

УДК 595.796 : 591.5

## ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ ЭТОЛОГИЧЕСКИХ АСПЕКТОВ ХИЩНИЧЕСТВА У МУРАВЬЕВ

© 2003 г. Ж. И. Резникова<sup>1</sup>, С. Н. Пантелеева<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Институт систематики и экологии животных СО РАН, Новосибирск

<sup>2</sup>Новосибирский государственный университет

Выявлена высокая охотничья активность *Mutilla rubra*, *M. scabrinodis* и *L. niger* по отношению к ногохвосткам, а также их способность специализироваться на данной добыче посредством специфических охотничьих приемов. Установлено, что отдельные муравьи и целые семьи по отношению к ногохвосткам могут вести себя либо безразлично, либо как хищники-“специалисты”. Численность жертв выделена как основной фактор, влияющий на поведение *Mutilla rubra*. Обсуждаются механизмы формирования специфического охотничьего поведения муравьев по отношению к ногохвосткам.

### ВВЕДЕНИЕ

Этологические аспекты охотничьей деятельности муравьев традиционно рассматривались в двух аспектах: в плане практического использования потенциала муравьев как активных хищников, способных сокращать рост численности фитофагов в очагах размножения, либо в плане анализа комплексов морфолого-этологических адаптаций к специализированному хищничеству. К примерам первого ряда можно отнести исследования, посвященные роли муравьев рода *Formica* как регуляторов численности хвое- и листогрызущих насекомых [см., например, 3, 7]. Как правило, исследователи сосредотачиваются на видах, играющих в многовидовых ассоциациях муравейников роль доминантов, и практически не рассматривают хищническую деятельность субдоминирующих и тем более инфлюентных видов. Примеры второго ряда касаются прежде всего видов, связанных с необычными и (или) труднодоступными (подвижными, хорошо защищенными) видами добычи [25]. Помимо хищников, специализирующихся на узком круге жертв, среди муравьев есть виды, не являющиеся узкими специалистами, но обладающие ярко выраженным морфологическим и поведенческим адаптациями к хищничеству как таковому. Так, *Nagregnathos saltator* (*Ropalidae*) характеризуется крупными размерами, необычно длинными мандибулами, большими, широко расставленными глазами, эффективно используемым жалом. Это позволяет муравьям ловить и парализовывать подвижную добычу – не только бегающих пауков и тараканов, но и летающих и прыгающих мух, бабочек, кузнецов, цикад. Однако большинство видов муравьев – полифаги и неспециализированные зоофаги, не обладающие явно выраженным приспособлениями к активному хищничеству. Это дает основания полагать, что специфика их охотничьей деятель-

ности складывается, главным образом, за счет поведения.

К настоящему времени большинство аспектов взаимоотношений “хищник–жертва”, актуальных для поведенческой экологии, остается неисследованным не только для муравьев, но и вообще для беспозвоночных животных. Это касается таких важных вопросов, как соотношение генерализованного хищничества, облигатной и факультативной специализации в зависимости от обилия и доступности ресурсов, стратегии использования пищевых пятен, способности хищников к переключению на новые виды добычи на основе формирования образа искомого, а также соотношения врожденных охотничьих стереотипов и гибких поведенческих реакций по отношению к потенциальной добыче.

Слабая изученность этологических аспектов хищничества у беспозвоночных животных и, в частности, у насекомых объясняется методическими трудностями, главная из которых – выбор адекватного объекта, который бы не “разочаровывал” исследователя стереотипностью поведенческих реакций. Сравнительному анализу процессов научения у беспозвоночных посвящено большое количество работ [12]. Однако существует огромный разрыв между количеством лабораторных экспериментов и исследований, посвященных поведению беспозвоночных в естественной среде (или хотя бы ее экспериментальным модуляциям). Это касается и практически всех аспектов хищнической деятельности. Так, например, способность хищников к “переключению на основе формирования образа” была впервые описана Тинбергеном [35] для птиц и с тех пор исследовалась главным образом на птицах [30]. На примере насекомых было продемонстрировано переключение водяных клопов *Notonecta glauca* с одного вида мелких ракообразных на сменяющий

его другой массовый вид на основе накапливающегося охотничьего опыта [28]. Сходные, хотя и более скромные результаты были получены на личинках стрекоз [18, 26]. Имеется и ряд отрицательных результатов. Так, личинки веснянок оказались не способными к переключению на иную добычу [31].

Данные о гибком поведении хищных насекомых накапливаются очень медленно, хотя в этом направлении получены отдельные интересные результаты [11]. Выясняется, что, как и у позвоночных животных, в популяциях хищных насекомых существуют значительные индивидуальные вариации в способностях к обучению. Так, на нескольких видах хищных жужелиц экспериментально показано, что одни особи используют разнообразные тактики для избегания столкновений с муравьями, включающие эффективное использование индивидуального опыта, тогда как другие члены той же популяции способны лишь к стереотипным действиям [15]. Личинки божьих коровок *Anisoleptia tetrasticta*, использующие специфичное поведение для охоты на свою основную добычу *Libyaspis* sp. (Hemiptera) (поддевание и переворачивание с помощью длинных передних ног жертвы, "вжимающейся" в лист, с последующим укусом в центральную часть и парализацией), стереотипно применяют ту же сложную последовательность действий для умерщвления дополнительной добычи, которая встречается им реже, но гораздо доступнее для поимки – *Cateraultiella rugosa*. Анализ этограмм показал, что часть особей в популяции божьих коровок обладает достаточной гибкостью поведения для того, чтобы действовать экономично, не предпринимая излишних движений [20].

