

Методы исследования поведения и межвидовых отношений муравьёв в полевых условиях

Methods for field studies of behaviour and interspecies relations in ants

Ж.И. Резникова
Zh.I. Reznikova

Институт систематики и экологии животных СО РАН, ул. Фрунзе 11, Новосибирск 630091 Россия. E-mail: zhanna@reznikova.net.
Institute of Systematics and Ecology of Animals, Russian Academy of Sciences, Siberian Branch, Frunze str. 11, Novosibirsk 630091 Russia.

Ключевые слова: методы полевой поведенческой экологии, межвидовые отношения муравьёв, межвидовая иерархия, ярусная стратификация, лабиринты, охотничья деятельность, поисковая активность.

Key words: methods of field behavioural ecology, ants' interspecies relations, interspecies hierarchy, stratification of tiers, mazes, hunting activity, exploratory activity.

Резюме. Разработана система оригинальных полевых экспериментов и наблюдений, обеспечивающая оперативное комплексное исследование функциональной структуры многовидовых сообществ муравьёв. Методы, основанные на подходах поведенческой экологии, включают: сопоставление этограмм и количественное описание индивидуальных поисковых траекторий; исследование ярусной стратификации муравьёв с помощью кормушек, расположенных вертикальными сериями; изучение исследовательской и поисковой активности муравьёв с помощью различных лабиринтов и моделей, имитирующих детали ландшафта; автоматический учёт приносимой в гнездо добычи; транспланационные эксперименты, основанные на методе адаптации куколок-«приёмышей». Применение комплекса описанных методов позволило впервые описать межвидовую иерархию, межвидовое социальное обучение, межвидовую кооперацию и межвидовой социальный контроль у муравьёв.

Abstract. A set of original field behavioural methods for studying interspecies interactions in ant assemblages is provided. Here all methods are integrated in order to provide behavioural ecologists and myrmecologists with a complex tool capable of revealing functional diversity, community structure and behavioural mechanisms of competition, and cooperation within ant assemblages. The methods described include the quantitative description of individual searching trajectories, baiting observations in different landscape strata, records of searching activity in different kinds of mazes placed on ants' feeding territories, transplantation experiments with adopted pupae, investigation of ants' hunting activity by means of specific devices for automatic collection of food items, and examination of ants' explorative activity by means of models simulating natural parts of landscapes. The use of these methods allows one to discover interspecies hierarchy in an ant community, as well as interspecies social learning, and interspecies social control.

Муравьи являются одной из «инженерных» групп в сообществах, оказывая существенное воздействие на пространственное распределение и

поведение многих видов не только беспозвоночных, но и позвоночных животных. Многовидовые ассоциации муравьёв являются важным компонентом почти всех наземных биоценозов. В научной литературе приводится немало впечатляющих оценок биомассы муравьёв, в сравнении с другими компонентами экосистем. Например, в дождевых лесах Амазонки биомасса всех муравьёв (сухой вес) примерно в 4 раза превышает биомассу всех позвоночных — птиц, млекопитающих, рептилий и амфибий [Hölldobler, Wilson, 1995]. В целом, по интегральным оценкам, муравьи вместе с термитами имеют большую биомассу и трансформируют большее количество энергии, чем птицы и рептилии вместе взятые; они перерабатывают больше почвы, чем дождевые черви, и стимулируют почвообразовательные процессы и расселение растений. Хорошо известна роль муравьёв как наиболее массовых и широко распространённых хищников среди беспозвоночных. Вполне оправдан интерес экологов к исследованию функциональной структуры многовидовых сообществ муравьёв. Являясь ключевым элементом сообществ во многих наземных экосистемах, многовидовые ассоциации муравьёв обладают внутренней пространственно-временной организацией, без познания которой исследование взаимодействия этих насекомых с другими видами беспозвоночных и позвоночных животных не даёт полного представления о функциональных связях в исследуемой экосистеме.

В ходе многолетних исследований этологических механизмов межвидовых отношений муравьёв, автором были разработаны оригинальные методы исследований, позволяющие в полевых условиях оперативно получить системные представления о функциональной организации многовидовых ассоциаций муравьёв. Эти методы представляют интерес не только для мирмекологов, но и для широкого

круга зоологов, работающих в сфере поведенческой экологии. Их применение не требует специальной подготовки и, вместе с тем, даёт возможность получить достаточно полное представление о пространственно-временной структуре многовидовых сообществ муравьёв. Некоторые из описанных методов могут быть с успехом применены (или модифицированы) для исследования поведения других наземных беспозвоночных и мелких позвоночных животных. В данной статье впервые описана единая система оригинальных методов, позволяющих проводить оперативное комплексное исследование поведения и межвидовых отношений муравьёв.

Исследование поведения муравьёв с помощью сопоставления этограмм и параметров индивидуальных траекторий

Этограммы: задачи и используемые понятия. Прежде, чем выявлять причинно-следственную структуру поведения и этологические механизмы абиотических и биотических связей исследуемых видов, необходимо составить представление о повседневном поведении особей. Одна из первых задач исследователя состоит в том, чтобы единый сложный «поток поведения» разбить на элементы, поддающиеся описанию и сопоставлению. Сложность задачи заключается в том, что континuum поведенческих реакций может быть разбит на составляющие элементы множеством различных способов. Можно его разбить на единицы одного ранга или на иерархически организованные единицы разных рангов. На основе классической схемы объективного описания поведения [Tinbergen, 1942], Е.Н. Панов [1978] предложил следующую структуру интеграции поведенческих актов:

I уровень — последовательность отдельных телодвижений и поз;

II уровень — последовательность комплексов таких телодвижений, совершаемых единовременно;

III уровень — различные типы локомоций;

IV уровень — ансамбли кормового, комфорtnого, территориального поведения;

V уровень — стадии годового цикла.

Метод составления и сопоставления этограмм основан на описании поведения, главным образом, первых трёх уровней. Это один из универсальных и базовых методов в этологии, который применяется к самым разным животным, от муравья до слона. В исследовании поведения муравьёв метод этограмм позволяет выявлять и сопоставлять характеристики поведения членов разных каст в семье, разных функциональных групп в семье (например, сборщики пади, активные фуражиры) и представителей разных «профессий» в этих функциональных группах (например, среди сборщиков пади — «пастухи», «сторожа», «транспортировщики»). У некоторых видов функционирование семьи основано на

глубокой профессиональной специализации особей — таковы, например, представители *Formica* s.str. [Резникова, Новгородова, 1998; Новгородова, 2008]. У ряда видов внегнездовые рабочие особи многофункциональны, и они могут переключаться на выполнение разных задач — примером могут служить муравьи рода *Mutilla* [Пантелеева, 2004]. При сопоставлении этограмм разных видов следует учитывать видотипические различия в функциональной организации семей и стараться сравнивать поведение особей, выполняющих сходные функции.

Поскольку индивидуальная вариабельность поведения даже членов одной «профессиональной» группы, как правило, высока, необходимо большое число повторных наблюдений. Для наблюдений за отдельными особями их нужно предварительно пометить. Идея применения групповой и индивидуальной метки для удобства наблюдения за муравьями восходит к классической работе Джона Леббока «Муравьи, пчёлы и осы. Опыт наблюдения за нравами общественных перепончатокрылых» [Lubbock, 1882]. Групповое мечение муравьёв забавно описано в «Записных книжках» Марка Твена, где он, ссылаясь на опыты Леббока, исследовал «религиозные предпочтения» муравьёв, помеченных разными цветами, и устремляющихся к моделям храмов разных конфессий. Вывод, как помнит читатель, состоял в том, что муравьи устремляются в тот храм, где им дают сахар.

Исследователи поведения муравьёв, в лаборатории и в поле, метят их каплями краски разных цветов (чаще используют нитрокраску), нанося на разные части тела (грудь, голову, брюшко) так, чтобы сочетания цветов могли при необходимости служить кодовой меткой. В полевых условиях массовое мечение муравьёв на их фуражировочных дорогах или в местах массовых скоплений (например, на кормушках) не представляет затруднений. Однако очень трудно в поле поймать (к тому же не травмируя), пометить и отпустить на то же место определённого бегущего муравья, если именно он нужен для дальнейших наблюдений. Для этой цели автором [Резникова, 1977] был предложен простой способ: бегущего муравья накрывают колбочкой (стандартная колбочка-«пирамидка»), в дне которой прорезано отверстие. Муравей продолжает свой бег по кольцу, образованному в дне колбочки. Там его можно взять, пометить и отпустить в то же место, где он был пойман (рис. 1).

