществляется территориальная изоляция муравьев в каждый отрезок времени? На рис. 4 из 6 временных состояний поселения изображены 2 крайних: утреннее, когда одновременно активны все муравьи (I), и ночное, когда активны только подчиненные виды (II). Видно, что и утренние иочные территории *F. pratensis* и подчиненных видов хорошо разграничены. Мелкие муравьи посещают в основном нейтральные зоны между территориями *F. pratensis*. Это подчеркивает зависимость межвидовых отношений в поселении от внутривидового взаимодействия семей доминирующего вида (Стебаев, 1971; Резникова, 1974). Да-

¹ Редко посещаемыми мы называем области, в пределах которых муравьи были встречены не более 2 раз за 8 съемок динамической плотности, а часто посещаемыми — области, где муравьи встречались 6—8 раз за 8 съемок.

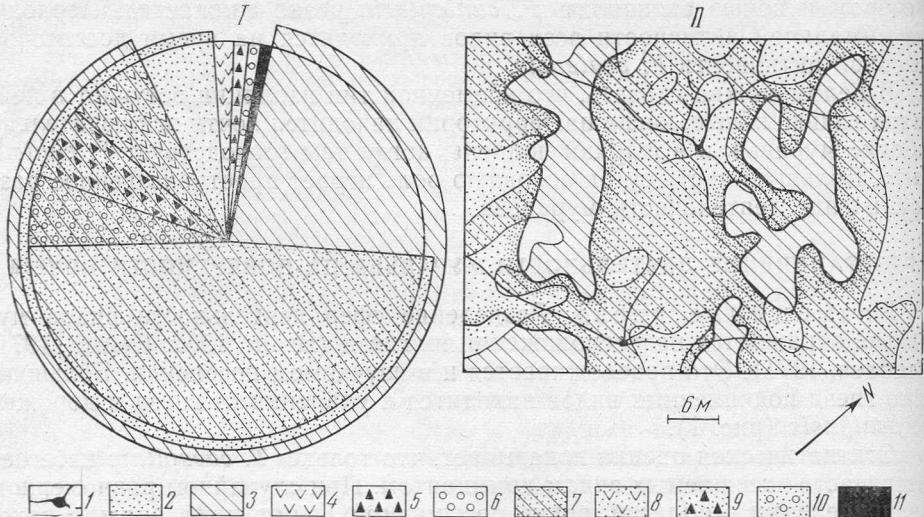


Рис. 3. Соотношение площадей (в процентах) суточных территорий муравьев (I) и взаиморасположение суточных территорий *F. pratensis* и *F. cunicularia* (II)

I — гнездо и дорожки *F. pratensis*; 2—6 — суточные территории (2 — *F. pratensis*; 3 — *F. cunicularia*; 4 — *Tetramorium caespitum*; 5 — *Myrmica scabrinodis*; 6 — *Lasius alienus*); 7—10 — соответственно части суточных территорий муравьев разных видов, перекрывающиеся с суточной территорией *F. pratensis*; 11 — часть полигона, не посещаемая муравьями

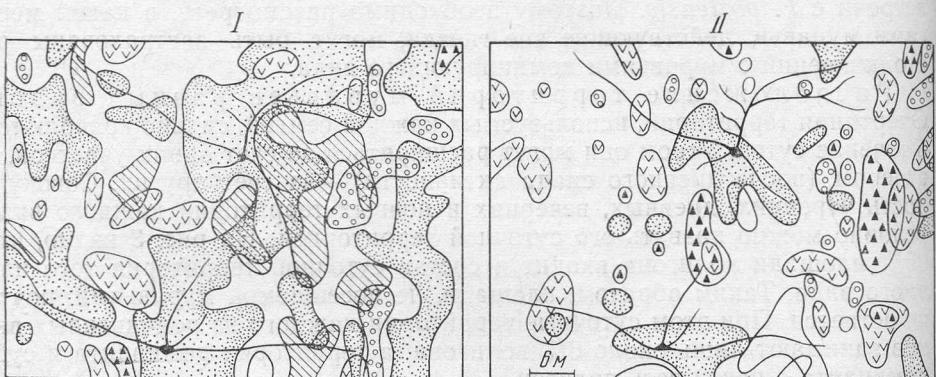


Рис. 4. Утренние (I) и ночные (II) территории муравьев, выявленные с помощью съемок динамической плотности особей

I — 7 ч 30 мин — 8 ч 30 мин; II — 0 ч 40 мин — 3 ч 00 мин; условные обозначения те же, что на рис. 3

же ночью, когда почти весь полигон освобождается от *F. pratensis*, мелкие муравьи остаются в пределах дневных границ.

