

НОВАЯ ФОРМА МЕЖВИДОВЫХ ОТНОШЕНИЙ У МУРАВЬЕВ: ГИПОТЕЗА МЕЖВИДОВОГО СОЦИАЛЬНОГО КОНТРОЛЯ

[Ж.И. Резникова](#)

Опубликовано: Зоологический журнал, 2003, т.82, 7, с. 816-824.
УДК 595.796: 591.5

Институт систематики и экологии животных СО РАН, Новосибирск

Многолетние полевые эксперименты привели к гипотезе о существовании новой формы межвидовых отношений у муравьев, названной межвидовым социальным контролем и заключающейся в активной и точной регуляции численности подчиненных видов со стороны доминантов. Эта система поведенческой регуляции основана на балансе конкуренции и кооперации. Последняя является результирующей реципрокного клептопаразитизма. Муравьи доминирующего вида поддерживают численность особей-субдоминантов на уровне, позволяющем избежать столкновений и истощения ресурсов. В то же время они используют субдоминантов как “разведчиков”, повышая тем самым результативность собственной охотничьей деятельности. Муравьи подчиненных видов используют ресурсы общих симбионтов – тлей, за которыми ухаживают доминанты. Гипотеза межвидового социального контроля может быть проверена для сообществ социальных животных, в которых выражены межвидовая иерархия и взаимное распознавание сигналов.

Межвидовые отношения как в фокусе собирают и проявляют комплекс важнейших морфологических и поведенческих адаптаций животных и являются важнейшим биотическим фактором, определяющим видовое разнообразие и структуру сообществ. Функционирование целостных сообществ основано, как правило, на переплетении различных форм межвидовых отношений, которые так или иначе выстраиваются по двум основным осям, соответствующим конкуренции и кооперации. Соотношение конкуренции и кооперации в сообществах животных, механизмы и долговременные последствия этих отношений составляют одну из центральных проблем эволюционной и поведенческой экологии. Поиск подходов к решению этой проблемы связан с методологическими трудностями. Как отмечал Пианка (Pianka, 1987), долговременные последствия межвидовых отношений (как отрицательных, так и положительных) остаются главным образом предметом теоретических построений, и лишь единичные публикации посвящены экспериментальному исследованию реальных ситуаций. В данной работе анализируются результаты многолетних полевых экспериментов, которые привели автора к выявлению новой формы межвидовых отношений в сообществах муравьев – социального контроля – позволяющего поддерживать баланс между конкуренцией и кооперацией. При этом межвидовая кооперация является, по сути, результирующей реципрокного клептопаразитизма. Представляется перспективным поиск межвидового социального контроля в многовидовых сообществах позвоночных животных.

В данной работе мы попытались выявить динамичную картину положительных и отрицательных форм отношений в многовидовом сообществе муравьев и определить конкретные условия, при которых происходит “сложение векторов” конкуренции и кооперации. Для исследования этой ситуации были предприняты многолетние полевые эксперименты на трех модельных многовидовых сообществах муравьев (Резникова, 2001). Они заключались в манипуляции численностью видов, занимающих субдоминантное и инфлюентное положение в иерархии, и в провокации возможных территориальных конфликтов.

КОНКУРЕНЦИЯ И КООПЕРАЦИЯ: МЕТОДОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ

Конкуренция. Конкурентные взаимоотношения в естественных сообществах животных до сих пор остаются малопонятными. Данные о том, что конкуренция либо происходила, либо имеет место, чаще всего косвенные, особенно в случае эксплуатационной конкуренции. Поиск “улик” облегчается

при исследовании интерференционной конкуренции, основанной на непосредственном взаимодействии особей. Особенно интересны такие ситуации, когда конкурентного исключения видов не происходит, а комплементарность ниш позволяет им сосуществовать, регулируя конфликты с помощью различных механизмов, в том числе поведенческих. Подобные формы взаимодействия требуют взаимопонимания на индивидуальном уровне: особям разных видов необходимо распознавать сигналы друг друга и адекватно на них реагировать. Популяции разных видов оказываются вовлеченными в формирование “биоценотического сигнального поля” (Наумов, 1977). В ряде случаев можно ожидать формирования специфических механизмов интерференции на основе коадаптационных процессов. Это было продемонстрировано Длусским (1981) на примере пустынных муравьев.

Один из наиболее эффективных способов исследования, позволяющих ответить на вопрос о наличии конкуренции в сообществе – это манипуляция потенциальными конкурентами в естественной среде. Ставшее классическим экспериментальное исследование двухвидового сообщества муравьев показало, что освобождение от давления конкурентов *Lasius niger* вызывает рост продукции половых особей у муравьев близкого вида, *L. flavus* (Pontin, 1961). Изъятие потенциальных конкурентов выявило конкуренцию за семена растений между некоторыми пустынными грызунами и муравьями. Когда либо те, либо другие удалялись из сообщества, наблюдалось статистически значимое увеличение численности оставшейся группы (Brown, Davidson, 1977). Сходные результаты получены при исследовании двух видов шмелей (Inoue, 1978). В ряде работ продемонстрирована топическая конкуренция между членами гильдии подстилочных хищников – беспозвоночных: повышение динамической плотности рыжих лесных муравьев на территории ведет к существенному сокращению плотности и “отступлению” большого числа видов хищных жужелиц, пауков и сенокосцев; многие из них способны оперативно занимать освобождающиеся от муравьев участки (Cherix, Bourne, 1980; Gridina, 1990; Суворов, 1994; Рыбалов и др., 1998)