Для наблюдений за муравьями на индивидуальном уровне в качестве элементарной единицы описания выделяют «элементы поведения», то есть, элементарные двигательные акты и позы. Для последующего описания поведения нужно упорядочить применение понятий, относящихся к проявлению индивидуальных реакций. Следует отметить, что до сих пор в этологической литературе существует необходимость в упорядочивании терминов, используемых в описании поведения животных

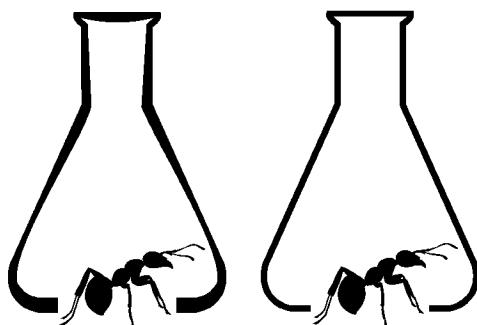


Рис. 1. Колба с прорезанным в дне отверстием для поимки и индивидуального мечения муравьёв на кормовом участке.

Fig. 1. Small glass conus with a hole in the bottom for catching and individually labeling of ants on their feeding territory.

[Резникова и др., 2009]. *Поведенческой последовательностью* мы называем произвольный набор последовательно совершаемых элементов поведения. Примером высоко изменчивой поведенческой последовательности у животных (в частности, у муравьёв) является поисковое поведение. Более или менее упорядоченные последовательности можно рассматривать в качестве *поведенческих ансамблей*. В поведении муравьёв примерами могут служить ориентировочные окологнездовые выходы, законченные охотничьи рейды, транспортировка расплода, выпрашивание и получение капли пади. Устойчиво повторяющиеся «цепочки» элементов поведения в последовательностях выделяют в качестве поведенческих стереотипов. Проявление стереотипов в контексте поведения носит вероятностный характер: отдельные элементы могут выпадать или, наоборот, повторяться, они также могут быть «разбавлены» элементами поведения, не относящимися к данному стереотипу («шумом»). Отметим, что если поведенческие ансамбли высоко стереотипны, то «поведенческие ансамбли» и «поведенческие стереотипы» могут совпасть. *Фиксированным комплексом* (ФКД) действий мы, вслед за этологами классической школы, называем генетически обусловленные последовательности поведенческих элементов, постоянные по составу и по порядку совершения. Примерами могут служить ФКД захвата добычи, спаривания, чистки различных органов. Стартуя по принципу «спускового крючка» в ответ на воздействие ключевого стимула, ФКД разворачивается как единая серия действий, вплоть до завершающего акта. От стереотипа ФКД отличается не только высокой «связностью» элементов, но и тем, что он является неделимым: если старт состоялся, то ФКД дойдет до конца. В качестве примера можно привести «атаку на скоком» у *Myrmica rubra* при охоте на ногохвосток: контакт с жертвой, «напрыгивание» сверху, схватывание мандибулами и умерщвление жалом. Начавшись, последовательность доходит до конца: если жертва выскользывает, муравей щёлкает мандибулами вхолостую и затем подгибает брюшко, делая соответствующее движение жалом [Резникова, Пантелеева,

2005]. Подобных примеров немало в этологической литературе. Например, скворец «добивает» не пойманную муху ударом о веточку [Лоренц, 1970]. Поведенческий стереотип может включать в себя ФКД. От поведенческой последовательности поведенческий стереотип отличается «связностью», некоторых своих элементов. Иными словами, если в поведенческой последовательности присутствуют «цепочки» элементов с более или менее явно выраженной взаимозависимостью, то можно говорить о наличии стереотипа. Как стереотипы, так и ФКД могут быть специфичными для вида, поэтому они иногда используются в качестве диагностических признаков при определении вида. В этологии классическими примерами высоко стереотипного поведения являются устойчивые последовательности элементов при ухаживании и спаривании. Отметим, что стереотипы могут включать элементы, основанные на приобретённом опыте, стольочно «встроенные» в поведение индивида, что их трудно отличить от генетически детерминированных. Если «доводка» стереотипов путём приобретения опыта совершается в контексте однотипных «диалогов» между средой и членами одного вида, то в итоге получается *видовой стереотип поведения*. Понятие видового стереотипа поведения было введено А.Н. Промтловым [1940] для описания поведения птиц. Предложенное нами [Резникова и др., 2009] соподчинение понятий разного уровня представляется удобным для описания индивидуального поведения животных, в частности муравьёв.

Регистрационные элементы и их фиксация.

В исследованиях, посвящённых поведению муравьёв, существует некоторый разнобой в выделении регистрационных единиц: от отдельных поз (раскрытие мандибул, сжатие мандибул, приподнимание добычи) до поведенческих ансамблей (ход за расплодом, уход за самкой). Элементы разных уровней нередко смешиваются в едином описании. Мы предлагаем [Пантелеева и др., 2009] выделять в качестве регистрационных элементов единицы поведения II уровня — несложные блоки локомоторий (бег, транспортировка добычи, обследование травостоя) и поз (резкий поворот на месте, ощупывание травостоя). Для фиксации элементов поведения муравьёв (и других животных) в поле или в лаборатории исследователю нужно разработать удобную для него систему регистрационных единиц (значки, буквы или их сочетания). Используя диктофон, можно параллельно фиксировать и наблюдаемый элемент поведения, и время, затрачиваемое муравьём на его осуществление. Так, если выбрать точность фиксации времени 5 с, то можно сопровождать запись 5-секундным повторением непрерывающихся актов. Например, если муравей спокойно бежит 15 с, останавливается на 2 с, и опять 10 с бежит, то запись будет выглядеть так: ББОББ. Здесь Б — бег, О — остановка, поскольку точность фиксации времени 5 с, то остановка на 2 с выглядит как одно повторение в протоколе. Запись одно-

временно отражает и разнообразие поведенческих актов, и время, затраченное на их выполнение.

В зависимости от поставленной задачи, может потребоваться и разная степень детализации наблюдений. Так, для сопоставления поведения лугового и прыткого степного муравья в естественных условиях в работе Резниковой и Богатыревой [1984] использованы следующие элементы поведения:

1. Бежит по прямой.
2. Перемещается плавными зигзагами.
3. Бежит с кратковременными остановками («бег пунктиром»).
4. Резко поворачивает.
5. Останавливается, поднимаясь на передних ногах.
6. Подробно обследует небольшие участки субстрата.
7. Стоит неподвижно.
8. Ощупывает предметы антеннами.
9. Стоит и шевелит антеннами.
10. Оглядывается.
11. Взбирается на возвышения и оглядывается.
12. Обследует травостой.
13. Переирается через травинки.
14. Находит добычу.
15. Умерщвляет добычу.
16. Транспортирует добычу.
17. Соприкасается антеннами с другим муравьём.
18. Избегает контакта с другим муравьём.
19. Трофаллаксис.
20. Стычка.
21. Чистит антенны.
22. Чистит тело и ноги.

В этом списке перечислены только наиболее общие элементы активности. Для специфических реакций, в частности связанных с контактами муравьёв с симбионтами, конкурентами и добычей, составляют отдельные списки.

Зафиксированные элементы поведения были усреднены для больших групп муравьёв каждого вида, выполняющих сходные функции (активная фуражировка, сбор пади) и сгруппированы по поведенческим ансамблиям. Сравнивались усреднённые доли времени, затраченные муравьями на разные элементы поведения, а также относительная частота появления разных элементов поведения в этограммах. В данном случае, при сопоставлении поведения видов, относящихся к разным подродам рода *Formica*, оказалось, что поведение муравьёв зависит в большей степени от функции, выполняемой муравьём в семье, чем от его видовой принадлежности. Так, поведение сборщиков пади, принадлежащих к разным видам, различалось меньше, чем поведение сборщиков пади и активных фуражиров в одной семье [Резникова, Богатырева, 1984].

