

УДК 595.796:591.5

ЭТОЛОГИЧЕСКИЕ МЕХАНИЗМЫ РЕГУЛЯЦИИ ЧИСЛЕННОСТИ В КОАДАПТИВНЫХ КОМПЛЕКСАХ МУРАВЬЕВ

© 1999 г. Ж. И. Резникова

Институт систематики и экологии животных СО РАН,
630091 Новосибирск, ул. Фрунзе, 11

Поступила в редакцию 25.08.97 г.

На основе анализа зонального и биотопического распределения 70 видов муравьев в южной части Западно-Сибирской равнины и в сопредельных районах выяснено, что на фоне значительного разнообразия мирмекофауны многовидовые сообщества с доминированием *Formica pratensis* сохраняют постоянство видового состава и количественного соотношения гнезд от северной лесостепи до южной границы степной зоны, а основные черты видового состава – вплоть до пустынь. В таких коадаптивных комплексах складываются устойчивые межвидовые связи и своеобразные механизмы регуляции численности. Полевые эксперименты с искусственным варьированием численности семей муравьев в сообществах с разными доминантами показали, что муравьи доминирующих видов активно регулируют уровень динамической плотности видов-субдоминантов и уничтожают “лишних” особей, весьма точно оценивая их численность. Такая форма межвидовых отношений названа межвидовым социальным контролем.

Многовидовые сообщества муравьев формируются в результате сходства биотопического распределения разных видов. При этом муравьи являются одной из немногих групп животных, для которых возможно сосуществование большого количества видов с существенно перекрывающимися экологическими нишами. В сообществах этих насекомых проявляются разнообразные формы межвидовых отношений, включающие как отрицательные взаимодействия, например хищничество, конкуренция, паразитизм, так и положительные – мутуализм, протокооперацию. Совокупность многовидовых ассоциаций, населяющих один биоценоз, Г.М. Длусский (1981) назвал *коадаптивным комплексом*, подчеркивая постоянство тесных отношений между совместно обитающими видами. Однако большинство мирмекологических исследований посвящено изучению конкретных многовидовых сообществ муравьев в отдельных ландшафтах. На основании накопленных данных складывается представление о том, что муравьи-доминанты, как правило, встречаются в сочетании с одними и теми же видами (Brian, 1965; Galle, 1975). В таких сообществах формируются иерархические отношения между видами-доминантами, субдоминантами и инфлюентами (Kaczmarek, 1953; Резникова, 1980; Savolainen, Vepsäläinen, 1988).

В наших работах впервые экспериментально показано, что межвидовая иерархия непосредственно связана, с одной стороны, с трофической конкуренцией, и с другой – со своеобразными мутуалистическими отношениями. Последние заключаются в том, что доминанты при поиске до-

бычи используют субдоминантов как “актеров-указчиков”, а муравьи подчиненных видов воруют у доминантов добычу и используют их колонии равнокрылых насекомых для получения пади (Резникова, 1975; Reznikova, 1982; Новгородова, Резникова, 1996). Такой баланс между конкурентными и мутуалистическими отношениями основан на количественном соотношении динамической плотности особей разных видов в сообществе (Reznikova, 1996). Поскольку доминирующие виды обычно имеют широкое зональное распространение, можно полагать, что такие многовидовые комплексы муравьев в разных природных зонах и ландшафтах сохраняют целостность единой системы. В этом случае возникает вопрос о механизмах регуляции численности разных видов.

В данной работе обобщены результаты более чем двадцатилетнего изучения фауны и экологии муравьев. За основу взяты сообщества с доминированием *Formica pratensis* на меридиональном разрезе через южную часть Западно-Сибирской равнины и сопредельные территории. Полевые экологические эксперименты проведены в сообществах муравьев с разными доминантами (*F. pratensis*, *F. uralensis*, *F. polyctena*, *F. sanguinea*) в степных, лесостепных и лесных ландшафтах Западной Сибири и Тувы. Выявлена новая форма межвидовых отношений муравьев, характерная для устойчивых коадаптивных комплексов и названная межвидовым социальным контролем. Гипотеза межвидового социального контроля обсуждалась на VI Международном экологическом конгрессе (Reznikova, 1994).