Изучение этологических аспектов межвидовой конкуренции позволяет зафиксировать непосредственные изменения в поведении животных в ситуациях, когда они находятся под воздействием конкурентов или освобождаются от него. Так, хищные жужелицы в естественных условиях ведут себя по-разному на участках с высокой и с низкой численностью рыжих лесных муравьев. Это выражается в изменении скорости движения, количества остановок, формы траекторий. Лабораторные опыты показали видоспецифичность что большей части реакций жуков на присутствие конкурентов. Это позволяет предполагать наличие коадаптивных поведенческих механизмов интерференции (Резникова, Дорошева, 2000). В полевых опытах с трофическими конкурентами – луговым (*Formica pratensis*) и прытким степным (*F. cunicularia*) муравьями – временная изоляция гнезд первого вида в течение всего двух дней приводила к всплеску охотничьей активности второго и смещению состава добычи в сторону пищевого спектра конкурента. Можно было ожидать сходных результатов при изоляции *F. cunicularia*, однако, она, напротив, вызывала спад охотничьей активности *F. pratensis*. Полученным данным было найдено экспериментальное объяснение: оказалось, что отношения видов не исчерпываются конкуренцией, а включают элементы кооперации. Более сильные и многочисленные, фуражиры лугового муравья во время охоты ориентируются на действия подвижных и эффективных в поиске прытких степных муравьев, а найдя добычу, прогоняют невольных “разведчиков” и транспортируют ее в свое гнездо. Лишенные “вида-разведчика”, *F. pratensis* значительно больше теряют в эффективности охоты, чем приобретают за счет удаления трофического конкурента (Резникова, 1975, 1983; Reznikova, 1982). Последний пример служит экспериментальным подкреплением гипотезы, лежащей в основе данной работы: при условии перекрывания сигнальных полей разных видов, интерференция на индивидуальном уровне может создавать предпосылки для “сложения векторов” конкуренции и кооперации. Для подтверждения этой гипотезы необходимы одновременные исследования обеих составляющих в континууме межвидовых отношений.

Кооперация. Методологические трудности исследования межвидовой кооперации начинаются с терминологии. Ко времени возникновения термина

“симбиоз” (считается, что он был предложен Де Бари в 1879 г., однако Сапп (Sapp, 1994) указывает на его использование Франком в 1877 г.) уже существовали понятия о таких отдельных стратегиях как “комменсализм”, “паразитизм” и “мутуализм”, введенные ван Бенеденом в 1873г. До начала XX столетия “симбиоз” и “мутуализм” употреблялись большинством исследователей как синонимы. Гертвиг в 1906 г. сузил границы употребления первого понятия, используя его лишь для обозначения тесных и взаимовыгодных партнерских отношений. В публикациях последних лет термину вернули его первоначальное широкое значение: к симбиотическим отношениям относятся все случаи, когда в популяциях разных видов особи растут, выживают и размножаются с большим успехом в присутствии другого вида (Sapp, 1994). Использовать термин “симбиоз” как рабочий трудно, поскольку совместное существование может трактоваться весьма широко. В этом качестве мы предлагаем использовать понятие “межвидовая кооперация”, объединяющее формы “положительного” взаимодействия свободно живущих видов.

Интуитивно ясно, что в основе межвидовой кооперации лежит комплементарность поведенческих адаптаций. Рассуждая в рамках парадигмы Гамильтона, к настоящему времени принятой для трактовки внутривидовых отношений (Hamilton, 1964), можно полагать, что и в более общем случае, для формирования устойчивых взаимосвязей необходимы достаточно весомые “инвестиции” партнеров. Предполагается, что выигрыш от взаимодействия должен перевешивать для каждого из них размер затрат на это взаимодействие. Таким выигрышем могут служить пища, убежище, территория, а также навыки, полученные вследствие раздражительных реакций. Важной задачей взаимодействующих сторон является избежание отрицательных последствий сосуществования как своего рода обмана. Поскольку речь идет не об отношениях родственников и увеличении за счет взаимопомощи совокупной приспособленности, а о взаимодействии разных видов, можно ожидать весьма жесткого поведения каждой из сторон. Более того, вообще трудно представить поддержания баланса положительных отношений между свободно живущими видами. Единственно возможным путем оценки взаимных инвестиций представляется проведение точных наблюдений и экспериментов в условиях, приближенных к естественным, с учетом этологических механизмов взаимодействия видов.

В последние годы появились полевые исследования, изменяющие принятую ранее картину такого взаимодействия. Например, некоторые случаи взаимодействия чистильщиков и их “клиентов”, считавшиеся ранее мутуалистическими, при детальном исследовании оказались скорее паразитическими. Эксперименты с изоляцией партнеров показали, что красноклювые буйволовые птицы *Buphagus erythrorhynchus* не удаляют паразитов кожи крупных копытных, а расклеывают ранки и пьют кровь, то есть действуют не как чистильщики, а как вампиры (Weeks, 2000). Ревизия отношений нескольких видов рыб – чистильщиков и клиентов – продемонстрировала, что для первых значительно легче и быстрее соскребать слизь, нередко с чешуей и кожей, чем выбирать из нее единичных паразитов. Зараженные рыбы ограждают себя от недобросовестных чистильщиков различными способами – от агрессивных реакций до избегания (Poulin, Grutter, 1996).