Для сопоставления поведения членов разных «профессиональных» групп у разных видов муравьёв Т.А. Новгородовой [2008] были выбраны следующие элементы поведения: 1) сбор пади; 2) «отдых»; 3) чистка; 4) трофаллаксис; 5) контакт муравьёв; 6) поза «настороже»; 7) поза агрессии; 8) насекомые на раздражающие объекты; 9) исследовательская активность; 10) переход на другие колонии тлей в пределах кормового растения; 11) резкие пробежки вдоль колонии; 12) вибрация брюшком.

Здесь также не фигурируют элементы поведения, связанные непосредственно с уходом за тлями. Сравнение долей времени, затраченных на выполнение перечисленных элементов поведения, позво-

лило описать «профессиональные профили» для исследуемых видов и выявить глубину «профессиональной специализации» у разных видов муравьёв.

Параметры индивидуальных траекторий.

Количественная оценка траекторий муравьёв была впервые предложена в начале 1980-х [Резникова, 1983]. Этот метод позволяет сравнить характер поведения на кормовом участке и способы «обработки» территории у представителей разных функциональных групп в семье и у разных видов. Так, муравьи могут передвигаться по кормовому участку широким «челноком», или, передвигаясь по прямой, периодически останавливаются и тщательно обследовать небольшие участки. В поведенческой экологии это соответствует тактикам «косильщика» и «копателя», характерным для животных разных видов при поиске пищи [обзор см. Резникова, 2000]. По сравнению с методами, применявшимися позднее для оценки траекторий муравьёв [Fourcassié et al., 1992] и пчёл [Riley, Smith, 2002], включающими только параметры общей длины траектории и её отклонения от оси, предложенный нами метод анализа траекторий даёт более информативное и детальное представление о видовых характеристиках траекторий и их изменениях под воздействием различных факторов [Reznikova, Dorosheva, 2004; Дорошева, Резникова, 2006а, б].

Наблюдения за траекториями муравьёв в полевых условиях требуют предварительной разметки участка. Его разбивают на квадраты со стороной 1 м. Муравьёв, посещающих данный участок, предварительно метят. Для описания траекторий используются следующие параметры: 1) отдаление — расстояние от гнезда (или заменяющей его исходной для муравья точки) до наиболее удалённой точки траектории; 2) коэффициент извилистости (КИ) — отношение отдаления к общей длине пробега (высокие значения КИ, близкие к единице, показывают, что траектория близка к прямой); 3) отношение числа самопересечений траектории к общей длине пробега; 4) максимальная ширина охвата участка траекторией; 5) площадь охвата участка траекторией; 6) амплитуда отклонения траектории от «оси», то есть, от прямой, проведённой от гнезда до наиболее удалённой от него точки (среднее из 10 измерений, проведённых на равном расстоянии). Все эти параметры измеряют на плане участка.

Применение этой методики к описанию траекторий муравьёв позволило получить интересные сравнительные результаты [Резникова, Богатырева, 1984]. В частности, оказалось, что у прыткого степного муравья *Formica cunicularia* конфигурации траекторий наиболее изменчивы у активных фуражиров. Траектории у них отличаются большой извилистостью ($0,11 \pm 0,07$), тогда как у сборщиков пади КИ близок к 1. Во время охоты наблюдается и наибольшая площадь охвата территории — $9,6 \pm 2,3 \text{ м}^2$ (при сборе пади $1,2 \pm 0,6 \text{ м}^2$) и максимальная амплитуда отклонения от прямой (соответственно, $2,3 \pm 0,2 \text{ м}$ и $0,7 \pm 0,08 \text{ м}$).

Отметим, что количественное описание траекторий может быть применено и к другим насекомым, если требуется оценить изменения в их поведении. Так, этот метод позволил описать изменения характера траекторий жужелиц вблизи фуражировочных дорог муравьёв и сделать предположения о поведенческих стратегиях, позволяющих жукам избегать столкновений с муравьями [Дорошева, Резникова, 2006а, б].

Изучение поисковой и «информационной» активности муравьёв

Сравнительное изучение поисковой активности муравьёв основано на способностях представителей разных видов и разных функциональных групп в семье решать задачи, связанные с поиском пищи в сложных ситуациях. Для оперативной количественной оценки поисковой активности в полевых условиях были разработаны лабиринты, позволяющие судить о поисковых способностях муравьёв по скорости расстаскивания приманки. Использование лабиринтов позволяет оценивать и «информационную» активность муравьёв, основанную на прямой или косвенной передаче сигналов при внутреннем и межвидовом социальном обучении.

«Лабиринт-сектороид» основан на принципе поиска животными обходного пути [Резникова, 2005]. В один из секторов помещаются кусочки белковой приманки. В качестве примера использования сектороида в полевых исследованиях можно привести эксперимент, в котором исследовалось межвидовое социальное обучение у муравьёв [Резникова, 1975]. Под социальным обучением понимается форма обучения, основанная на подражании. Межвидовое социальное обучение для муравьёв было описано впервые [Reznikova, 1982, 2007; Резникова, 2007]. В полевых экспериментах сравнивали скорость обучения при отыскании пищи у фуражиров прыткого степного муравья, которые выступали в роли «актёров», и у особей лугового муравья — «зрителей» (рис. 2). Ранее было выяснено, что прыткий степной муравей *Formica cunicularia glauca* селится на территории доминирующего в сообществе лугового муравья *F. pratensis*. Обладая значительно более гибким и проворным поведением, *F. cunicularia* первым находит добычу, часто ворует её у доминанта, следя сверху, со стеблей трав, за фуражирами этого более крупного, сильного и многочисленного вида. Фуражиры *F. pratensis* не столь проворны, но они могут быстро организовать групповую транспортировку добычи в своё гнездо по дорогам, отгоняя всех возможных конкурентов.

Эксперименты проводились на кормовом участке лугового муравья. Вблизи окончаний фуражировочных дорог, то есть в «охотничьей зоне» кормовой территории, были выбраны площадки,

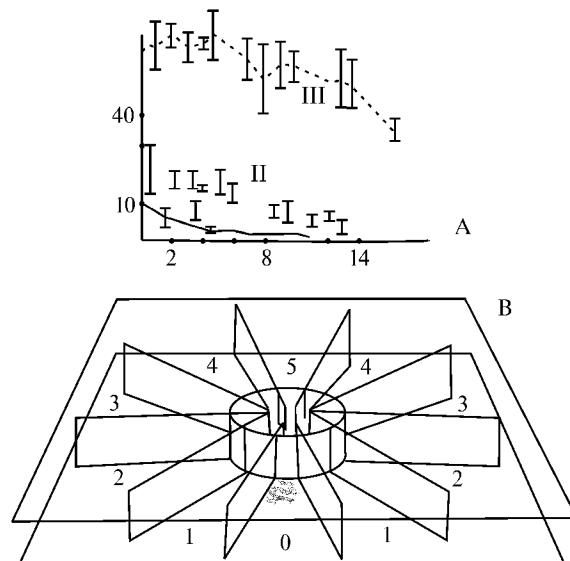


Рис. 2. Лабиринт-сектороид для изучения информационных взаимодействий муравьёв разных видов на кормовом участке. А — изменение числа ошибок при поиске пищи у муравьёв-субдоминантов (нижняя кривая), доминантов (верхняя кривая) и доминантов, имеющих возможность наблюдать за действиями «вида-разведчика» (средняя кривая). В — лабиринт с белковой приманкой в одном из секторов.

Fig. 2. Circular maze for studying informative interaction of different ant species on their feeding territories. A — The change of the number of errors during the training: subdominant scouting species (lower curve), dominant species (top curve), dominant species watching how members of scouting species solve a problem (medium curve). B — circular maze with the bait in one of the sectors.