Территории подчиненных видов не перекрываются и друг с другом. Это прослеживается по данным съемки в метровых квадратах, которая с большой точностью отражает распределение муравьев. Территории подчиненных видов не перекрываются между собой даже во время максимального расширения (рис. 5). Это не обусловлено разреженностью их гнезд: они сконцентрированы на весьма малых участках (см. рис. 1).

По-иному складываются отношения доминанта и субдоминанта. Их территории настолько велики, что перекрываются во все периоды суток. Этого следовало ожидать, исходя из взаиморасположения суточных территорий этих видов (рис. 3, рис. 4, I).

Для оценки суточной динамики соотношения территорий *F. pratensis* и всех остальных видов муравьев мы применили тетрахорический показатель связи (ТПС), который часто используется при анализе картосхем

(Урбах, 1964; Дмитриев, 1970). Возвратимся к диаграмме суточного хода активности муравьев на рис. 2. Здесь показано изменение ТПС. Эта величина постоянно отрицательна и может служить показателем ограниченности территории всех видов от *F. pratensis*.

Казалось бы, что именно в периоды одновременно высокой активности муравьев их расширенные территории должны максимально перекрываться, а величина ТПС — убывать. Наблюдается же противоположное явление: ТПС достигает максимума именно во время наибольшего одновременного расширения территории *F. pratensis* и любого из подчиненных видов. В отношении *M. scabrinodis* это имеет место в 8 и 19 ч, *L. alienus* — в 8, *T. caespitum* — в 19, а в отношении субдоминанта *F. cunicularia* — с 8 до 11 ч. В периоды несовпадения пиков активности *F. pratensis* и подчиненного вида величина ТПС снижается. Например, у *F. cunicularia* это наблюдается в 10—11,5 ч. В это время территории *F. cunicularia* достигает максимума, а у *F. pratensis* уже наблюдается дневной спад активности. У мелких муравьев ТПС снижается в середине дня и после полуночи, т. е. во время общей депрессии активности и сокращения территории доминанта.

Наиболее строгая территориальная изоляция муравьев разных видов проявляется именно в то время, когда вероятность столкновения особей двух видов наиболее высока. Для проверки этого положения с помощью 360 кормушек с сахарным сиропом на всем полигоне было осуществлено дополнительное привлечение фуражиров. В течение дня мы провели 13 съемок распределения муравьев на кормушках. Оказалось, что описанная тенденция изменения ТПС еще полнее проявилась в условиях резкого возрастания плотности муравьев. Это касается взаимоотношений *F. pratensis* и *F. cunicularia*, так как подчиненные виды не встречались на одной кормушке с *F. pratensis* при съемках с 15-минутными перерывами.

В целом пространственные взаимоотношения доминанта и субдоминанта сложнее, чем отношения *F. pratensis* с подчиненными видами. Возникает необходимость в сопоставлении всех данных о пространственной и временной изоляции *F. pratensis* и *F. cunicularia*.

Территориальные взаимоотношения доминанта и субдоминанта. Не учитывая пока суточную ритмику этих видов, независимо от динамической плотности муравьев, мы подразделили суточные территории *F. pratensis* и *F. cunicularia* на участки с различной встречаемостью. Для этого подсчитывали, сколько раз в каждом квадрате нами был встречен муравей того или иного вида за 8 съемок динамической плотности (см. также сноску¹ на стр. 1203). На рис. 6 видно, что в области перекрывания суточных территорий доминанта и субдоминанта оба вида встречаются очень редко. Участки, на которых были встречены муравьи того и другого вида хотя бы 3—4 раза из 8 возможных, составляют лишь 1,5% этих областей, тогда как от суточной территории *F. pratensis* участки с такой встречаемостью особей составляют не менее 40%, а от суточной территории *F. cunicularia* — не менее 20%. Можно полагать, что наиболее полно разграничены именно те области, которые часто посещаются и *F. pratensis* и *F. cunicularia*, т. е. в которых вероятнее всего столкновение этих видов.