Подобной ревизии подверглись и отношения, связывающие муравьев и растения. Известны сотни видов растений, обладающих специфическими ростовыми структурами, которые привлекают муравьев, и это, в свою очередь, может быть выгодно хозяевам (обзор см. Holldobler, Wilson, 1990). В частности, муравьи, поселяющиеся в раздутых основаниях шипов акаций и питающиеся на листьях, защищают растения от фитофагов, а также обгрызают соседние растения, облегчая акациям доступ к свету. Исследования последних лет показали, что конкуренция между муравьями *Crematogaster mimosae*, *C. sjostedti*, *C. nigripes* и *Tetraponera penzigi* за подходящие экземпляры акации *Acacia drepanolobium* может привести к последствиям, нежелательным для растений-хозяев (Stanton et al., 1999). Так, *C. nigripes* регулярно обрезают крону дерева, откусывая пазушные почки; потенциал роста и размножения растений при этом резко уменьшается. Когда половину деревьев изолировали от

муравьев, их рост стал интенсивнее. Остальные три вида муравьев такого влияния на рост акаций не оказали, но они постоянно пытались занять деревья, оккупированные *C. nigripes*, выгоняя рабочих муравьев и выбрасывая расплод из гнезд. Анализ частоты конфликтов в зависимости от высоты деревьев и числа вторичных разветвлений показал, что активное воздействие *C. nigripes* на геометрию крон предохраняет их от конкурентных столкновений с другими видами муравьев, но ставит хозяев на грань выживания. Этот пример иллюстрирует неустойчивость данного партнерства: “качели” мутуализма сместились в сторону формирования паразитических отношений, то есть один из симбионтов “пожертвовал” интересами другого.

В целом, в области исследования межвидовой конкуренции и кооперации ощущается острый недостаток полевых экспериментальных данных. Любые детальные исследования этого плана могут привести к пересмотру существующих представлений.

СПЕЦИФИКА ПРОСТРАНСТВЕННО-ЭТОЛОГИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИЙ У МУРАВЬЕВ

Пространственно-этологическая структура популяций животных (Шилов, 1977) обычно рассматривается как отражение свойственных виду или группе родственных видов типа использования территории. Для муравьев описаны различные формы территориальной организации, соответствующие уровням развития семьи (Pisarski, 1973). С ростом и развитием семьи усложняется структура кормового участка. Появляются дополнительные ее элементы – сеть фуражировочных дорог, подземные тоннели. Различные функциональные участки закрепляются за постоянными группами фуражиров: происходит так называемое вторичное деление территории (Dobrzanska, 1958). У многих видов последним этапом усложнения структуры кормового участка является поликалия, то есть использование семьей вспомогательных гнезд, несущих различные функции (выкармливание молоди, обеспечение семьи пищей и т.п.). Дальнейшее развитие структуры семьи приводит к образованию колоний: групп семей общего происхождения, связанных между собой обменными отношениями. Несколько колоний образуют федерацию, с населением до сотни миллионов особей. Соответственно меняются и формы межсемейного взаимодействия. В простейшем случае кормовой участок семьи не охраняется, за исключением пригнездовой зоны. Проявление вторичного деления территории сопровождается раздвижением охраняемых границ, которые теперь совпадают с границами кормового участка. В наиболее сложных случаях охраняются границы колонии или федерации в целом, при этом семьи, входящие в одну колонию, имеют индивидуальные охраняемые территории (Длусский, 1967; Захаров, 1972, 1991).

Для некоторых видов муравьев описано проявление различных форм территориальной организации в разных популяциях. Так, для *Formica uralensis* известны монокалические, поликалические и колониальные поселения (Rosengren, 1969). У *F. exsecta* отмечены две формы поселений, состоящие либо из моногинных, либо из полигинных семей (Pisarski, 1973). Сходное явление описано у *F. fusca* и *F. yessensis* (Kondoh, 1968; Higashi, 1979). Наши полевые эксперименты показали, что форма территориальной организации и связанные с ней стереотипы группового поведения муравьев зависят от численности семьи (и, соответственно, от динамической плотности особей на территории) и могут быстро меняться в пределах одной популяции (Резникова, 1979). Таким образом, было экспериментально обосновано представление о многовидовой ассоциации муравьев как о динамической системе, в которой численность семей и форма территориальной организации каждого вида не строго заданы его видовой принадлежностью, а определяются главным образом биотическими факторами и меняются в зависимости от его иерархического статуса в сообществе (Резникова, 1980, 1983).

Отношения доминирования–соподчинения в многовидовых сообществах муравьев были описаны многими мирмекологами (Kaczmarek, 1953; Brian, 1965; Greenslade, 1971; Savolainen, Vepsäläinen, 1988). Напряженность отношений разных видов зависит от емкости среды. Так, в лесной зоне возможность разойтись по разным пространственно разграниченным ярусам уменьшает

возможность конкуренции (Сейма, 1972). В тропиках и субтропиках разнообразие ниш настолько велико, что муравьи разных видов могут делить между собой части одного и того же дерева: одни живут и охотятся в кроне, другие – в корнях, третьи просачиваются по трещинам коры. Однако даже в подобной ситуации отмечено опознавание друг друга муравьями разных видов как членов одной гильдии (Захаров, 1999). На примере степных многовидовых ассоциаций, с жестко лимитированными пространственными и пищевыми ресурсами, мы впервые экспериментально показали, что отношения доминирования - соподчинения между видами основаны на сигнальных связях, то есть на непосредственном обмене информацией между особями разных видов (Reznikova, 1982, 1994, 1996). Были выявлены коадаптивные комплексы муравьев, стабильные в разных природных зонах. В этих комплексах разные виды или группы видов сохраняют сходные позиции в системе межвидовой иерархии. Например, стереотип взаимодействия с другими видами сохраняется у доминанта – лугового муравья, *Formica pratensis* - на протяжении всего его ареала, от южной границы тайги до пустынной зоны. Сходные отношения были обнаружены в степях Тувы, где доминантом является *F. uralensis*, и в смешанных лесах Западной Сибири, где доминируют рыжие лесные муравьи.