на которых располагались сектороиды. Путём непрерывных наблюдений фиксировали, в каких секторах побывал каждый муравей, прежде чем вытащить кусочек пищи. Угол между сектором, в который зашёл муравей, и сектором с приманкой, можно назвать «сектором ошибки». В первый раз муравьи наталкивались на приманку случайно. Результаты их поисков при повторных посещениях оценивались в баллах: чем шире сектор ошибки, тем больше баллов. В сумму ошибок входили и повторные посещения секторов. Мечение показало, что каждую площадку посещала постоянная по составу группа — около 10 особей лугового муравья и 2–3 особи прыткого степного муравья. Оказалось, что фуражиры прыткого степного муравья уже через 10 мин. после начала наблюдений находили приманку и быстро её расстаскивали. В случае ошибок они обегали кругом и попадали в нужный сектор. После третьего–четвёртого посещения большинство муравьёв этого вида набирали не более 3–5 баллов (нижняя кривая на рис. 2). Напротив, особи лугового муравья в течение часа, а то и двух, блуждали по секторам и лишь случайно натыкались на пищу. В дальнейшем их поиски упорядочивались, но сумма ошибок и позднее составляла в среднем не менее 30 баллов (верхняя кривая). Если же они имели возможность контакта с «видом-разведчиком», то

в первые 40–50 мин. они вообще не трогали приманку, позволяя её растигивать фуражирам прыткого степного муравья. Всё это время 3–4 особи лугового муравья находились вблизи нужного сектора, наблюдая за действиями особей вида-разведчика. Затем они отгоняли их и начинали растигивать приманку сами (средняя кривая). Так, было продемонстрировано, что муравьи способны перенимать рациональный путь к пище путём межвидового дистанционного обучения. В данном случае речь идёт о своеобразном «информационном» взаимодействии, при котором намеренной передачи сигналов не происходит, а имеет место, так называемая, «публичная информация», сопровождающая межвидовое социальное обучение [Reznikova, 2007].

«Круговые лабиринты» удобны тем, что можно по шагам увеличивать сложность задачи. Они могут быть использованы как для детальных наблюдений, так и для «тотальной» оценки поисковой активности муравьёв на территории целого сообщества. В этом случае используют до сотни лабиринтов [Резникова, 1980, 1983]. Лабиринт первой сложности представляет собой цилиндр с одним входом, накрытый прозрачной крышкой (составлено, не лабиринт, а коробочка). Лабиринт второй сложности — два цилиндра, вставленных один в другой, с входами, ориентированными в противоположные стороны. Третья и четвертая степени сложности — соответственно, 3 и 4 цилиндра. На рис. 3 изображён лабиринт 3-й сложности, и в нём индивидуально помеченный муравей. Круговые лабиринты были впервые предложены и применены для исследования межвидового обучения и межвидовой кооперации у муравьёв *Formica s. str.* и *Serviformica* [Stebaev, Reznikova, 1972; Резникова, 1971, 1975].

Для «тотального» учёта поисковой активности муравьёв разных видов в сообществе 100 лабиринтов с приманкой расставляли на кормовой территории муравьёв через каждые 4 метра. Несколько



Круговые лабиринты, установленные в полевых условиях. Обычно лабиринты расставляются на поверхности почвы. В этом варианте эксперимента они установлены на разной высоте (1970 г.).

Mazes in the field. Usually, they are placed on surface, here they are placed on the shank.

наблюдателей, обходя последовательно лабиринты, раз в 10 минут регистрировали, сколько из 20 кусочков приманки оставалось в лабиринте и сколько муравьёв каждого вида удалось в нём заметить. В течение дня проводили до 20 таких учётов. Для каждой точки составляли графики скорости рас-



A



B

Рис. 3. Индивидуально помеченный муравей в круговом лабиринте: общий вид (А) и крупный план (В). Фото С.Н. Пантелейевой.

Fig. 3. An individually labeled ant within a maze: overall picture (A), close-up (B). Photo by S. Panteleeva.

таскивания приманки муравьями. Вначале такие учёты проводили, используя лабиринты первой сложности, затем задачу усложняли, меняя лабиринты через 2–3 дня.

Так было выявлено, что виды-доминанты (в частности, луговой муравей *Formica pratensis*, доминирующий в степном сообществе) пользуются «услугами» живущих на их территории более проворных, но не способных к групповой транспортировке и не столь агрессивных видов, используя их в качестве «разведчиков». Фуражиры вида-доминанта посещают лабиринты на тех участках, где у них больше шансов встретиться с видом-«разведчиком». Усвоив способ проникновения в лабиринты, фуражиры доминирующего вида прогоняют «разведчиков» и транспортируют приманку в своё гнездо. В разных частях ареала *F. pratensis* подобные отношения были выявлены у этого вида с *F. cunicularia glauca* и *F. rufibarbis* [Резникова, 1983]; кроме того, такое взаимодействие было обнаружено у *F. uralensis* и *F. picea* [Резникова, 1971, Stebaev, Reznikova, 1972].

Т.А. Новгородова [2006] применила круговой лабиринт второй сложности для исследования различий в поисковой активности представителей разных «профессий» в функциональной группе сборщиков пади у лугового муравья. Лабиринт был устроен как препятствие на пути к колонии тлей, помещённой в центр. Поведение муравьёв разных профессий при столкновении с преградой существенно отличалось. «Пастухи» либо поворачивали к гнезду, возвращаясь через некоторое время, чтобы повторить попытку, либо курсировали вокруг. Самостоятельно решить поставленную задачу и попасть на колонию удалось только «сторожам». При встрече с преградой они сразу пытались преодолеть лабиринт и быстро достигали цели, причём при повторном посещении они затрачивали меньше времени на достижение цели. Примечательно, что «пастухи» попадали на колонию только после антеннального контакта с одним из сторожей. Такие, предположительно «информированные», муравьи вели себя в лабиринте уверенно. Таким образом, круговые лабиринты, также как и сектороиды, позволяют судить не только о поисковой, но и об «информационной» активности муравьёв в условиях полевых экспериментов.

Оценка исследовательской активности муравьёв

Исследовательское поведение является одним из наиболее выразительных показателей психических возможностей животных. Многие этологи склонны рассматривать его как фундамент всего поведения. Эта форма поведения изучалась, главным образом, у позвоночных животных, однако, и у беспозвоночных она, несомненно, есть. Более полувека назад был описан феномен «скрытого обучения» у тараканов [Verron, 1952]. Насекомых ос-

тавляли наедине с лабиринтом, покрытым стеклянной пластинкой, в который они не могли войти. Затем их помещали внутрь лабиринта и обучали находить из него выход. Оказалось, что тараканы, которые имели возможность ознакомиться с лабиринтом, осматривая его сверху, ориентируются быстрее, чем те, которые его не видели. Это означает, что насекомые самостоятельно составили себе «познавательную карту» лабиринта. Такое «бескорыстное» обучение основано на исследовательском поведении.

Для количественной оценки исследовательского поведения муравьёв была разработана методика полевых экспериментов, позволяющая сравнить исследовательскую активность муравьёв разных видов по количественным показателям [Резникова, 1983, 2005]. Отметим, что в компактном виде такая методика может использоваться и в лаборатории. За основу взяты учёты времени пребывания насекомых на моделях, имитирующих разные природные ситуации. Муравьи в поисках пищи обыскивают разного рода укрытия, неровности почвы, травостоя или ведут поиск на открытых участках. Новые предметы, появляющиеся на территории, вызывают у них исследовательскую реакцию.

Мы использовали модели, имитирующие природные ситуации, с которыми сталкиваются муравьи: подземные ходы, расщелины между камнями, неровности почвы, толщу травостоя. Можно выделить такие показатели, поддающиеся измерению и сравнению, как уровень исследовательской активности (то есть доля муравьёв, проявляющих интерес к новым предметам, от общего числа муравьёв, появляющихся на моделях) и специфика исследовательской активности (то есть её направленность на предметы, соответствующие определённым природным ситуациям).

В периферийной зоне кормовой территории доминирующего вида выставлялась установка, состоящая из сборных арен размером 0,5 × 0,5 м (рис. 4). На арену первого яруса муравьи могут попасть по мостикам, на арену второго яруса — по тонким стержням, подвешенным на крючках. Использовались следующие модели:

- 1) лабиринты, имитирующие подземные ходы, укреплённые под «полом» арены;
- 2) параллельные пластины, имитирующие расщелины между камнями;
- 3) «щётки», имитирующие толщу травостоя («стеблями» служили пластиковые «соломки», вставленные в бруски пенопласта).