Возникает вопрос, удовлетворяются ли *F. pratensis* и *F. cunicularia* такой относительной изоляцией и не стараются ли они к тому же посещать области, где столкновение с конкурентом наиболее вероятно, в разное время суток? Сравним эмпирическое и теоретическое количество одновременных столкновений муравьев на участках с их различной встречаемостью. При сравнении рис. 5, I и 6, II видно, что на всех участках эмпирическое число столкновений ниже теоретического (χ^2 — не менее 4; Р — не менее 95%). Но если на редко посещаемых участках эти различия незначительны, на грани достоверности (в 1,3—1,5 раза), то в областях,

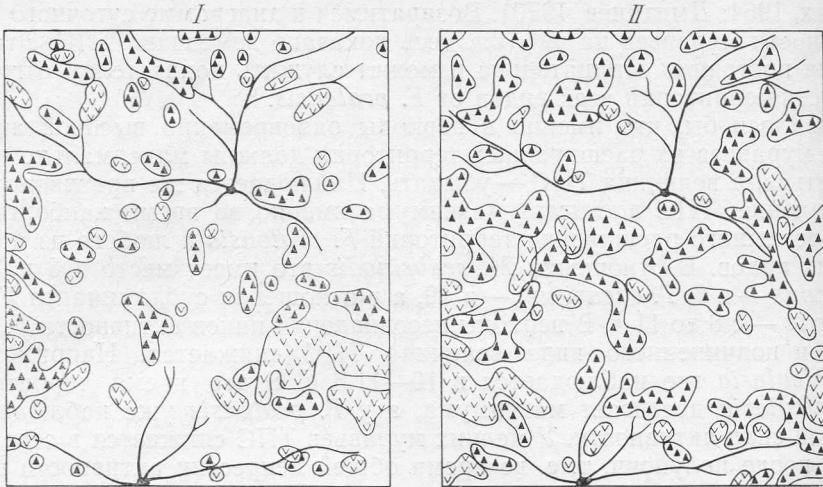


Рис. 5. Утренние (I) и вечерние (II) территории мелких, подчиненных видов муравьев, выявленные с помощью съемок в метровых квадратах

I — 10 ч 30 мин — 11 ч 30 мин; II — 19 ч 30 мин — 20 ч 30 мин; условные обозначения как на рис. 3

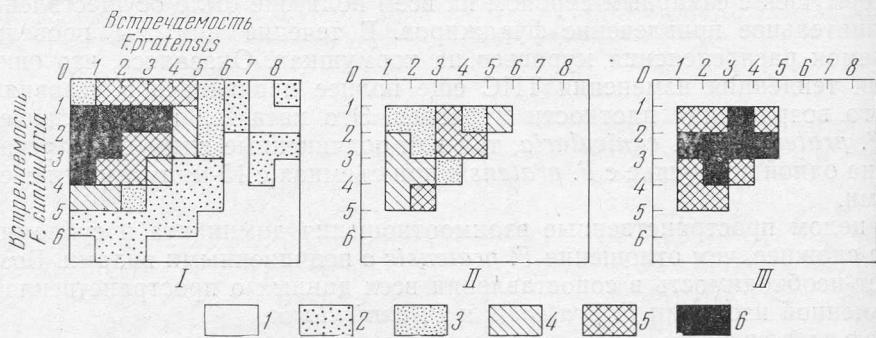


Рис. 6. Соотношение площадей участков, на которых были встречены особи *F. pratensis* и *F. cunicularia* (рассматриваются перекрывающиеся области суточных территорий обоих видов)

I — площади участков, где *F. pratensis* и *F. cunicularia* встречались при съемках динамической плотности одновременно и в разное время; II, III — то же, но строго для одновременных встреч (II — эмпирические, III — теоретические); интенсивность окраски квадратов пропорциональна количеству точек наблюдения (или площади участков), где были встречены *F. pratensis* и *F. cunicularia* при данной встречаемости каждого вида (см. текст); I: 1—0—5 точек наблюдения, 2—6—10, 3—11—15, 4—16—20, 5—21—25, 6—26—50; II, III: 1—0—2 точки наблюдения, 2—3—4, 3—5—6, 4—6—7, 5—8—10, 6—11—15. Примечания к рисункам: 1. *F. cunicularia* более 6 раз из 8 возможных не встречались, так как эти муравьи не были активны во время съемок ночью и ранним утром. 2. Подсчет теоретической вероятности одновременных встреч *F. pratensis* и *F. cunicularia*веден в следующей задаче: в urne 8 шаров, из них 2 черных, остальные (a) белые. Найти вероятность того, что из k вытащенных шаров будет хоть 1 черный. Здесь b соответствует встречаемости *F. cunicularia*, k — встречаемости *F. pratensis*, а цифра 8 — числу съемок динамической плотности муравьев. Искомая вероятность $P(A)$ и есть вероятность того, что *F. pratensis* и *F. cunicularia* будут хоть раз встречены одновременно. Решение: $P(A) = 1 - P(B)$;

$$P(B) = \frac{C_a^k}{C_{a+b}^k} = \frac{a \cdot (a-1) \dots [a-(k-1)]}{(a+b)(a+b-1) \dots [a+b-(k-1)]}$$

$P(B)$ — вероятность того, что все вытащенные шары — белые, т. е. что *F. pratensis* ни разу не встретится одновременно с *F. cunicularia*

часто посещаемых и *F. pratensis* и *F. cunicularia*, эмпирическое число одновременных встреч муравьев в 2—2,8 раз ниже теоретического. Таким образом, пространственная и временная формы изоляции этих видов взаимосвязаны.