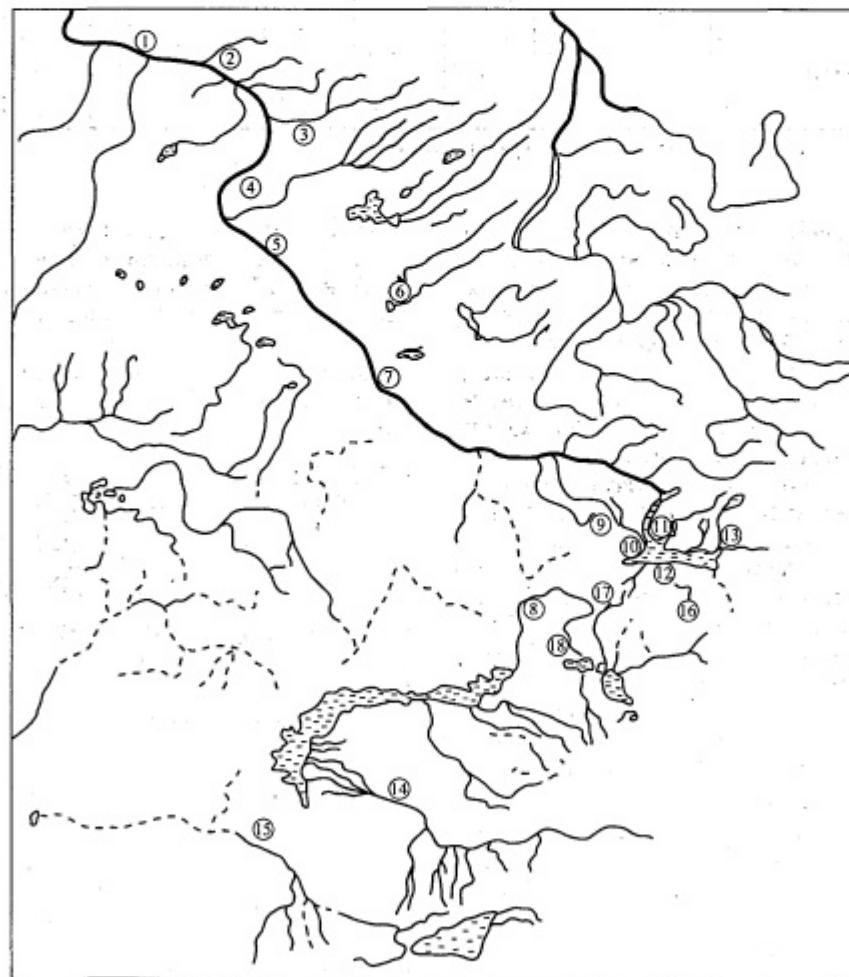
ПОСТОЯНСТВО СТРУКТУРЫ
КОАДАПТИВНЫХ КОМПЛЕКСОВ
С ДОМИНИРОВАНИЕМ *FORMICA PRATENSIS*

Исследования фауны муравьев проводились в 1972–1979 гг. в долинах и междуречье Иртыша и некоторых его притоков (Ишим, Уй, Туй, Тара, Чар), впадающих в озера Зайсан и Балхаш рек Аягуз, Курчум, Колгуты, Черный Иртыш, Или, а также в Алакольской и Балхашской котловинах (см. рисунок). Было выделено 18 долинных профилей и в каждом – пять геоморфологических уровней: низкие и высокие поймы, низкие и средние надпойменные террасы и плакоры. На каждом уровне заложено по 15 учетных площадок размером 5 × 5 м.

Крупные гнезда муравьев родов *Formica* и *Crematogaster* учитывались маршрутным методом. Всего выявлено 70 видов муравьев (Резникова, 1983).

Для описания многовидовых сообществ муравьев с доминированием *F. pratensis* были проанализированы 12 долинных профилей, в пределах которых выделено 60 площадок по 1200–1800 м². Для сравнения структуры разных ассоциаций использовалась относительная величина – число гнезд каждого вида, находящихся на территории, контролируемой одной семьей *F. pratensis*. Эта величина везде приведена к одинаковой площади. В табл. 1 фигурируют сообщества, наиболее типичные для степных ландшафтов каждой природной зоны. Приведены среднемаксимальные значения числа гнезд, приходящихся на один кормовой участок *F. pratensis*.