После установки арен на кормовом участке муравьёв им сначала просто предлагали приманки с сиропом и белковой пищей на открытой поверхности арен, без моделей. Открыто расположенная приманка привлекала фуражиров муравьёв разных видов. Спустя три дня после того, как муравьи начинали посещать арены, приманку убирали, на чистые арены помещали все модели одновременно, расставляя их в шахматном порядке, и про-

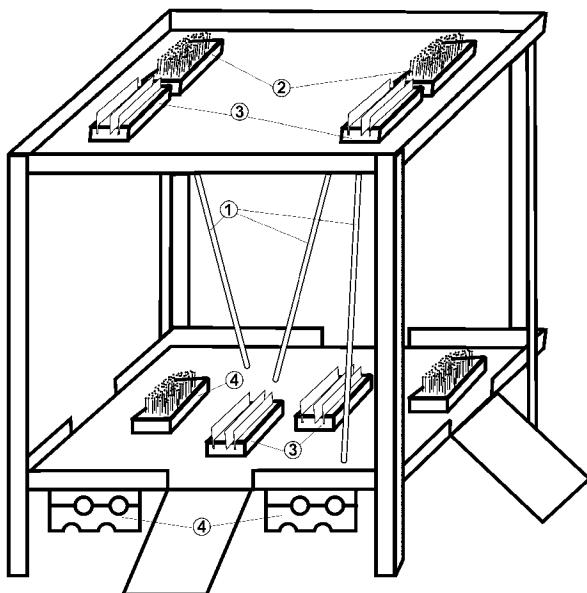


Рис. 4. Экспериментальная установка для изучения исследовательской активности муравьёв разных видов. 1 — переходные мостики между аренами, 2 — имитация травостоя, 3 — имитация наземных преград и укрытий, 4 — имитация подземных ходов.

Fig. 4. Experimental set-up for studying exploratory activity in ants. 1 — crossovers, 2 — simulation of grass, 3 — simulation of surface obstacles, 4 — a maze simulating underground passages.

водили две серии опытов. В одной из них муравьям опять давали пищу, но помещали её внутри моделей. Это делалось для того, чтобы проверить, насколько муравьи разных видов способны проникать в модели (быть может, каким-либо из исследуемых видов муравьёв некоторые модели вообще недоступны). Во второй серии опытов исследовали только исследовательское («бескорыстное») поведение муравьёв. Приманку убирали и проводили многократные учёты, в которых фиксировали позицию каждого муравья по отношению к моделям, а также число муравьёв на открытой поверхности арен. Наблюдения проводились в периоды высокой суточной активности муравьёв, по 15–20 одновременных учётов с 15-минутными перерывами.

Муравьи всех видов проводили больше времени на открытой поверхности арен. По соотношению времени, проведённого на открытой поверхности и на моделях, можно было судить об уровне исследовательской активности разных видов. Оказалось, что исследовательская активность этих насекомых, во-первых, имеет разную специфику в зависимости от экологических свойств вида, и, во-вторых, чем лучше в принципе удаются муравьям решения различных задач (при изучении их поисковой активности), тем выше уровень их исследовательской активности. В сообществе степных муравьёв с доминированием лугового муравья самой высокой оказалась исследовательская активность прыткого степного муравья. У этого вида исследовательская активность была и наиболее уни-

версальной. У муравьёв, принадлежащих к родам *Lasius* и *Tetramorium*, исследовательская активность была, главным образом, направлена на «подземные» модели.

Экспресс-оценка территориальных отношений в многовидовом сообществе муравьёв

Для оперативного выявления состава многовидовых ассоциаций муравьёв и получения многоплановой картины территориального взаимодействия одного и разных видов был предложен метод, получивший среди мирмекологов условное название «сахарные съёмки» [Резникова, 1974, 1979, 1983]. Он заключается в учётах распределения муравьёв на кормушках с сиропом, равномерно расположенных на достаточно больших полигонах по сетке метровых квадратов (обычно 150–400 точек). Этот способ нетрудоёмкий и даёт многоплановые сведения о территориальных отношениях в сообществе муравьёв. Если учёты проводятся одновременно несколькими наблюдателями, их можно проводить с небольшими временными интервалами (например, каждые 30 мин.) и таким образом получить сведения о сопряжённой суточной активности разных видов и о суточной динамике территориальных отношений в сообществе. Отмечая на планах участка не только количество муравьёв разных видов, но и число столкновений между ними за пищу, можно получить количественные данные о межвидовых иерархических отношениях. Так была впервые продемонстрирована межвидовая иерархия в сообществах муравьёв [Резникова, 1980].

Отметим, что, предложенный автором в 1970-х годах, метод картирования распределения муравьёв на кормушках, начиная с 1980-х, стал широко использоваться в международной мирмекологии. Начало было положено финскими мирмекологами, применившими этот метод для выявления межвидовой иерархии в тайговых сообществах муравьёв [Savolainen, Vepsäläinen, 1988], и затем метод стал «фольклорным». В качестве одного из примеров использования «сахарных съёмок», очень близкого к первоисточнику, можно привести работу, посвящённую лесным сообществам муравьёв, опубликованную в текущем году [Lessard et al., 2009]. Метод получил название «bait observation» (наблюдения на кормушках). Чаще всего применяют смешанные, углеводно-белковые кормушки, располагая на одной площадке одновременно кормушки с раствором сиропа и белковой приманкой (обычно используется желток варёного яйца и тунец; в некоторых исследованиях применяется консервированный влажный корм для кошек).

Мы использовали «сахарные» и «белковые» съёмки в разные дни. Если проводить «лабиринтные» съёмки, используя белковые приманки, спрятанные в лабиринтах, это позволяет сравнить поис-



Картирование распределения муравьёв на кормушках проводится одновременно несколькими наблюдателями (1971 г.).
Mapping of distribution of ants on baits is performed by several observers simultaneously (1971).

ковую активность разных видов в разных зонах кормовых участков. Информативность таких учётов возрастает, если предварительно провести массовое групповое мечение муравьёв. Если пометить группы внегнездовых рабочих доминирующих видов в разных частях фуражировочных дорог и в разных зонах кормовой территории вне дорог, а представителей других видов вблизи их гнёзд, то последующие учёты распределения муравьёв на кормушках могут дать дополнительные представления о внутренней структуре территорий, охране границ, областях деятельности внутрисемейных и надсемейных группировок.

Различные модификации этого метода позволяют получить сведения об этологических механизмах территориальных отношений. Например, подробно исследуя территориальные отношения лугового муравья [Резникова, 1974, 1979] и сопровождая «сахарные съёмки» массовым мечением отдельных группировок муравьёв, мы выяснили, что в течение суток границы кормовых территорий существенно изменяют свои очертания в зависимости от активности муравьёв (и соответственно, «открываются» для других видов), но в зонах постоянного контроля дежурят «пограничники».

Исследование ярусной стратификации разных видов

Для исследования ярусной дифференциации зон фуражировки в лесных сообществах муравьёв

Ф.А. Сейма [1972, 2008] предложил использовать вкопанные в почву стеклянные листы со шкалой высоты и глубины. На планшетах с такой же разметкой наблюдатели несколько раз в день отмечают всех замеченных муравьёв разных видов. Таким образом удаётся выявить ярусное разграничение деятельности членов многовидового сообщества. Особенности этого метода в том, что он даёт представление о «непрерывной» ярусной стратификации разных видов и «глубине» использования ярусов.

Для исследования ярусной стратификации и межвидового взаимодействия муравьёв сразу на большой площади многоплановая информация может быть получена с помощью «ярусных сахарных съёмок» [Резникова, 1980, 1983]. Их проводят на предварительно размеченных полигонах, охватывающих большие участки сообщества. В каждой точке кормушки располагают вертикальными сериями, в разных ярусах: 1 — в глубине почвы, в пробирке (0,5–1 см), вкопанной под углом 45°; 2 — на поверхности почвы; 3 и 4 — на стержнях, вкопанных в почву, на двух уровнях — на уровне травостоя (30 см от поверхности почвы) и на уровне крон кустов (150 см). Одновременно можно использовать 100–200 таких серий. Один или несколько наблюдателей обходят все точки, отмечая на предварительно размеченных планшетах количество муравьёв каждого вида и в каждом ярусе (рис. 5). Учёты на 100 точках при участии трёх наблюдателей занимают около 30 мин. Если повторять учёты несколько раз в день, они дают картину

суючной динамики использования муравьями разных ярусов биоценоза. Целесообразно проводить 10–12 последовательных учётов в день. Таким образом, можно получить представление о потенциальных пространственных интересах разных видов и возможностях вытеснения соседей в менее предпочтаемые для них ярусы.