Перепончатокрылые давно занимают особое место в ряду объектов изучения интеллектуальных способностей. Начало целому направлению исследований положил один из самых авторитетных этологов В. Торп, пришедший к выводу, что оса-аммофила способна к обучению в большей степени, чем собака [13, 34]. Муравьи, сочетающие разнообразные поведенческие стереотипы и способность к гибкому изменению поведения на основе накопления опыта, могут служить прекрасным модельным объектом для исследования основных и выявления новых аспектов в системе "хищник – жертва". Для постановки такой задачи нужна ситуация, в которой поиск и поимка добычи требуют активного и сложного поведения, и в то же время встречи с однотипной добычей достаточно часто повторяются.

В качестве потенциальных партнеров среди массовых обитателей подстилки и почвы в лесной и лесостепной зонах мы выбрали муравьев рода *Mutilla* (Mutillidae) и ногохвосток (*Collembola*). Многие авторы отмечали наличие зна-

чительного количества коллембол в добыче *Mutilla*, но до сих пор считалось, что эти муравьи способны лишь подбирать тех ногохвосток, которые погибли или временно утратили подвижность, например, во время линьки [1]. Феномен активной охоты муравьев на ногохвосток рассматривался ранее лишь в ряду экзотических явлений. Несмотря на то, что ногохвостки широко распространены и многочисленны в разных природных зонах и ландшафтах, они не могут рассматриваться в качестве "легкой добычи" для хищных беспозвоночных. По крайней мере, это касается коллембол, обитающих в поверхностных слоях подстилки и почвы, а также амфибионтов: они обладают прыгательной вилкой, позволяющей им резко менять направление движения. Среди муравьев в качестве активных охотников на коллембол до сих пор были известны лишь тропические виды трибы *Dacetinae*. Некоторые из них (например, *Strumigenys ludia*, *Trichoscapa tembranifera*) специализируются на этой добыче и обладают морфологическими приспособлениями, в частности, защелкивающими мандибулами-ловушками, в сочетании с весьма специфическими поведенческими стереотипами [25]. Нами впервые была выявлена способность одного из массовых видов муравьев Евразии – *M. rubra* – эффективно охотиться на живых ногохвосток [17]. Первоначально мы рассматривали эту форму поведения как предположительно специфичную для *Mutilla*. Это предположение подкреплялось тем, что *Lasius niger* (Formicinae), принадлежащие к той же размерной категории, что и *Mutilla* (Mutillidae), и также собирающие мертвых и живых беспозвоночных в подстилочно-почвенном ярусе, в наших полевых экспериментах не проявляли себя как охотники на ногохвосток и ловили их лишь в результате случайных столкновений. Дальнейшие исследования показали, что охотничье поведение мелких муравьев-стратобионтов вариантно и что в целом этологические аспекты их трофического взаимодействия с ногохвостками многогранны и охватывают практически все перечисленные выше малоисследованные аспекты хищнического поведения.

Данная работа является первой попыткой детально исследовать этологические аспекты охотничьей деятельности муравьев-стратобионтов, играющих в полных многовидовых ассоциациях муравейников роль инфлюенсов. Выбор взаимодействующих насекомых (*Mutilla* и *Lasius* – основные охотники, и *Collembola* – массовая добыча) позволяет выявить ранее неизвестные аспекты охотничьего поведения и выделить перспективные направления изучения этологических аспектов хищничества у муравьев.

Конкретные задачи – выявление стереотипов охотничьего поведения муравьев, исследование изменения хищнической деятельности в зависи-

мости от обилия и доступности жертв, а также исследование способности муравьев переключаться на массовый вид добычи, требующий применения специфической техники охоты.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Первые опыты с отработкой методик проводились в 1998 г. Основные данные получены в 1999–2001 гг. на 11 семьях *M. rubra* и 4 семьях *Lasius niger* в лесопарковой зоне Новосибирского Академгородка и в 2001 г. на 4 семьях *M. scabrinodis* и 3 *L. niger* в злаково-разнотравной солончаковой степи на юге Новосибирской области в окрестностях г. Карасук (Карабусский стационар ИСиЭЖ СО РАН).

Муравьи всех выбранных видов способны образовывать самостоятельные (одновидовые) поселения со сложной структурой и очень высокой численностью. Плотность *Mutilla rubra* в таких поселениях достигает 40 гнезд на 100 м<sup>2</sup> [19]. У всех трех видов выявлены способность к научению и гибкие поведенческие реакции, включающие у *Mutilla* множественные системы коммуникации [2, 4, 8]. Фиксация состава приносимой в гнезда добычи в районах исследования показала, что эти муравьи являются неспециализированными зоофагами, в их добыче преобладают мертвые беспозвоночные и их остатки, однако, в периоды массового размножения мелких насекомых (цикадок, клопов) они могут переключаться на питание ими [16]. До сих пор предполагалось, что эти виды подбирают насекомых, утративших подвижность.