В ситуациях, когда сообщества находятся в статичном состоянии, муравьи разных видов стараются свести к минимуму возможность конкурентных столкновений. Так, наши полевые эксперименты показали, что в степях Южной Сибири все члены многовидовой ассоциации муравьев предпочитают искать пищу на поверхности почвы, но присутствие доминанта заставляет одних переходить в толщу травостоя, а других - в подземный ярус. Подобные отношения особенно явно выражены там, где муравьи разных видов не могут достичь существенных различий в суточной активности. Вероятность конкуренции увеличивается также вследствие крайней нестабильности и непредсказуемости пищевых ресурсов в степных экосистемах в условиях резко континентального климата. Однако именно в этих условиях сообщества муравьев отличаются как высоким видовым разнообразием, так и высокой численностью (Reznikova, 1999, 2000) .

Возникает вопрос, каким образом муравьи избегают конкурентных столкновений в условиях сосуществования видов с перекрывающимися экологическими нишами. В этих условиях локальное изменение пищевых ресурсов может привести к быстрому росту численности семей подчиненных видов и к возможному “перedelу власти” в сообществе.

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ РЕГУЛЯЦИЯ ЧИСЛЕННОСТИ В СООБЩЕСТВАХ МУРАВЬЕВ

Полевые эксперименты. Для того, чтобы проследить реакцию муравьев-доминантов на резкий рост численности других членов ассоциации, мы предлагали муравьям подчиненных видов воспитание дополнительных куколок собственного вида (подробно см.: Reznikova, 1999). Количество куколок-“приемышей” подбиралось так, чтобы муравьи могли в короткие сроки резко увеличить численность своей семьи.

Так, в ассоциации с доминирующим видом *Formica uralensis*, в семью субдоминанта *F. picea* в течение 3 дней было добавлено 300 куколок. Для того, чтобы избежать прямой пищевой конкуренции этого вида с доминантом, мы подкармливали *F. picea* из кормушек с узкими входами, недоступными для *F. uralensis*. Таким образом, последующая реакция доминанта была ответом не на истощение ресурсов, а непосредственно на увеличение числа особей субдоминанта на территории. За поведением муравьев наблюдали непрерывно в течение периодов их дневной активности. Для оценки изменений в динамической плотности муравьев их ежедневно учитывали на всей территории.

По той же схеме проводили эксперимент в ассоциации с доминированием лугового муравья. Здесь 3 семьи субдоминанта (прыткого степного муравья) получали по 2 000 куколок в течение 7 дней. Семьи подкармливали из кормушек, недоступных для *F. pratensis*. В отдельных опытах подсаживали гнезда субдоминантов (в деревянных контейнерах) на территорию доминирующего вида. Когда семьи приживались на новом месте, они получали

по 3500 куколок своего вида за 20 дней. В течение эксперимента регистрировали динамическую плотность муравьев на учетных площадках. Для выявления реакции муравьев на повышение численности подчиненных видов на более низком иерархическом уровне в отдельных экспериментах увеличивали численность инфлюентов *Myrmica lobicornis* и *M. scabrinodis*, добавляя в их гнезда по 25 куколок в день.

Рост численности субдоминантов и его последствия. В качестве модельной ситуации можно рассмотреть эксперимент с малочисленной семьей *F. cunicularia*, расположенной вне воздействия доминирующего вида, на засоленном степном участке. Рост ее численности стимулировали, добавляя конспецифические куколки. До начала эксперимента параметры интенсивности выхода - входа муравьев из гнезда в гнездо были примерно одинаковы в контрольной и в экспериментальной гнездах и составляли 90-95 особей/ч. В контрольной семье эти параметры в дальнейшем существенно не менялись, тогда как в экспериментальной уменьшились вдвое спустя 7 дней, что, вероятно, связано со строительством новых подземных секций. Затем возросло число муравьев, выходящих из гнезда: до 120 особей/ч на 30-й день эксперимента и до 250 - на 47-й день. Размер кормового участка увеличился с 23 до 93 м² спустя 14 дней после начала эксперимента, и его форма из вытянутой стала округлой. Динамическая плотность особей на кормовом участке практически не менялась, так как увеличение площади сопровождалось ростом численности семьи. На 21-й день динамическая плотность муравьев на территории выросла вдвое, и образовался постоянный поток фуражиров около 15 м длиной. Интенсивность движения муравьев в этом потоке составляла около 230 особей/ч. При этом форма кормового участка опять стала резко асимметричной, так как муравьи сосредоточились в пределах образовавшегося потока фуражиров. Площадь кормового участка вновь сократилась до 60 м². В течение этого периода муравьи активно занимались расширением и реорганизовывали само гнездо. К концу эксперимента они построили вместо подземного секционного гнезда "гнездо-капсулу" (Длусский, 1974), характерное для семей с относительно высокой численностью.

Существенные изменения наблюдались в территориальном поведении муравьев. Так, с 8-го по 22-й день эксперимента только 8 из 92 индивидуально помеченных фуражиров сохраняли верность своим локальным участкам, а остальные постоянно меняли их. Спустя 30 дней после начала эксперимента, когда численность семьи почти удвоилась, все 23 фуражира, за которыми велись наблюдения, использовали постоянные локальные участки, то есть территория претерпела вторичное деление. Мы наблюдали отдельные случаи групповой транспортировки добычи и трофаллаксиста (обмена жидкой пищей) на кормовом участке, что никогда ранее не фиксировалось у муравьев этого вида. Такое территориальное и пищевое поведение характерно для видов, имеющих охраняемую территорию, то есть реализующих более высокий уровень территориальной организации.

В целом, можно считать, что экспериментальное увеличение численности семьи *F. cunicularia* примерно в 2.5 раза повлекло за собой изменение формы территориальной организации: произошел переход от использования неохраняемого кормового участка одиночными фуражирами к вторичному делению охраняемой территории. Подобные результаты были получены с семьями других субдоминантов: *F. rufibarbis* и *F. picea* (Резникова, Богатырева, 1984; Резникова, 1999). Таким образом, речь идет о существенном потенциале субдоминантов в отношении изменения территориального поведения.