Например, сравнение ярусной локализации разных видов в ассоциации с *F. pratensis* и в его отсутствие показали, что если в первой ситуации *Myrmica scabrinodis*, *Tetramorium caespitum* и *Lasius alienus* были почти в равной мере активны и в почве, и на её поверхности, то во втором случае, вне влияния доминирующего вида, они действовали, главным образом, на поверхности почвы. Ещё более явно выражено изменение в ярусной стратификации поведенческого субдоминанта — *F. cunicularia*. В присутствии доминанта деятельность этого вида почти полностью локализована в ярусе травостоя. В ассоциации без *F. pratensis* максимальная площадь, на которой фуражиры этого вида посещают кормушки, оказывается уже не в травостое, а на поверхности почвы и даже в глубине её. Это позволяет полагать, что смещение «интересов» субдоминанта в ярус травостоя носит, в значительной степени, биогенный характер, то есть находится под влиянием интерференционной конкуренции. Исключить влияние межвидовых отношений на поведение муравьёв разных видов возможно, поместив семьи разных видов в естественных условиях на незнакомые им участки, либо в лаборатории, в искусственных гнёздах, на большие арены. В условиях подобных экспериментов и *F. pratensis*, и *F. cunicularia* вели себя как типичные герпетобионты, предпочитая кормушки поверхностного, «напочвенного» яруса. Это подтверждает гипотезу о значительной роли влияния межвидовой интерференционной конкуренции на ярусную стратификацию муравьёв.

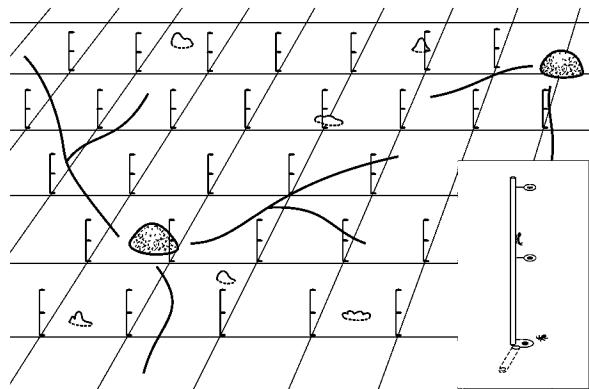


Рис. 5. Схема расположения кормушек для учёта распределения муравьёв в разных ярусах биоценоза («ярусные сахарные съёмки»). 1 — гнёзда и фуражировочные дороги вида-доминанта, с насыпным куполом; 2 — земляные гнёзда муравьёв подчинённых видов; 3 — стержень с расположенными на нём кормушками.

Fig. 5. A scheme of bait observation in different tiers on ants' feeding territories. 1 — ant hills and foraging routes, 2 — underground nests of ant subdominant ant species, 3 — a shank with baits on it.

Исследование охотничьей деятельности муравьёв

Оценка влияния хищнической деятельности муравьёв на население беспозвоночных, а также исследования внутри- и межвидовой трофической конкуренции основаны на учёте добываемых муравьями жертв.

Метод автоматической регистрации добычи.

Охотничья активность муравьёв традиционно исследуется с помощью выборочных учётов добычи, проносимой ими по фуражировочным дорогам, а для небольших гнёзд — в ворота загородки, окружающей гнездо [Арнольди и др., 1979]. Для того, чтобы получать данные одновременно на нескольких семьях, нами предложен метод автоматического сбора добычи, основанный на знании особенностей поведения активных фуражиров [Резникова, Куликов, 1978]. Установка для сбора пищи сконструирована таким образом, что фуражиры попадают в муравейник через отверстия, в которые они не могут протащить добычу и оставляют её в ящики-ловушке (рис. 6). Муравейники окружены пластиковыми загородками, состоящими из блоков: стенок, стенок со входом и углов. Так можно собрать загородку на муравейник любого размера и ориентировать входы на каждую фуражировочную дорогу. Во входах прикрепляют ящики-ловушки отверстием наружу. Фуражиры с добычей поднимаются по карнизу и спрыгивают внутрь ловушки. Назад они пройти не могут. Пройдя в гнездо сквозь щели, муравьи оставляют добычу в ловушке. Исследователи могут забирать добычу из ловушек несколько раз в сутки.

Метод кафетерия широко используется в поведенческой экологии для того, чтобы определить набор трофических предпочтений животных. Этот метод успешно применяется и при исследовании муравьёв.

Так, для того, чтобы узнать, ловят ли степные муравьи живых и активных беспозвоночных или подбирают тех, кто частично или полностью утратил подвижность, мы предложили им свежие и подсушенные трупы саранчевых, а также живых насекомых, привязанных тонкими нитками к пронумерованным покровным стеклам [Резникова, 1983]. Живые насекомые сохраняли подвижность в течение всего эксперимента (3–4 часа). В каждом отдельном опыте использовались однородные приманки. Наблюдения проводились на 20 площадках, расположенных на расстоянии 2–4 м одна от другой, в 3–5 м от концов фуражировочных дорог муравьёв с насыпными гнёздами (луговой муравей) или в 3–4 м от земляных гнёзд. Оказалось, что исследуемые виды муравьёв предпочитают свежую добычу, но охотятся в те периоды, когда жертвы малоподвижны, или подбирают только что погибших. При этом они предпочитают тех саранчевых, которые остаются на земле, а не взбираются на растения.

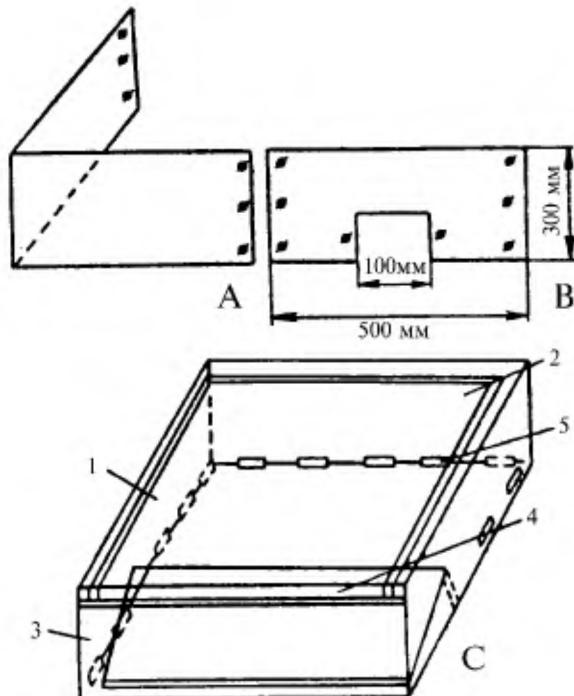


Рис. 6. Экспериментальная установка для автоматического сбора добычи муравьёв. Блоки сборной загородки: угол (А) и стена со входом (В); С — ящик-ловушка: 1 — корпус, 2 — прозрачная крышка, 3 — передняя стенка, 4 — входной карниз (прыгательное место), 5 — щели для выхода из ловушки.

Fig. 6. Experimental set up for automatic collection of ants' prey. Prefabricated elements: an angle (A) and a wall with an entrance (B); C — a trap-box: 1 — a cage, 2 — a transparent lid, 3 — a front wall, 4 — an entrance cornice (jumping-off place), 5 — slits for coming out.

Метод кафетерия был модифицирован для того, чтобы наблюдать способы поимки добычи у муравьёв, обитающих в подстилке и почве [Резникова, Пантелеева, 2001, 2003; Пантелеева, 2004]. Живых ногохвосток *Tomocerus sibiricus* помещали по 30 особей в стеклянные контейнеры (диаметр



Рис. 7. Муравей *Myrmica rubra* преследует ногохвостку. Фото С.Н. Пантелеевой.