Оказалось, что виды с широкими ареалами, центральная часть которых находится на лесостепь и степь, входят в состав одних и тех же сообществ не только в лесостепи и степи, но и в подтайге и на юге – вплоть до пустынь. Таковы *F. cunicularia*, *F. rufibarbis*, *L. alienus*, *M. scabrin-*



Расположение долинных профилей (1–18).

Таблица 1. Число гнезд муравьев разных видов, приходящихся на один кормовой участок *Formica pratensis*, в различных природных зонах (среднемаксимальные значения числа гнезд, приведенные к одинаковой площади)

Вид	Номер долинного профиля									
	1	2	4	5	6	7	9	10	13	14
<i>Formica fusca</i>	1	2								
<i>F. cunicularia</i>			4	5	5	7	8		5	
<i>F. rufibarbis</i>								6		5
<i>Lasius niger</i>	1	2								
<i>L. alienus</i>			4	11	12	10	12	7	8	
<i>Myrmica ruginodis</i>	5	8		6	8	7				
<i>M. scabrinodis</i>		10	8							
<i>M. schenki</i>		8	3	6	5	6				
<i>M. salina</i>				10	12	8	5	6		4
<i>M. deplanata</i>			4	5	10	8	5	5	13	
<i>M. bergi</i>										3
<i>Tetramorium caespitum</i>			4	6	5	15	11	6	7	3
<i>T. inerme</i>										4
<i>T. indocile</i>										6
<i>T. schneideri</i>										1
<i>Camponotus turcestanicus</i>										2
<i>Plagiolepis</i> sp.										2

Примечание. Номера долинных профилей соответствуют рисунку.

dis, *M. salina*, *M. deplanata*, *T. caespitum*. С другой стороны, в периферийных областях своего ареала *F. pratensis* является членом иных коадаптивных комплексов. Так, в северной части ареала этот вид попадает в обедненный вариант сообщества лесных муравьев, поскольку лесостепные и степные виды (*F. cunicularia*, *F. rufibarbis*, *T. caespitum*) до таежной зоны не доходят, а виды, характерные для подтайги и тайги (*Myrmica ruginodis*, *M. rubra*, *M. rugulosa*, *F. fusca*, *L. niger*), многочисленны лишь в собственно зональных ландшафтах, где *F. pratensis* редок. Напротив, в пустынной зоне в ассоциациях с *F. pratensis* встречаются не только виды, характерные для лесостепей и пустынь, но и те виды, которые, подобно *F. pratensis*, обитают здесь в интразональных ландшафтах: *Myrmica bergi*, *Tetramorium inerme*, *T. indocile*, *Plagiolepis* sp., *Leptothorax balhansnensis*. Таким образом, в ассоциациях с доминированием *F. pratensis* число видов увеличивается с севера на юг с 4 до 8–10.

В центральной части ареала *F. pratensis* – в лесостепи и степи – оказался постоянным не только видовой состав, но и численное соотношение гнезд разных видов муравьев, которые селятся на кормовом участке доминанта: 5–7 гнезд *F. cunicularia* или *F. rufibarbis*, 10–12 гнезд муравьев рода *Myrmica* (*M. scabrinodis*, *M. salina*, *M. deplanata*), примерно столько же гнезд *Lasius alienus* и 8–15 гнезд *T. caespitum*. В полупустынной и пустынной зонах

соотношение количества гнезд несколько иное в результате исчезновения *L. alienus* и уменьшения численности *T. caespitum*, но основной облик сообщества сохраняется. В таких коадаптивных комплексах муравьев с постоянной структурой можно предполагать проявление устойчивых форм взаимодействия между семьями разных видов.

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ ЭТОЛОГИЧЕСКИХ МЕХАНИЗМОВ РЕГУЛЯЦИИ ЧИСЛЕННОСТИ В МНОГОВИДОВЫХ СООБЩЕСТВАХ МУРАВЬЕВ

Данная часть работы основана на системе оригинальных полевых экспериментов, в которых искусственно изменялось соотношение численности особей разных видов в сообществах.