Реакция муравьев-доминантов на рост семей подчиненных видов. При увеличении численности семьи субдоминанта *F. picea* с помощью куколок-"приемышей", территориальное поведение доминирующего вида *F. uralensis* изменялось сходным образом в трех экспериментах. В первом эксперименте одна из семей *F. picea* получила 300 куколок. Спустя 8 дней, когда муравьи вышли из коконов, эта семья расширила свое гнездо, построив две новые подземные секции в течение двух дней. На 11-й день эксперимента на участке вблизи этих секций (около 4 м²) динамическая плотность *F. picea* возросла с 0.3 до 1 экз./м²/мин. В то же время динамическая плотность *F. uralensis* на этом же участке выросла с 4 до 40 экз./м²/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 вида-субдоминанта, построенные после увеличения численности семьи, и до конца лета постоянная группа особей контролировала прилегающий участок территории. В дальнейшем *F. uralensis* более не проявляли агрессии по отношению к субдоминантам.

В другом эксперименте мы выбрали три семьи *F. cunicularia*, каждая из которых имела трехсекционное подземное гнездо. Результаты в трех случаях были сходными. Так, первая семья *F. cunicularia* получила 2000 куколок в течение 7 дней. Спустя 10 дней после начала эксперимента муравьи 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 на их территории выросла с 0.5 до 2.0 особей/м²/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 куколок.

В отличие от *F. uralensis*, *F. pratensis* не стали занимать гнездо и территорию субдоминантов, а позволили им действовать на своем кормовом участке после существенного снижения динамической плотности.

В ассоциации с доминированием *F. sanguinea* эти муравьи терпимо относились к семьям субдоминантов, подсаженным на их территорию, до тех пор пока их динамическая плотность не превышала критического уровня. 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 взаимодействия. Так, в одном из экспериментов пытались наращивать численность *Myrmica lobicornis* с помощью куколок-приемышей. Муравьи принимали куколок в течение 4 дней. Затем число особей *F. picea*, которые обычно находились на участке, примыкающем к гнезду вида-инфлюента, возросло с 3-4 до 15-20 муравьев. Они блокировали гнездо *M. lobicornis* и не позволяли им проносить ни куколок, ни пищу. Мечение показало, что здесь действовала постоянная по составу группа рабочих. 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. lobicornis*, 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 вида, наблюдалась в ассоциации с *M. scabrinodis*.

В целом, экспериментальные данные говорят о способности муравьев доминирующих видов активно поддерживать численность подчиненных видов на своей территории на уровне, по-видимому, близком к предельному насыщению. Не исключено, что в основе столь точной оценки численности субдоминантов лежит способность муравьев доминирующих видов к оценке числа объектов (Резникова, Рябко, 1995).

МЕЖВИДОВОЙ СОЦИАЛЬНЫЙ КОНТРОЛЬ

На примере сообществ муравьев была продемонстрирована способность доминирующих видов к активной регуляции численности подчиненных видов, основанная на межвидовой иерархии и сигнализации и названная межвидовым социальным контролем. Возникают вопросы о приложимости гипотезы межвидового социального контроля к сообществам животных других видов, а также о возможных этологических механизмах, которые лежат в основе осуществления этой сложной формы межвидовых отношений. Для ответа на эти вопросы, прежде всего, нужно проанализировать формы взаимодействия, которые "в сумме" составляют межвидовой социальный контроль, и понять, насколько широко они распространены в сообществах животных.

Как упоминалось во введении, муравьев доминирующих и субдоминирующих видов, помимо конкуренции, связывают своеобразные отношения, при которых доминант извлекает выгоду из присутствия

субдоминанта на своей территории. Следуя за более активными и лучше обучаемыми особями вида-разведчика, фуражиры доминанта значительно повышают эффективность своей охотничьей деятельности. Можно полагать, что именно здесь лежит причина тщательно соблюдаемого баланса численности, наблюдаемого в наших экспериментах. Количество умерщвленных или похищенных муравьев и куколок подчиненных видов почти точно соответствует числу “лишних”, то есть появившихся после искусственного наращивания численности. Муравьи как бы “оставляют” на своей территории такое количество особей подчиненных видов, при котором выгода от их присутствия, по-видимому, превышает урон, наносимый ресурсам. Многолетние исследования (Reznikova, 1982, 1999) дают основания заключить, что со стороны доминантов такое взаимодействие носит характер клептопаразитизма, который проявляется в разных вариантах. При более жестких муравьи не только подражают виду-разведчику, но и отнимают добычу, прогоняя фуражиров; при самых мягких они только “похищают навыки”. Последний вариант клептопаразитизма предлагается называть “плагиатом”. В его основе лежит способность животных к дистантному обучению.

Клептопаразитизм, как возможная составляющая межвидового социального контроля, широко распространен в сообществах животных и в последние годы интенсивно исследуется. Вариант жесткого клептопаразитизма получил название “пиратства”. Давление пиратства может быть весьма сильным: настойчивые пираты могут поставить популяцию вида - поставщика на грань краха. Так, гиены похищают до 25% добычи у африканских диких собак, что вынуждает их увеличить время охоты с обычных 3.5 до 12 часов в сутки и приводит к истощению и к стремительному сокращению популяций, обитающих вместе с гиенами на открытой местности (Gorman et al., 1998). У морских звезд *Leptasterias polaris* клептопаразиты 4 видов (другие морские звезды, крабы и брюхоногие моллюски) отнимают 10-20% добычи. Сигналом для пиратов служат характерные позы, принимаемые особями вида-поставщика при откапывании моллюсков из глубокого грунта (Morissette, Himmelman, 2000). Пиратство широко распространено в многовидовых скоплениях птиц. Так, крупные чайки (серебристая, морская, бургомистр) и поморники нападают в воздухе на крачек, чистиков, топорков, отнимают и подхватывают рыбу, которую они несут птенцам (Nelson, 1979). У территориальных видов также остро стоит проблема воровства. Так, самцы колибри тщательно охраняют границы своих фуражировочных территорий, в пределах которых они облетают цветы, добывая нектар. Однако им никогда не удается обезопасить себя от краж нектара как конспецифическими особями, так и представителями других видов колибри (Paton, Carpenter, 1994).