Охарактеризованные выше формы изоляции доминанта и субдоминанта вступают в действие именно на тех участках, где высокая вероятность столкновения этих муравьев.

ЯРУСНАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ МУРАВЬЕВ

В системе биотических отношений насекомых исключительно большое значение имеет ярусная дифференциация (Догель, 1924) и система приспособлений к жизни в разных ярусах (Бей-Биенко, 1966). Для выяснения распределения муравьев по ярусам мы провели 20 съемок на парах кормушек с сахарным сиропом: в каждой из 300 точек полигона одна кормушка располагалась на поверхности почвы, а другая — на стержне высотой 15 см.

Рассмотрим два показателя — количество кормушек, на которых были обнаружены муравьи, и количество муравьев на каждой кормушке. На рис. 7 видно, что муравьи всех видов в начале эксперимента посещают исключительно кормушки на поверхности почвы. *F. pratensis* начи-

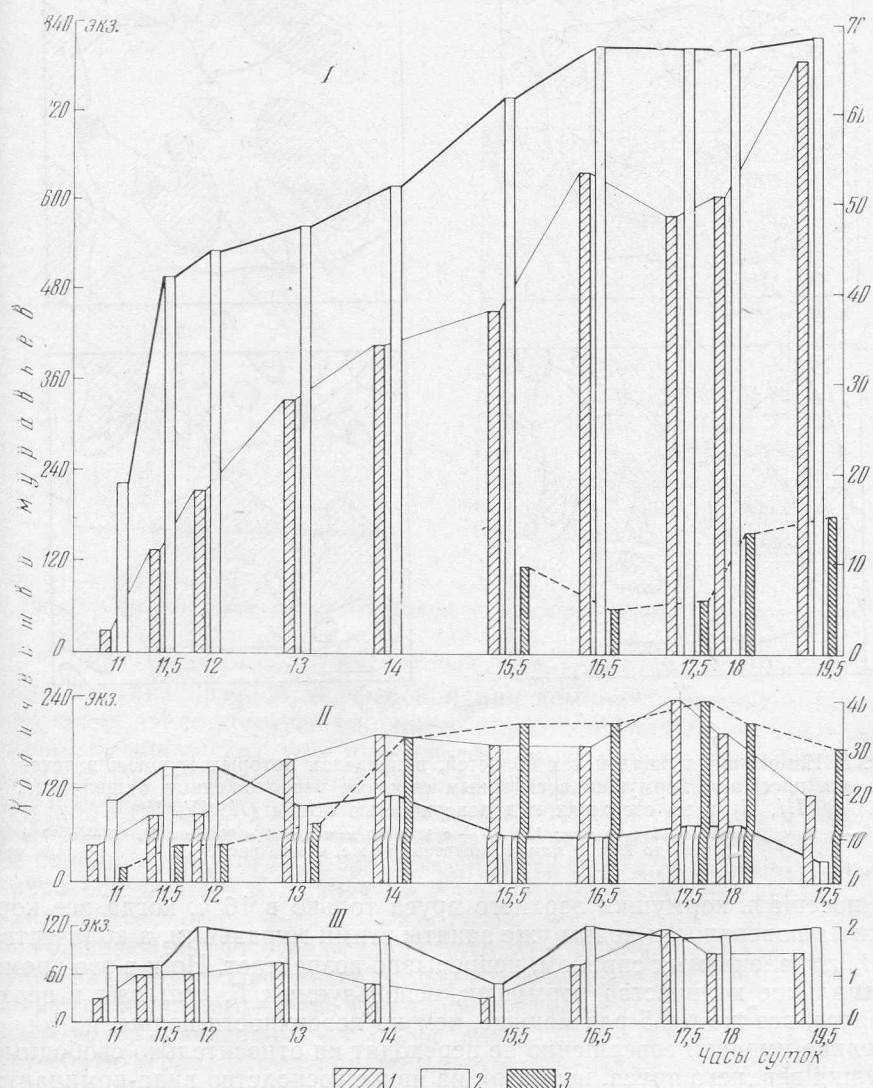


Рис. 7. Вертикальная дифференциация деятельности муравьев

I — *Formica pratensis*, II — *F. cunicularia*, III — *Myrmica scabrinodis*; количество: 1 — муравьев, посещающих все кормушки; 2 — кормушек нижнего яруса, посещаемых муравьями; 3 — кормушек верхнего яруса, посещаемых муравьями