Fig. 7. An ant *Myrmica rubra* pursues a springtail. Photo by S. Pantaleeva.

6 см, высота 12 см) с гипсовым дном, заполненные прозрачным субстратом (нарезанная соломка пластиковых бутылок). Такой субстрат хорошо имитирует лесную подстилку и в то же время позволяет проводить видеосъёмку процесса охоты у муравьёв (рис. 7; см. также видео на сайте: <http://reznikova.net/sprhunt.html>). Контейнеры вкапывались на расстоянии около метра от гнёзд муравьёв, и в периоды активности проводились учёты, наблюдения и видеосъёмки. Исследовались охотничьи реакции у *M. rubra*, *L. niger*, *T. caespitum*. Были выявлены хорошо выраженные межвидовые различия в охотничьем поведении и в результативности охотничьей деятельности.

Транспланационные эксперименты и метод «куколок-приёмшей»

Один из самых эффективных и информативных методов экспериментального исследования межвидовых отношений заключается в манипулировании численностью и (или) локализацией потенциальных партнёров (конкурентов или симбионтов). Например, перенесение или изоляция гнёзд му-



Учёты добычи, приносимой муравьями в гнездо, путём непосредственных наблюдений, с отбором образцов добычи (на фото слева студент-дипломник, ныне доктор биологических наук, А.В. Куликов) и путём автоматического сбора добычи (на фото справа автор статьи).

Records of ants' prey by straight observation (Prof. A. Kulikov when a student), and by means of automatic collection.



равьёв «освобождает» их соседей от пресса топической и трофической конкуренции, о чём свидетельствует оперативное изменение территориального (экспансия на чужие участки) и (или) трофического (изменение состава и количества добычи) поведения партнёров. Такие эксперименты получили в экологии название трансплантационных. Ранние работы в этой области были посвящены как раз конкурентным отношениям муравьёв разных видов [Pontin, 1961], а также конкуренции зерноядных муравьёв и грызунов [Brown et al., 1979]. Подобные эффекты были продемонстрированы при исследовании взаимодействия в пределах гильдии муравьёв [Резникова, 1974, 1980], а также взаимодействия муравьёв с жукарами [Дорошева, Резникова, 2006 б], муравьёв с тлями и с насекомыми, охотящимися на тлей [Новгородова, 2004, 2005].

В полевых опытах с трофическими конкурентами — луговым (*F. pratensis*) и прытким степным (*F. cunicularia*) муравьями — временная изоляция гнёзд первого вида в течение всего двух дней приводила к всплеску охотничьей активности второго вида 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. Как уже отмечалось выше, более сильные и многочисленные фуражиры лугового муравья во время охоты ориентируются на действия подвижных и эффективных в поиске прытких степных муравьёв, а найдя добычу, прогоняют невольных «разведчиков» и транспортируют её в своё гнездо. Лишённые «вида-разведчика», *F. pratensis* значительно больше теряют в эффективности охоты, чем приобретают за счёт удаления трофического конкурента [Резникова, 1971, 1975; Reznikova, 1982, 2007].

В качестве модификаций методов, основанных на манипуляции численностью потенциальных конкурентов и симбионтов, мы применили технику увеличения численности семей муравьёв с помощью «куколок-приёмшей» того же вида [Reznikova, 1994; Резникова, 1999, 2003]. Количество куколок подбирается так, чтобы у муравьёв в короткие сроки резко увеличилась численность семей. Выход «приёмных» муравьёв из коконов приводит к росту численности семей подчинённых видов, обостряет их конкурентные отношения с доминантами и провоцирует территориальные конфликты, которые легко наблюдать. Подобные эксперименты симулируют естественные ситуации, в которых локальные изменения условий (например, пищевых ресурсов) приводят к быстрому росту численности семей отдельных видов и возможному «переделу власти» в сообществе.

Так, для того, чтобы проследить реакцию муравьёв-доминантов на резкий рост численности дру-

гих членов ассоциации, мы предлагали муравьям подчинённых видов куколок-«приёмшей» того же вида. Так, в ассоциации с доминирующим видом *F. uralensis*, в семью субдоминанта *F. rufa* в течение 3 дней было добавлено 300 куколок. Для того, чтобы избежать прямой пищевой конкуренции этого вида с доминантом, *F. rufa* подкармливали из кормушек с узкими входами, недоступными для *F. uralensis*. Таким образом, последующая реакция доминанта была ответом не на изменение пищевых ресурсов, а непосредственно на увеличение числа особей субдоминанта на территории. За поведением муравьёв наблюдали непрерывно в течение периодов их дневной активности. Для оценки изменений в динамической плотности муравьёв 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 2000 куколок в течение 7 дней. Семьи подкармливали из кормушек, недоступных для *F. pratensis*. В отдельных опытах подсаживали семьи 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 муравьёв на учётных площадках. Для выявления реакции муравьёв на повышение численности подчиненных видов на более низком иерархическом уровне в отдельных экспериментах увеличивали численность инфлюентов *Myrmica lobicornis* и *M. scabrinodis*.

В результате наращивания численности семей подчинённых видов, в течение трёх недель достиглось перераспределение территорий в исследуемых сообществах. На основе метода «куколок-приёмшей» нами был впервые описан межвидовой социальный контроль: активная и точная регуляция численности подчинённых видов со стороны доминантов [Резникова, 2003]. Эта система поведенческой регуляции основана на балансе конкуренции и кооперации. 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.

Заключение

Разработана система полевых экспериментов и наблюдений, обеспечивающая оперативное комплексное исследование функциональной структуры многовидовых сообществ муравьёв. Для ознакомления с поведенческими характеристиками членов сообщества используется сопоставление этограмм и поисковых индивидуальных траекторий муравьёв разных видов. Исследование пространственного

распределения муравьёв и их сопряжённой суточной активности возможно путём учёта внегнездовых рабочих на множественных углеводных и белковых кормушках, расставленных на территории сообщества. Учёты столкновений муравьёв на кормушках дают возможность составить представление об иерархической структуре многовидового сообщества. Расположение приманок в круговых лабиринтах различной сложности, расставленных на территории сообщества, и учёты скорости расставивания приманки разными видами из лабиринтов дополняют картину иерархической организации сообщества и позволяют выявить этологические механизмы взаимодействия видов. Детали возможной межвидовой кооперации, основанные на различиях в уровне поисковой активности, выявляются с помощью лабиринтов-«сектороидов». Специфика поисковой активности разных видов исследуется с помощью моделей, имитирующих природные ситуации (травостой, подземные ходы, укрытия), расставленных на аренах, которые помещаются на кормовые территории муравьёв. Ярусная стратификация разных видов, с её биогенными модификациями, выявляется путём учётов муравьёв на множественных углеводных кормушках, которые в каждой точке размеченного участка располагаются вертикальными сериями: в наклонно вкопанной в почву пробирке, на поверхности почвы и на штырях, на высоте травостоя и кустов. Для учёта добычи муравьёв предложен способ автоматического сбора пищевых единиц, приносимых в гнездо, с использованием ящика-ловушки, укреплённой у входа в загородку, окружающую гнездо. Для исследования деталей охотничьей активности разных видов предлагаются разные модификации известного в экологии «метода кафетерия». Изучение трофической и интерференционной конкуренции разных видов основано на транспланационных экспериментах, дополняемых использованием куколок-«приёмышей». Применение комплекса описанных методов позволило впервые описать межвидовую иерархию, межвидовое социальное обучение, межвидовую кооперацию и межвидовую социальный контроль у муравьёв.

Благодарности

Работа поддержана грантами РФФИ (08-04-00489, 09-04-10032-к), Президиумом РАН по программе «Биоразнообразие» (ИПР – 23.6) и ЭП СО РАН № 2.