Мягкие варианты клептопаразитизма, базирующиеся на “похищении навыков” (“плагиате”) исследованы главным образом для внутривидовых отношений животных: обучающие и обучаемые стороны получили название “актеров” и “зрителей” (Фабри, 1965; Мешкова, Федорович, 1996). Для межвидовых отношений такая форма взаимодействия изучена крайне слабо, хотя некоторые данные о роли межвидового обучения в многовидовых ассоциациях рыб и птиц, указывают на перспективность этого направления исследований (Мантейфель, 1970; Благосклонов, 1974; Barnard, 1984). Есть основания полагать, что при совместном использовании ресурсов разными видами давление конкуренции ослабляется за счет частичной подмены этой формы отношений клептопаразитизмом, который проявляется в целом более мягко. Естественно, обе эти формы межвидового взаимодействия являются отрицательными.

В исследуемой нами ситуации понадобилось около 25 лет экспериментов для того, чтобы понять, что баланс отрицательных и положительных форм отношений в сообществах муравьев поддерживается за счет реципрокного клептопаразитизма. Результатирующей является своеобразная межвидовая кооперация. Эта, в целом положительная, форма взаимодействия является второй составляющей межвидового социального контроля. Дело в том, что виды-субдоминанты, играющие роль поставщиков при добывании доминантами белковой пищи, переходят к роли клептопаразитов при использовании общих источников углеводного питания. Как показали наши исследования, в ассоциациях с доминированием *Formica* s. str. разные виды муравьев

используют общие популяции мирмекофильных тлей для получения пади. При этом основной вклад в процветание популяций тлей вносят муравьи-доминанты. Только они обладают системой профессиональной специализации трофобионтов, позволяющей путем разделения труда наиболее эффективно охранять и "пасти" тлей. Остальные виды муравьев, обитающие на территории доминантов, так или иначе, присваивают плоды их деятельности на колониях тлей, прибегая к разным по интенсивности формам клептопаразитизма – от косвенного использования потенциала численности общих симбионтов до прямого воровства пади (Резникова, Новгородова, 1998). Эффект от перераспределения инвестиций усиливается тем, что в подобных сообществах мирмекофильные виды тлей претерпевают глубокие поведенческие адаптации, полностью утрачивая защитные реакции (Новгородова, 2002). Примечательно, что максимальное богатство мирмекофильных комплексов тлей, связанных с муравьями (с перепадом числа видов в 3 раза), характерно для центральных частей ареалов доминирующих видов, по сравнению с периферийными (Новгородова, 2002а). Это, в совокупности с другими популяционными характеристиками (Резникова, 1983), говорит о глубоких коадаптационных связях в многовидовых сообществах насекомых, выходящих за рамки взаимодействия в гильдиях.

Итак, для муравьев межвидовой социальный контроль является своеобразным компромиссом между конкуренцией и кооперацией. Можно ожидать наличие данной формы отношений в сообществах других видов животных – в тех ситуациях, когда совместное использование ресурсов создает предпосылки не только для конкуренции, но и для реципрокного клептопаразитизма, то есть для тонкого баланса положительных и отрицательных отношений.

Основными этологическими механизмами, обеспечивающими существование столь сложной формы взаимодействия, являются способности к межвидовой идентификации и распознаванию сигналов, а также к оценке численности потенциальных конкурентов на основании частоты встреч с ними. Эти механизмы не являются уникальными для муравьев. Существование межвидовой иерархии, основанной на распознавании различных, главным образом, агонистических, сигналов описано для разных видов позвоночных животных – от бурундуков (Chappel, 1978) и полевок (Смирин, Шилова, 1989; Осипова, Сербенюк, 1998) до крупных хищников (Palomares, Caro, 1999). Способность животных оценивать число контактов и изменять в соответствии с этим свое территориальное поведение также описана не только для муравьев (Gordon et al., 1993), но и для сообществ ящериц (Stamps, 1987; M' Closkey et al., 1990) и мелких грызунов (Щипанов, 2000).

В целом, гипотеза межвидового социального контроля представляется перспективной для проверки, если выполняются следующие условия в многовидовых сообществах животных: 1) частичное совместное использование ресурсов; 2) интерференция на индивидуальном уровне; 3) межвидовая идентификация и распознавание сигналов; 4) межвидовая иерархия и силовое превосходство доминирующих видов; 5) лабильность пространственно-этологической структуры популяций, допускающая увеличение динамической плотности подчиненных видов; 6) способность доминирующих видов оценивать численность подчиненных по частоте встреч с ними на территории.

Работа поддержана грантом РФФИ 02-04-48386.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Благосклонов К.Н.* 1974. Индивидуальность в поведении мухоловок-пеструшек // Экологические и эволюционные аспекты поведения животных. М.: Наука. С. 119-126.
- Длусский Г.М.* 1967. Муравьи рода *Формика*. М.: Наука. 236 с. – 1974. Строение гнезд у пустынных муравьев // Зоол. журн., Т. 53, №2. С. 224-236. – 1981. Муравьи пустынь. М.: Наука. 230 с.
- Захаров А.А.* 1972. Внутривидовые отношения у муравьев. М.: Наука. 250 с. – 1991. Организация сообществ у муравьев. М.: Наука. 276 с. – 1999. Освоение муравьями биотопов в горах Карконоши // Известия АН. Сер. биол. №6. С. 690-700.