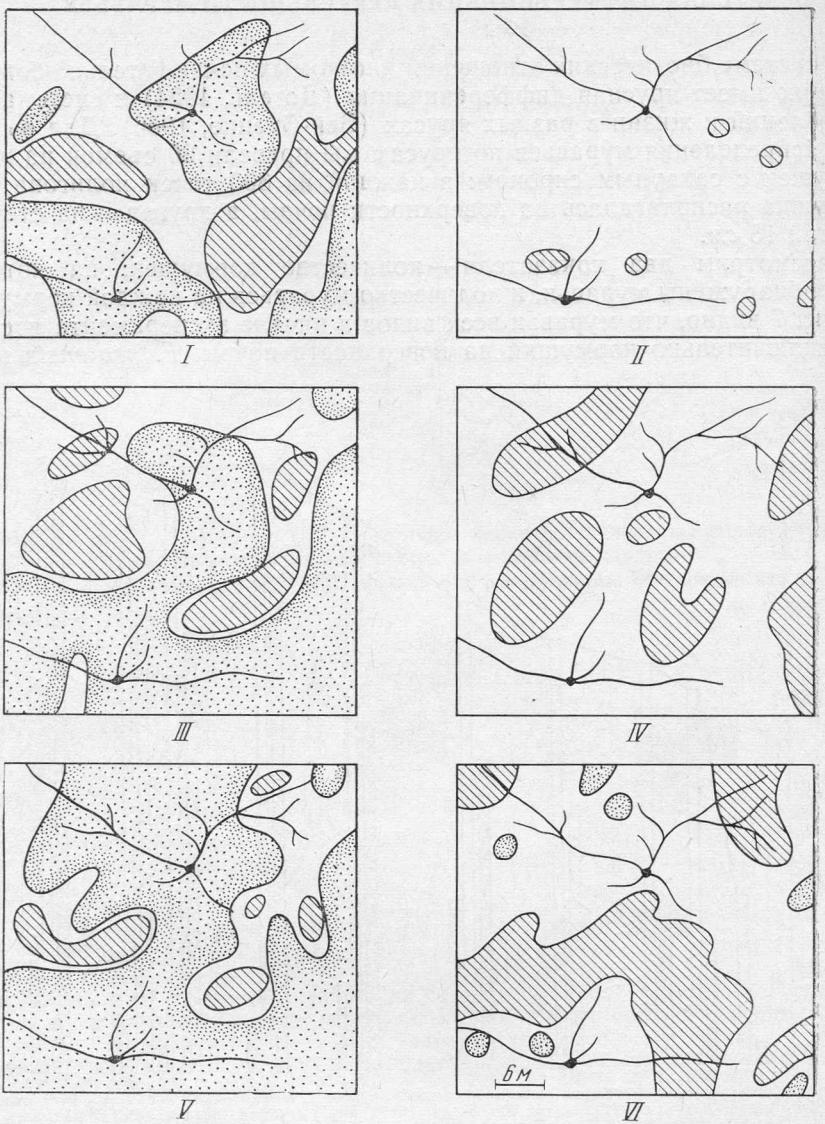


Рис. 8. Изменение площадей тех областей, в пределах которых муравьи в течение дня посещают кормушки с сахарным сиропом, расположенные в щелях (I, III, V) и на стержнях над поверхностью почвы (II, IV, VI).
 I, II — с 11 ч 30 мин до 12 ч 00 мин; III, IV — с 13 ч 50 мин до 14 ч 00 мин, V, VI — с 17 ч 30 мин до 18 ч 00 мин; обозначения те же, что на рис. 3

нают посещать кормушки верхнего яруса только в 16 ч, когда все кормушки на поверхности почвы уже заняты этими муравьями, а количество особей, привлекаемых сиропом, непрерывно возрастает. Но и в это время максимальное количество кормушек, используемых *F. pratensis* в верхнем ярусе, все же в 6,5 раз меньше, чем на поверхности почвы.