Материал и методика экспериментов

Были выбраны 3 модельные многовидовые ассоциации муравьев в разных регионах Южной Сибири (табл. 2). Во всех ассоциациях муравьи-доминанты принадлежат к видам, строящим гнезда с куполами из растительных остатков и охраняющим кормовые участки, пронизанные фуражировочными дорогами. Численность их семей – от нескольких десятков до нескольких сотен тысяч

Таблица 2. Результаты полевых экспериментов с искусственным варьированием численности семей муравьев

Дата	Сообщество	Номер участка	Взаимодействующие виды	Число принятых куколок	Динамическая плотность муравьев на кормовом участке, экз./м ² /мин		Реакция доминирующего вида
					средняя	после возрастания численности семьи	
Июль-август 1978 г.	I	1	<i>Formica uralensis</i> – <i>F. picea</i>	300	0.3 ± 0.01	1.5 ± 0.12	Убито 250 особей <i>F. picea</i>
		2	<i>F. uralensis</i> – <i>F. picea</i>	350	0.3 ± 0.02	1.8 ± 0.17	Убито 350 особей <i>F. picea</i>
		3	<i>F. picea</i> – <i>Myrmica lobicornis</i>	100	1.3 ± 0.15	2.1 ± 0.20	Гнездо <i>M. lobicornis</i> блокировано
Июнь-июль 1986 г.	II	4	<i>F. pratensis</i> – <i>F. cunicularia</i>	2000	0.5 ± 0.03	2.2 ± 0.20	Убито 1500 особей <i>F. cunicularia</i> и 200 куколок транспортировано в гнездо доминанта
		5	<i>F. pratensis</i> – <i>F. cunicularia</i>	2000	0.5 ± 0.06	2.2 ± 0.19	Убито 1000 особей субдоминанта и 300 куколок транспортировано в гнездо доминанта
		6	<i>F. pratensis</i> – <i>F. cunicularia</i>	2000	0.5 ± 0.04	2.4 ± 0.18	Убито 1000 особей субдоминанта и 500 куколок транспортировано в гнездо доминанта
Июнь-июль 1989 г.	III	7	<i>F. sanguinea</i> – <i>F. cunicularia</i>	3500	0.7 ± 0.08	2.5 ± 0.23	Гнездо <i>F. cunicularia</i> занято <i>F. sanguinea</i>
		8	<i>F. sanguinea</i> – <i>F. cunicularia</i>	3500	0.7 ± 0.01	2.3 ± 0.31	Гнездо <i>F. cunicularia</i> занято <i>F. sanguinea</i>
Июль-август 1993 г.		9	<i>F. cunicularia</i> – <i>M. scabrinodis</i>	200	2.2 ± 0.45	3.6 ± 0.26	Гнездо <i>M. scabrinodis</i> блокировано

особей. Виды-субдоминанты и инфлюенты строят подземные гнезда с населением от нескольких сотен до нескольких тысяч особей. Единичные крупные семьи субдоминантов встречаются только в биотопах, где не могут обитать доминирующие виды. Добычу подчиненных видов составляют более мелкие беспозвоночные, чем у доминантов, но в целом пищевые спектры у всех видов перекрываются (Резникова, 1983).

Ассоциация I располагалась на Западном склоне хребта Танну-Ола, в полынно-кустарниковой степи. Средняя численность гнезд доминанта *F. uralensis* – 5–7 на 1 га, субдоминантов *F. picea* – около 50, инфлюентов *M. lobicornis* – 120 гнезд. Ассоциация II находилась в юго-восточной части Барабинской степи, со злаково-полынной растительностью. Среднее число гнезд доминанта *F. pratensis* – 4–5 на 1 га, субдоминанта *F. cunicularia* – 12. Ассоциация III располагалась в смешанном лесу, в лесопарке Новосибирского Академгородка. Здесь исследовали три пары взаимодействующих видов: *Formica sanguinea* – *F. cunicularia*, *F. sanguinea* – *F. fusca* (доминант – субдоминант) и *F. cunicularia* – *M. scabrinodis* (субдоминант – инфлюент).

Чтобы проверить, до какого предела муравьи позволяют расти численности семей подчиненных видов, в ассоциации I в июле – августе 1978 г. были проведены два эксперимента на трех участках площадью по 1200–1600 м², три эксперимента – в ассоциации II (в июне–июле 1978 г. и в июне–августе 1988 г.) и два – в ассоциации III (в июне–июле 1989 г. и в июле–августе 1993 г.). В ассоциации I мы использовали дополнительные конспецифические куколки для того, чтобы вызвать резкое возрастание численности трех семей *F. picea*. Так, 300 куколок на участке № 1 были добавлены в семью *F. picea* в течение 3 дней (см. табл. 2). Чтобы избежать прямой пищевой конкуренции этого вида с доминантом *F. uralensis*, мы подкармливали *F. picea* из кормушек с узкими входами, недоступными для *F. uralensis*. Таким образом, последующая реакция доминанта была реакцией не на истощение ресурсов, а непосредственно на увеличение числа особей субдоминанта на территории. Начиная с 8-го дня после начала эксперимента проводились непрерывные наблюдения за поведением муравьев на территории в периоды их дневной активности. Для контроля изменений в динамической плотности муравьев на территории мы проводили учеты на 36 площадках (25 × 15 см, по