- Мантейфель Б.П., 1970. Значение особенностей поведения животных в их экологии и эволюции // Биологические особенности управления поведением рыб. М.: Наука. С. 12-35.
- Мешкова Н.Н., Федорович Е.Ю. 1996. Ориентировочно-исследовательская деятельность, подражание и игра как психологические механизмы адаптации высших позвоночных к урбанизированной среде // М.: Аргус. 225 с.
- Наумов Н.П., 1977. Биологические (сигнальные) поля и их значение в жизни млекопитающих // Успехи современной териологии. М.: Наука. С. 93-111.
- Новгородова Т.А. 2002. Исследования адаптаций тлей к взаимодействию с муравьями: сравнительный анализ мирмекофильных и немирмекофильных видов // Зоол. журн. Т. 81, №5. С. 589-596. - 2002а. Этологические аспекты взаимодействия муравьев и тлей. Автореф. дисс... канд. биол. наук. Новосибирск, ИсиЭЖ СО РАН. 25 с.
- Осипова О.В., Сербенюк М.А. 1998. Межвидовая социальная система как одна из форм сосуществования полевков рода *Clethrionomys* // Поведение, коммуникация и экология млекопитающих. Сборн. научн. работ / ред. В.Е. Соколов, В.В. Рожнов, М.А. Сербенюк. М.: Наука. С. 32-65.
- Резникова Ж.И., 1975. Неантагонистические отношения муравьев, занимающих сходные экологические ниши // Зоол. журн. Т. 54, №7. С. 1020-1031. - 1979. Формы территориальной организации у лугового муравья // Там же. Т. 58, №10. С. 1490-1499. - 1980. Межвидовая иерархия у муравьев // Там же. Т. 59, №8. С. 1168-1176. - 1983. Межвидовые отношения у муравьев. Новосибирск: Наука. 203 с. - 2001. Межвидовой социальный контроль в сообществах муравьев // ДАН. Сер. биол. Т. 361, №3. С. 428-430.
- Резникова Ж.И., Богатырева О.А., 1984. Индивидуальное поведение муравьев разных видов на кормовом участке // Зоол. журн. Т. 63, №10. С. 1494-1503.
- Резникова Ж.И., Дорошева Е.А. 2000. Влияние рыжих лесных муравьев на поведение жуужелиц: экспериментальные исследования на индивидуальном уровне // ДАН. Сер. биол. Т. 375, №4. С. 571-573.
- Резникова Ж.И., Новгородова Т.А. 1998. Распределение ролей и обмен информацией в рабочих группах муравьев // Успехи соврем. биол. Т. 118, №3. С. 345-356.
- Резникова Ж.И., Рябко Б.Я., 1995. Передача информации о количественных характеристиках объекта у муравьев // Журн. высшей нервной деятельности. Т. 45, №3. С. 500-509.
- Рыбалов Л.Б., Рыбалов Г.Л., Россолимо Т.Е., 1998. Взаимоотношения рыжих лесных муравьев и подстилочных хищников в Костомукшском заповеднике // Успехи соврем. биол. Т. 118, №3. С. 313-323.
- Сейма Ф.А., 1972. Некоторые закономерности пространственного распределения муравьев в биогеоценозах // Зоол. журн. Т. 51, №9. С. 1322-1328.
- Смирин Ю.М., Шилова С.А., 1989. Некоторые черты социального поведения домовых (*Mus musculus*) и лесных (*Apodemus sylvaticus*) мышей при совместном обитании // Зоол. журн. Т. 68, №6. С. 99-110.
- Суворов А.А., 1994. Влияние рыжих лесных муравьев на структуру населения подстилочных беспозвоночных ельников Подмосковья // Особенности животного населения почв Московской области. М.: Наука. С. 74-99.
- Фабри К.Э., 1965. Стадность, манипулирование и подражание в их взаимосвязи у обезьян // Биологические основы подражательной деятельности и стадных форм поведения. М.: Наука. С. 81-90.
- Шилов И.А., 1977. Эколого-физиологические основы популяционных отношений у животных. М.: Наука. 260 с.
- Щипанов Н.А., 2000. Некоторые аспекты популяционной устойчивости мелких млекопитающих // Успехи соврем. биол. Т. 120, №1. С. 73-87.
- Barnard C.J., 1984. The evolution of food-scrounging strategies within and between species // Producers and scroungers: strategies of exploitation and parasitism / Ed. C.J. Barnard. N.-Y.: Chapman & Hall. P. 95-126.
- Brain M.V., 1965. Social Insect populations. L.: Acad. Press. 360 p.
- Brown J.H., Davidson D.V., 1977. Competition between seed-eating rodents and ants in desert ecosystems // Science, N.Y. 1996. P. 80-82.
- Chappell M.A., 1978. Behavioural factors in the altitudinal zonation of chipmunks