Мелкие муравьи совершенно не переходят на относительно свободные кормушки верхнего яруса, несмотря на явное господство вида-доминанта в нижнем ярусе. На рис. 7 это показано на примере *M. scabrinodis*. Эти муравьи оставались на поверхности почвы даже тогда, когда плотность их достигала 20—25 особей на кормушку, а на отдельных кормушках насчитывалось до 100—120 муравьев.

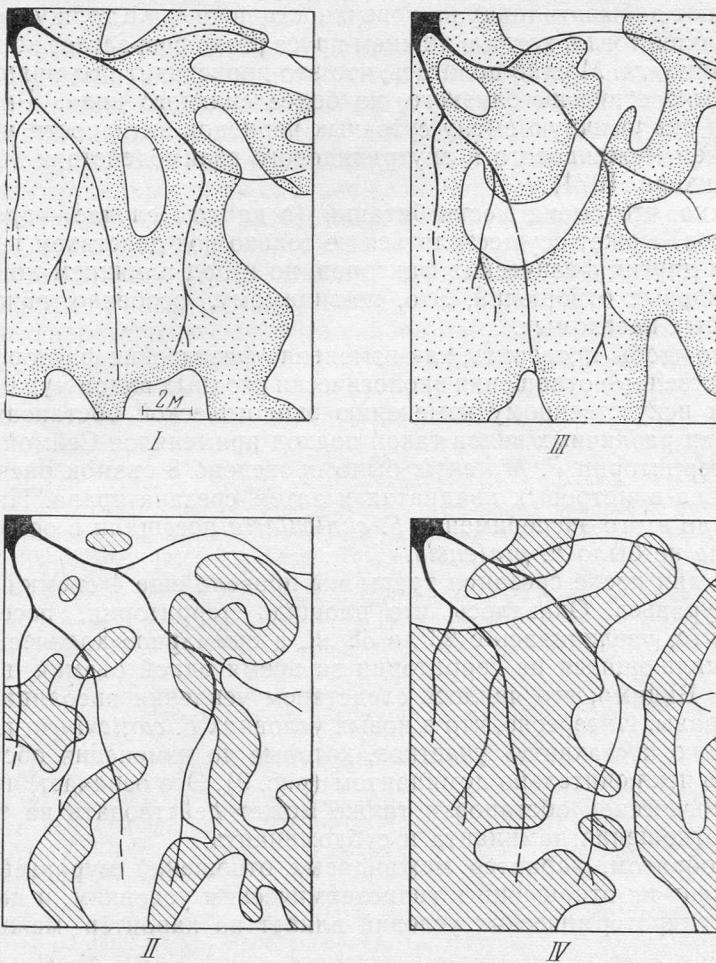


Рис. 9. Области, посещаемые муравьями до срезания травы (I, II) и после (III, IV)

Обозначения как на рис. 3

Иная картина ярусной дифференциации доминанта и субдоминанта. Утром, когда число кормушек нижнего яруса, занятых *F. pratensis*, еще невелико, *F. cunicularia* тоже предпочитают брать пищу на поверхности почвы (рис. 7). На картосхемах (рис. 8) видно, что в 11,5—12 ч *F. cunicularia* посещают кормушки нижнего яруса почти на такой же площади, что и *F. pratensis*. Верхний ярус кормушек в это время почти свободен от них. В середине дня, когда сфера деятельности *F. pratensis* на поверхности почвы еще больше расширяется, *F. cunicularia* начинают переходить в верхний ярус.

На графике (рис. 7) эта ситуация находит отображение в резком возрастании как общего количества особей *F. pratensis*, так и числа занятых ими кормушек нижнего яруса. Именно в это время количество кормушек верхнего яруса, оказавшихся в сфере деятельности *F. cunicularia*, возрастает почти втрое. Таким образом, в этот момент доминант и субдоминант оказываются в значительной степени разобщенными по вертикальным ярусам биоценоза. Максимальная степень разобщенности достигается в 17,5 м (рис. 7). На картосхемах (рис. 8) видно, что в это время *F. pratensis* занимают уже предельное число кормушек на поверхности почвы, а *F. cunicularia* почти полностью переходят в верхний ярус.

Таким образом, муравьи-субдоминанты, так же как и доминанты предпочитают добывать пищу на поверхности почвы, а в толще травостоя переходят лишь тогда, когда в нижнем ярусе резко возрастает количество особей доминанта. Можно полагать, что это происходит под прямым воздействием экологически близкого, но более сильного вида. Ранее мы установили аналогичную смену суточных периодов активности муравьев под влиянием межвидового и внутривидового взаимодействия (Стебаев, 1971; Резникова, 1974).