3 мин на каждой) с 8 до 9 ч утра, с 8-го по 14-й день эксперимента. По той же схеме проводился эксперимент в ассоциации II. Здесь три семьи *F. cunicularia* получали по 2 000 куколок в течение 7 дней, и в течение этого времени их подкармливали из кормушек, недоступных для *F. pratensis*. В ассоциации III мы прибегли к подсаживанию гнезд субдоминантов на территорию доминирующего вида. Гнезда подсаживали в деревянных контейнерах ($40 \times 140 \times 50$ см). Так, на участке № 7 семья *F. cunicularia* численностью 1300 муравьев была помещена на охраняемую территорию *F. sanguinea* в 7 м от гнезда этого вида; на участке № 8 семья *F. fusca* численностью 1000 особей была помещена на расстояние 9 м от гнезда *F. sanguinea*. Спустя две недели, когда пересаженные семьи приживались на новом месте, они постепенно получали 3 500 куколок своего вида за 20 дней. В течение этого периода мы регистрировали динамическую плотность муравьев на территории каждые 3 дня, по той же схеме, что и в ассоциации II.

Для изучения реакции муравьев на повышение численности подчиненных видов на более низком иерархическом уровне мы в отдельных экспериментах увеличивали численность инфлюентов: *M. lobicornis* в ассоциации I и *M. scabrinodis* в ассоциации III. В гнезда инфлюентов, расположенных на территории субдоминантов, добавляли по 25 куколок в день и ежедневно наблюдали за поведением муравьев.

Реакция муравьев-доминантов на рост семей подчиненных видов

При увеличении численности семьи *F. picea* с помощью куколок-“приемышей” территориальное поведение доминанта *F. uralensis* изменялось сходным образом в трех экспериментах (см. табл. 2). Например, на участке № 1 ассоциации I одна из семей *F. picea* получила 300 куколок. Спустя 8 дней, когда муравьи вышли из коконов, эта семья построила две новые подземные секции в течение двух дней. На 11-й день эксперимента на участке вблизи этих секций (размером около 4 м^2) динамическая плотность муравьев этого вида возросла с 0.3 до 1.5 экз./ $\text{м}^2/\text{мин}$. В то же время динамическая плотность *F. uralensis* на этом же участке выросла с 4 до 40 экз./ $\text{м}^2/\text{мин}$. В течение двух последующих дней *F. uralensis* умертвили и транспортировали в свое гнездо около 250 особей *F. picea*. При этом они не только убивали субдоминантов на кормовом участке, но и проникали к ним в гнездо (мы наблюдали *F. uralensis*, транспортирующих трупы *F. picea* по своим фуражировочным дорогам). Затем они оккупировали новые секции гнезда *F. picea*, используя их как временное гнездо, и до конца лета контролировали прилежащий участок территории. Используя мечение муравьев на территории, мы выявили постоянную группу

пушкообразных, контролирующих этот участок. После этого инцидента *F. uralensis* более не проявляла агрессии по отношению к *F. picea*.

В ассоциации II мы выбрали три семьи *F. cunicularia*, каждая из которых имела трехсекционное гнездо (см. табл. 2). Результаты трех экспериментов были сходными. Так, первая семья получила 2000 куколок в течение 7 дней. Спустя 10 дней после начала эксперимента стала налаживаться оживленная строительная деятельность, и к 15-му дню они сформировали новое надземное гнездо-капсулу на месте бывшего секционного подземного гнезда. К этому времени средняя динамическая плотность особей на их территории выросла с 0.5 до 2.0 экз./ $\text{м}^2/\text{мин}$. Однако постоянный поток фуражиров на территории – как в описанном выше случае с семьей этого вида, свободной от воздействия доминанта, – не успел образоваться, так как *F. pratensis* разрушили вновь построенное гнездо субдоминанта. В течение одного дня эти муравьи убили около 1000 особей и транспортировали их в свое гнездо, а также унесли туда около 500 куколок *F. cunicularia*. Однако, в отличие от *F. uralensis*, они не стали занимать гнездо и территорию *F. cunicularia*, а позволили им действовать на своем кормовом участке после существенного снижения динамической плотности особей.