Литература

- Арнольди К.В., Гриимальский В.И., Демченко А.В., Дмитриенко В.К., Захаров А.А., Кипятков В.Е., Купянская А.Н., Резникова Ж.И. 1979. Изучение экологии муравьёв // Муравьи и защита леса. Материалы докладов VI Всесоюзного симпозиума. Тарту. С.156–170.
- Дорошева Е.А., Резникова Ж.И. 2006а. Экспериментальное исследование этологических механизмов взаимодействия рыжих лесных муравьёв и жужелиц // Зоологический журнал. Т.85. №.2. С.183–191.
- Дорошева Е.А., Резникова Ж.И. 2006б. Этологические механизмы топической конкуренции рыжих лесных муравьёв и жужелиц // Журнал общей биологии. Т.67. №.3. С.190–206.
- Лоренц К. 1970. Кольцо царя Соломона. Москва. «Знание». 195 с.
- Новгородова Т.А. 2004. Симбиотические отношения муравьёв и тлей // Журнал общей биологии. Т.65. №.2. С.153–166.
- Новгородова Т.А. 2005. Долевой вклад членов многовидовой ассоциации муравьёв в потенциал численности общих симбионтов-тлей // Доклады Академии наук. Т.401. №.6. С.848–849.
- Новгородова Т.А. 2006. Экспериментальное исследование передачи информации у лугового муравья *Formica pratensis* Retz. (Hymenoptera, Formicidae) с помощью лабиринта «бинарное дерево» // Зоологический журнал. Т.85. №.4. С.493–499.
- Новгородова Т.А. 2008. Специализация в рабочих группах муравьёв-трофобионтов, собирающих падь тлей // Журнал общей биологии. Т.69. №.4. С.293–302.
- Панов Е.Н. 1978. Механизмы коммуникации у птиц. М.: Наука. 304 с.
- Пантелеева С.Н. 2004. Взаимодействие муравьёв и ногохвосток как охотников и массовой добычи. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск. 24 с.
- Пантелеева С.Н., Резникова Ж.И., Данзанов Ж.А. 2009. Стандартизация описания поведения на примере исследования муравьёв // Нелинейная динамика в когнитивных исследованиях. Тезисы докладов Всероссийской конференции. Нижний Новгород. С.109–112.
- Промптов А.Н. 1940. Видовой стереотип поведения и его формирование у диких птиц // Доклады АН СССР. Т.27. №.2. С.240–244.
- Резникова Ж.И. 1971. Взаимодействие муравьёв разных видов, обитающих на одной территории // Муравьи и защита леса. VI. М. С.62–65.
- Резникова Ж.И. 1974. Механизмы территориального взаимодействия семей *Formica pratensis* // Зоологический журнал. Т.53. №.2. С.212–223.
- Резникова Ж.И. 1975. Неантагонистические отношения муравьёв, занимающих сходные этологические ниши // Зоологический журнал. Т.54. №.7. С.1020–1031.
- Резникова Ж.И. 1977. Межвидовые и внутривидовые отношения степных муравьёв в Западной Сибири и сопредельных районах. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М. 25 с.
- Резникова Ж.И. 1979. Формы территориальной организации у лугового муравья // Зоологический журнал. Т.58. №.10. С.1490–1499.
- Резникова Ж.И. 1980. Межвидовая иерархия у муравьёв // Зоологический журнал. Т.59. №.8. С.1168–1176.
- Резникова Ж.И. 1983. Межвидовые отношения муравьёв. Новосибирск: Наука. 205 с.
- Резникова Ж.И. 1999. Этологические механизмы регуляции численности в коадаптивных комплексах муравьёв // Экология. №.3. С.210–215.
- Резникова Ж.И. 2000. Между драконом и яростью. Гипотезы и теории, хищники и жертвы. М.: Научный мир. 208 с.
- Резникова Ж.И. 2003. Новая форма межвидовых отношений у муравьёв: гипотеза межвидового социального контоля // Зоологический журнал. Т.82. №.7. С.816–824.
- Резникова Ж.И. 2005. Интеллект и язык животных. Основы когнитивной этологии. М.: Академкнига. 518 с.
- Резникова Ж.И. 2007. Различные формы обучения у муравьёв: открытия и перспективы // Успехи современной биологии. Т.127. №.2. С.166–174.
- Резникова Ж.И., Богатырёва О.А. 1984. Индивидуальное поведение муравьёв разных видов на кормовом участке // Зоологический журнал. Т.63. №.10. С.1494–1503.
- Резникова Ж.И., Куликов А.В. 1978. Особенности питания и взаимодействия разных видов степных муравьёв // Энтомологическое обозрение. Т.57. Вып.1. С.68–71.
- Резникова Ж.И., Новгородова Т.А. 1998. Индивидуальное распределение ролей и обмен информацией в рабочих группах муравьёв // Успехи современной биологии. Т.118. №.3. С.345–356.
- Резникова Ж.И., Пантелеева С.Н. 2001. Взаимодействие муравьёв *Myrmica rubra* и ногохвосток *Collembola* как охотни-

- ков и массовой добычи // Доклады Академии Наук. Т.380. №.4. С.567–569.
- Резникова Ж.И., Пантелеева С.Н. 2003. Экспериментальное исследование этологических аспектов хищничества у муравьёв // Успехи современной биологии. Т.123. №.3. С.234–242.
- Резникова Ж.И., Пантелеева С.Н. 2005. Экспериментальное исследование формирования охотничьего поведения в онтогенезе муравьёв // Доклады Академии Наук РАН. Т.401. №.1. С. 139–142.
- Резникова Ж.И., Пантелеева С.Н., Дорошева Е.А., Данзанов Ж.А. 2009. Новый подход к количественной оценке сложности видотипических поведенческих стереотипов и его значение для когнитивной этологии // Нелинейная динамика в когнитивных исследованиях. Тезисы докладов Всероссийской конференции. Нижний Новгород. С.126–129.
- Сейма Ф.А. 1972. Некоторые закономерности пространственного распределения муравьёв в биогеоценозах // Зоологический журнал. Т.51. №.9. С.1322–1328.
- Сейма Ф.А. 2008. Структура населения муравьёв. Пермь: Перм. гос. ун-т. 166 с.
- Brown J.H., Davidson D.W., Reichman O.J. 1979. An experimental study of competition between seed-eating desert rodents and ants // American Zoologist. Vol.19. P.1129–1143.
- Fourcassié V., Coughlin D., Traniello J.F.A. 1992. Fractal analysis of search behaviour in ants // Naturwissenschaften. Vol.79. P.87–89.
- Hölldobler B., Wilson E.O. 1995. Journey to the Ants. A Story of Scientific Exploration. Harvard University Press. 228 p.
- Lessard J.P., Dunn R.R., Sanders N.J. 2009. Temperature-mediated coexistence in forest ant communities // Insectes Sociaux. Vol.56. No.2. P.149–156.
- Lubbock J. 1882. Ants, bees, and wasps. A record of observations on the habits of the social Hymenoptera. London: Kegan Paul, Trench & Co. [первый перевод на русский язык — в издательстве Суворина, в 1884 г.]
- Pontin A.J. 1961. Population stabilization and competition between the ants *Lasius flavus* and *L. niger* // Journal of Animal Ecology. Vol.30. P.47–54.
- Reznikova J. 1982. Interspecific communication between ants // Behaviour. Vol.80. Nos 1–2. P.84–95.
- Reznikova Zh. 1994. The original pattern of management in ant communities: interspecies social control // Proceedings of VI International Congress of Ecology (INTECOL). Manchester. P.27–28.
- Reznikova Zh. 2007. Animal Intelligence. From Individual to Social Cognition. Cambridge University Press. 496 p.
- Reznikova Zh., Dorosheva E. 2004. Impacts of red wood ants *Formica polyctena* on the spatial distribution and behavioural patterns of ground beetles (Carabidae) // Pedobiologia. H.48. P.15–21.
- Riley J.R., Smith A.D. 2002. Displaced honey bees perform optimal scale-free search flights // Ecology. Vol.88. P.1955–1961.
- Savolainen R., Vepsäläinen K. 1988. A competition hierarchy among boreal ants: impact on resource partitioning and community structure // Oikos. Vol.51. P.135–155.
- Stebaev I.V., Reznikova J. 1972. Two interaction types of ants living in steppe ecosystems in South Siberia // Ecologia Polska. Vol.20. P.103–109.
- Tinbergen N. 1942. An objective study of the innate behaviour of animals // Bibliotheca biotheorica. No.1. P.39–98.
- Verron M.D. 1952. A further study of visual perception. Cambridge: Cambridge University Press. 289 p.