Возможно, что смена местообитаний (в данном случае — временная смена ярусов) может осуществляться не только под действием гидротермических и других физических факторов, но и под влиянием конкурентных межвидовых отношений. Это, по-видимому, особенно важно для общественных насекомых.

Для того чтобы проверить, как изменение физических факторов влияет на общественные отношения экологически сходных видов муравьев, мы прибегли к искусственноому изменению экологической обстановки. Для экологически различных видов такой подход применялся Сеймой (1972). На части территории *F. pratensis* было проведено 8 съемок распределения муравьев в метровых квадратах и затем срезана трава. На рис. 9 видно, что до этого эксперимента *F. cunicularia* посещали в основном те области, где не было *F. pratensis*.

Через 2 дня после срезания травы мы провели еще 4 съемки распределения муравьев. Оказалось, что площадь территории, посещаемой *F. cunicularia*, увеличилась с 23 до 58 м², а суммарное количество всех особей, появляющихся на территории за время одной съемки, возросло с 40 до 80. Видимо, это явилось следствием усиления инсоляции после срезания травы. Интересно, что в новых условиях *F. cunicularia* проявляют тенденцию к «захвату» участков, которые до изменения обстановки посещались исключительно доминантом (рис. 9). Это означает, что изменение экологической обстановки также может действовать на территориальные отношения доминанта и субдоминанта.

Таким образом, характер межвидовых отношений муравьев может вызвать смену их отношений к гидротермическим условиям, и наоборот, изменение гидротермических условий влияет на характер межвидовых отношений.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Стабильность степных поселений муравьев, отличающихся высокой плотностью, достигается за счет системы пространственно-временных разграничений их деятельности. Эта система складывается по-разному между видом-доминантом и подчиненными видами и между доминантом и субдоминантом. Доминант и субдоминант — *F. pratensis* и *F. cunicularia* — имеют сходные экологические стандарты. В течение суток *F. cunicularia* посещает почти всю территорию, используемую *F. pratensis*. Однако реальное число одновременных встреч этих муравьев оказывается значительно ниже теоретически рассчитанного, особенно в областях, часто посещаемых муравьями. Такие области, где велика вероятность столкновения с конкурентом, *F. pratensis* и *F. cunicularia* посещают в разное время суток. Не исключено, что это определяется взаимоприспособленными типами поведения обоих видов. Некоторая неполнота изоляции на поверхности почвы дополняется дифференциацией деятельности этих муравьев по разным ярусам степного ландшафта, обусловленной главным образом спецификой межвидовых отношений.

У *F. pratensis* и мелких, подчиненных муравьев с иными экологическими стандартами временной и ярусный типы изоляции почти не выражены. Ведущую роль играет разграничение на поверхности почвы. Оно проявляется более всего в часы максимального расширения территорий

жес видов, когда наиболее велика теоретическая вероятность их перерывания.

Рассмотренные случаи межвидовой изоляции муравьев показывают, что взаимодействие общественных насекомых играет очень большую роль в системе их адаптационного поведения. Об эволюционном значении этого явления может свидетельствовать вытеснение одним видом другого не свойственный для него верхний ярус биоценоза. Здесь и в некоторых других рассмотренных нами случаях возникает противоречие между морфоадаптивным типом насекомого и вынужденным характером его поведения. Именно такое противоречие в плане смены местообитаний, согласно Бей-Биенко (1959), служит важнейшим движущим фактором эволюционных трансформаций симпатрического типа. В свою очередь изменение гидротермических условий на территории, используемой муравьями, вызывает изменение характера межвидовых отношений.