В ассоциации III *F. sanguinea* терпимо относились к семьям подчиненных видов, подсаженным на их территорию, до тех пор, как их динамическая плотность не превышала критического уровня (см. табл. 2). Так, после возрастания численности семьи *F. cunicularia* они 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 формы межвидового взаимодействия. Так, в эксперименте, проведенном в ассоциации I, мы пытались наращивать численность *M. 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. Как показало мечение муравьев, здесь действовала постоянная по составу группа рабочих, несмотря на сопротивление хозяев гнезда. Если члены этой группы погибли, их заменили 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 наблюдалась в эксперименте, проведенном в ассоциации II, в котором наращивалась численность семьи *M. scabrinodis* (см. табл. 2).

Результаты полевых экспериментов позволяют обнаружить наличие удивительно хрупкого равновесия между конкурентными и ранее описанными (Reznikova, 1982; Резникова, 1983) мутуалистическими отношениями в многовидовых сообществах муравьев, а также выявить пороговые значения динамической плотности особей подчиненных видов, при которой возможно их сосуществование с доминирующими. По-видимому, основой для существования этиологических механизмов регуляции численности в сообществах служит постоянство структуры коадаптивных комплексов муравьев.

Данные, полученные нами в последние годы, позволяют предположить, что в основе способности муравьев к столь тонкой регуляции биотических отношений лежат гибкость их индивидуального поведения и процессы научения. Было экспериментально показано, что именно для муравьев доминирующих видов характерна сложная система коммуникации, основанная на дистантном наведении, а также на способности оценивать количество объектов (Резникова, Рябко, 1990, 1995). Эти способности вполне могут быть использованы муравьями при оценке количества встреч на территории с особями других видов.

Работа поддержана грантом программы "Биоразнообразие" (проект № 218).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Длусский Г.М. Муравьи пустынь. М.: Наука, 1981. 230 с.

Новгородова Т.А., Резникова Ж.И. Экологические аспекты взаимодействия муравьев и тлей в лесопарковой зоне Новосибирского Академгородка // Сибирский экологич. журн. 1996. № 3–4. С. 239–245.

Резникова Ж.И. Межвидовые отношения у муравьев. Новосибирск: Наука, 1983. 205 с.

Резникова Ж.И. Неантагонистические отношения у муравьев, занимающих сходные экологические ниши // Зоол. журн. 1975. Т. 54. Вып. 7. С. 1020–1031.

Резникова Ж.И. Межвидовая иерархия у муравьев // Зоол. журн. 1980. Т. 59. Вып. 8. С. 1168–1176.

Резникова Ж.И., Рябко Б.Я. Теоретико-информационный анализ языка муравьев // Журн. общ. биол. 1990. Т. 51. Вып. 5. С. 601–610.

Резникова Ж.И., Рябко Б.Я. Передача информации о количественных характеристиках объекта у муравьев // Журн. высшей нервной деятельности. 1995. Т. 45. Вып. 3. С. 500–509.

Brian M.V. Social Insect populations. London: Acad. Press. 1965. P. 360.

Galle L. Factors stabilizing the ant populations (Hymenoptera, Formicidae) in the grass associations of the Tisza Basin // Tisza (Szeged, Hungary). 1975. № 10. P. 61–66.

Kaczmarek W. Badania nad zespołami mrowek leśnych // Ecol. Pol. 1953. V. 1. № 2. P. 69–96.

Reznikova J.I. Interspecific communication among ants // Behaviour. 1982. V. 80. № 1–2. P. 84–95.

Reznikova Z. The original pattern of management in ant communities: interspecies social control // Proc. of the VI Internat. Congress of Ecology. Manchester. UR. 1994. P. 27.

Reznikova Zh. The reverse side of mutualism in ant communities: interspecies social control // Proc. of the Fifth Internat. Congress of Systematic and Evolutionary Biology. Budapest, 1996. P. 53.

Savolainen R., Vepsäläinen K. A competition hierarchy among boreal ants: impact on resource partitioning and community structure // Oikos. 1988. V. 51. P. 135–155.