- (*Eutamias*) // Ecology. V. 59, N3. P. 565-579.
- Cherix D., Bourne J.D., 1980. A field study on a super-colony of the red wood ants *Formica lugubris* Zett. in relation to other predatory Arthropods (Spiders, Harvestmen and Ants) // Rev. suisse zool. 4. V. 87. P. 955-973.
- Dobrzanska J., 1958. Partition of foraging grounds and modes of conveying information among ants // Acta Biol. V. 18. P. 55-67.
- Gordon M.D., Paul R.E., Thorpe K., 1993. What is the function of encounter patterns in ant colonies? // Anim. Behav. V.45. P. 1083-1100.
- Gorman M.L., Mills M.G., Raath J.P., Speakman J.R., 1998. High hunting costs make African wild dogs vulnerable to kleptoparasitism by hyaenas // Nature (London) V. 391. P. 479-481.
- Greenslade P.J.M., 1971. Interspecific competition and frequency changes among ants in Solomon Islands coconut plantations // J. Anim. Ecol. V. 8, N2. P. 323-352.
- Gridina T.I., 1990. Influence of *Formica polyctena* Foerst. (Hymenoptera, Formicidae) on the distribution of predatory arthropods in forest ecosystems // Memorabilia zoologica. Warsawa. V. 44, N1-6. P. 21-36.
- Higashi S., 1979. Polygyny, nest building and internest mixture of individuals in *Formica (Serviformica) japonica* Motschulsky at Ishikari Shore // Kontyu. V. 47, N3. P. 381-389.
- Inouye D.W., 1978. Resource partitioning in bumble bees: experimental studies of foraging behaviour // Ecology. V. 59. P. 672-678.
- Hamilton W.D., 1964. The genetical theory of social behaviour (1,2) // J. theor. Biol. V. 7. P. 1-16, 17-32.
- Hölldobler B., Wilson E., 1990. The Ants. Cambridge, Massachusetts: The Belknap Press. Harvard Univ. Press. 780 p.
- Kaczmarek W., 1953. Badania nad zespolani mrowek lesnych // Ecol. Pol. V. 1, N2. P. 69-96.
- Kondoh H., 1968. Bioeconomic studies on the colony of an ant species, *Formica japonica* Motschulsky, 1: Nest structure and seasonal change of the colony members // Japan. J. Ecol. V.18, N3. P. 124-133.
- M' Closkey R.T., Szpak Ch.P., Deslippe R.J., 1990. Experimental assessment of factors affecting the distribution of adult female tree lizards // Oikos. V. 59. P. 183-188.
- Morisette S., Himmelman J.H., 2000. Subtidal food thieves: interaction of four invertebrate kleptoparasites with the sea star *Leptasterias polaris* // Animal Behav. V. 60. P. 531-543.
- Nelson B., 1979 Seabirds, their biology and ecology. N.-Y.: A. & W. Publishers. 380 p.
- Palomares F., Caro T.M. 1999. Interspecific killing among mammalian carnivores // Amer. Naturalist. V. 153. P. 492-508.
- Paton D.C., Carpenter F.L., 1994. Peripheral foraging by territorial rufous hummingbirds: defense by exploitation // Ecology. V. 65. P. 1808-1819.
- Pianka E.R., 1987. Waiting for the apple to fall, or pooling our brainpower // Bull. Ecol. Soc. America. V. 68. P. 12-13.
- Pisarski B., 1973. Les principes d'organisation des colonies polycaliques des fourmis // Proc. VII Congr. IUSSI. L. P. 311-316.
- Pontin A.J., 1961. Population stabilization and competition between between the ants *Lasius flavus* and *L. niger* // J. Anim. Ecol. V. 30. P. 47-54.
- Poulin R., Grutter, A.S., 1996. Cleaning symbioses: proximate and adaptive explanations // BioScience. V. 46, N7. P. 512-517.
- Reznikova Zh.I., 1982. Interspecific communication between ants // Behaviour. V. 80, N1-2. P. 84-95. - 1994. The original pattern of management in ant communities: interspecies social control // Proc. VI Internat. Congress of Ecology. Manchester. P. 27-28. - 1996. The reverse side of mutualism in ant communities: interspecies social control // Proc. V Internat. Congress of Systematic and Evolutionary Biology. Budapest. p. 53. - 1999. Ethological mechanisms of population dynamics in species ant communities // Russian Ecol. J. V. 30, N3. P. 187-197. - 2000. Ants diversity and community structure in Western Siberia and Kazakhstan // Biodiversity and dynamics of ecosystems in North Eurasia. V. 3: Diversity of the Fauna of North Eurasia. Novosibirsk: Nauka. P. 90-93.
- Rosengren R., 1969. Notes regarding the growth of a polycalic nest system in *Formica uralensis* Ruzsky // Notul. Entomol. V. 49. P. 211-230.
- Sapp J., 1994. Evolution by association: a history of symbiosis. Oxford Univ. Press, 255 p.

- Savolainen R., Vepsalainen K., 1988. A competition hierarchy among boreal ants : impact on resource partitioning and community structure // Oikos. V. 51. P. 135-155.*
- Stamps J.A., 1987. Conspecifics as cues to territory quality: a preference of juvenile lizards (*Anolis aeneus*) for previously used territories // Amer. Nat. V. 129. P. 629-642.*
- Stanton M.L., Palmer T.M., Young T.P., Evans A., Turner M.L., 1999. Sterilization and canopy modification of a swollen thorn acacia tree by a plant - ant // Nature. V. 401. P. 578-584.*
- Weeks P., 2000. Red-billed oxpeckers: vampires or ticklebirds? // Behavioral Ecology. V. 11, N2. P. 154-160.*

Summary

A hypothesis about new form of species inter-relations is advanced, basing on long term field experiments. This form of active and precise adjust of population number of subdominant species from the direction of dominants, is named "interspecies social control" and based on a balance between competition and cooperation. In this case, cooperation is a result of reciprocal parasitism. On the one hand, dominant species maintain subdominants' density at a certain level which allows avoiding conflicts and depletion of resources and, at the same time, using them as "scouts" when searching for food and thus increasing effectiveness of hunting. On the other hand, the subdominant species steal honeydew from aphids' populations tended by the dominants. These sophisticated inter-relations are based on interspecies communication.

2006:03:08