ЛИТЕРАТУРА

- Фрольди К. В., 1968. Зональные зоогеографические и экологические особенности мирмекофауны и населения муравьев Русской равнины, Зоол. ж., 17, 8: 1155—1177.
- Бей-Биенко Г. Я., 1959. Принцип смены стаций и проблема начальной дивергенции видов, Ж. общ. биол., 20, 5: 351—358.—1966. Смена местообитаний наземными организмами как биологический принцип, Там же, 37, 1: 5—21.
- Длусский Г. М., 1965. Охраняемая территория у муравьев, Там же, 26, 4: 479—489.
- Имитриев Е. А., 1970. Об оценке связей между качественными признаками, изображенными на картах, Сб. «Новое в биометрии», Моск. о-во испыт. природы: 68—94.
- Логель В. А., 1924. Количественный анализ фауны лугов в Петергофе, Русск. зоол. ж., 4, 1: 118—147.
- Захаров А. А., 1972. Внутривидовые отношения у муравьев: 1—212, Изд-во «Наука», М.
- Кошникова Т. В., 1971. Межвидовая конкуренция у грызунов, Бюлл. Моск. о-ва испыт. природы, 26, 1: 50—62.
- Наумов Н. П., 1948. Очерки сравнительной экологии мышевидных грызунов, Изд-во АН СССР, М.—Л.
- Резникова Ж. И., 1974. Механизмы территориального взаимодействия семейств *Formica pratensis* Retz (Hymenoptera, Formicidae), Зоол. ж., 53, 2: 212—223.
- Сейма Ф. А., 1971. Fauna, население и экология муравьев Пермской области, Автореф. канд. дисс.: 1—17, Пермь.
- Стебаев И. В., 1971. Структура охраняемой территории *Formica pratensis* и взаимодействие муравьев одного и разных видов, Зоол. ж., 50, 10: 1504—1519.
- Стебаев И. В., Родин С. Н., Ярославцева А. С., Бахтина В. В., Никанорова С. И., Каиндер А. М., 1967. Структура охотничьей территории лугового и черноголового муравьев в степных ландшафтах Западной и Восточной Сибири, Сб. «Муравьи и защита леса»: 45—48, М.
- Юрбах Б. Ю., 1964. Биометрические методы: 1—410, Изд-во «Наука», М.
- Andrzejewski R. and Olszewski J., 1963. Social behaviour and interspecific relations in *Apodemus flavicollis* (Melchior, 1834) and *Clethrionomys glareolus* (Schreber, 1780), Acta Theriol., 7, 10: 401—416.
- Baroni-Urbani C., 1969. Ant communities of the high-altitude Appennine grasslands, Ecology, 50, 3: 488—492.
- Brain M. V., 1952. The structure of a dense natural ant population, J. Animal. Ecol., 21: 12—24.
- Caldwell L. D., 1965. Interactions of *peronayseus* and *Mus* in one-acre field enclosure, Ecol., 46: 1—2.
- Gaspar C., 1966. Étude myrmécologique des tourbières dans les Hautes-Fagnes en Belgique (Hymenoptera, Formicidae), Rev. écol. et biol. sol., 3, 2: 301—312.
- Kaczmarek W., 1953. Badania nad zespołami mrowek leśnych, Ecol. Polska, 1, 2: 69—86.
- Pontin A. J., 1963. Further considerations of competition and the ecology of the ants *Lasiurus flavus* (F.) and *L. niger* (L.), J. Animal Ecol., 32: 565—574.
- Wilson E. O., Taylor P. W., 1967. An estimate of the potential evolutionary increase in species density in the Polynesian ant fauna, Evolution, 21, 1: 1—10.
- Yasuno Masayuki, 1965. The study of ant population in the grassland at mt. Hakkoda. V. The interspecific and intraspecific relation in the formation of the removal of *Formica truncorum yessensis*, Sci. Repts. Tonoku Univ., 31, 3: 181—194.

SYSTEM OF SPATIAL-TEMPORAL RELATIONS IN A POLYSPECIES COLONY OF STEPPE ANTS

I. V. STEBAEV and Zh. I. REZNIKOVA

Department of General Biology, State University of Novosibirsk

Summary

Micromapping of the quantitative distribution of ants and estimates of their daily cycles have revealed 2 types of interrelations in a polyspecies colony. Relations between the dominating species *Formica pratensis* and the small subordinate species (*Myrmica scabrinodis*, *Lasius alienus*, *Tetramorium caespitum*) are rather simple. The leading role is attributed to the separation of territories used by ants and it is important that this separation manifests itself to the greatest extent during the hours of the maximum extension of territories of all species, i. e. when the theoretical possibility of overlapping of all territories is the highest. Differences in diurnal cycles and differentiation of activity by different layers of the steppe community is almost not expressed in *F. pratensis* and subordinate species with different ecological standards, whereas the whole system of demarcations exists in *F. pratensis* and a subdominant *F. cunicularia* with similar ecological standards. Territories used by these ants are so large that they are constantly overlapped. But those regions where the possibility of contacts is the highest are frequented by *F. pratensis* and *F. cunicularia* during different hours of the day. The field experiments have shown that the layer differentiation of the dominant and the subdominant species is due, mainly, to the specificity of their interspecies relations. In its turn, artificial changes of hydrothermic conditions influence the character of relations between the dominant and the subdominant species. To all appearances, the direct interspecies contacts of social insects are of decisive value for the system of their adaptive behavior.