Для того чтобы наблюдать процесс охоты, была разработана следующая методика: живые ногохвостки *Tomocerus sibiricus* (по 30 особей) помещались в стеклянные контейнеры (6 см в диаметре и 12 см в высоту) с гипсовым дном, содержащие прозрачный субстрат, имитирующий лесную подстилку (использовалась нарезанная "соломка" пластиковых бутылок). Методические эксперименты показали, что в таких условиях муравьи демонстрируют поисковое и охотничье поведение, тогда как в контейнерах, содержащих ногохвосток, но лишенных "подстилки" муравьи не задерживались. Можно полагать, что подстилка (как и ее имитация), представляя укрытия, создает в то же время и систему "ловушек", облегчая задачу тем хищникам, которые способны "загнать в угол" потенциальную жертву. Для наблюдений за охотничьим поведением муравьев открытые контейнеры вкапывались в почву на расстоянии 30–50 см от входа в гнездо таким образом, что верхний край контейнера был на одном уровне с подстилкой. Муравьи находили контейнер самостоятельно, обычно через 20–30 мин после его установки. Поскольку муравьи имели свободный доступ к контейнеру, в

нем могло находиться до трех особей одновременно, но наблюдения проводились лишь за одним муравьем. Фиксировали последовательность поведенческих элементов: положение покоя, чистка антенн, обследование субстрата, взаимодействие с ногохвостками в случае контактов. Посещение контейнера отмечалось как результативное, если муравей покидал контейнер с добычей. Наблюдения проводились по 4 ч в день, по 2–3 дня для каждой семьи. Для того, чтобы пронаблюдать возможные повторные посещения контейнера муравьями, применяли индивидуальное мечение фуражиров, активно передвигающихся по кормовому участку (по 20 особей *M. scabrinodis* и *L. niger* и 10 *M. rubra*).

Охотничьую активность муравьев в местообитаниях с различной численностью подстилочных ногохвосток анализировали по результатам серии опытов с 6 семьями *M. rubra*, расположенным в биотопах с различной численностью ногохвосток. Динамическая плотность коллембол учитывалась с помощью прозрачной пластиинки (25 × 25 см), помещенной на поверхность подстилки [32]. Проводилось по 10 учетов ногохвосток на площадках вблизи 6 гнезд *Mutilla* (по 4 площадки у каждого гнезда). Затем на каждой площадке по 20 муравьев, взятых с кормового участка семьи, поочередно помещали в контейнер и наблюдали за ними до того момента, когда они покидали контейнер. Сравнивали количество охотничьих бросков муравьев на ногохвосток в местообитаниях, "бедных" и "богатых" этим видом добычи.

Для того чтобы выяснить, какую часть добычи муравьев ногохвостки составляют в естественных условиях, проводились учеты пищевых единиц, приносимых *M. rubra* в гнезда. Сбор добычи проводили у 11 гнезд (5 на участке берескового леса и 6 – в сосновом лесу), по 4 ч для каждого из них. Для получения представлений о потенциальной добыче муравьев брали биоценометрические пробы подстилки и верхнего слоя почвы (до 5 см) с помощью биоценометра (30 × 30 см) – четыре пробы в бересняке и две в сосновке. Пробы разбирали и подсчитывали процентное соотношение обнаруженных беспозвоночных.

Все опыты и наблюдения проводились в периоды высокой сезонной и суточной активности муравьев: в июне–августе в Академгородке (9–12 и 17–22 ч) и в июле на Карабусском стационаре (16–20 ч). Всего проведено 240 ч наблюдений: 120 ч для *M. rubra*, 50 для *M. scabrinodis* и 70 для *L. niger*.

### ТАКТИКА И ТЕХНИКА ОХОТЫ МУРАВЬЕВ РАЗНЫХ ВИДОВ НА НОГОХВОСТОК

У всех видов муравьев были выявлены семьи, использующие ногохвосток в качестве добычи, и

семьи, равнодушные к ним. Члены "охотничьих" семей, тем или иным путем попадающие в контейнер, также весьма отчетливо разделялись по их отношению к потенциальным жертвам на "безразличных" и "охотников-специалистов". Первые лишь в единичных случаях совершили броски в сторону ногохвосток, все время пребывания в контейнере уходило у них на перемещение по искусственной подстилке и чистку антенн. Они проводили в контейнере 1–1.5 мин. "Специалисты" всех трех видов после первого же случайного столкновения с ногохвосткой (это происходило спустя 5–25 сек) демонстрировали направленное поисковое и достаточно специфичное охотничье поведение. Муттиса проводили в контейнере в среднем по 2 мин, а *L. niger* – 3.5, после чего они покидали контейнер с добычей или без нее. Для каждого вида удалось проанализировать несколько повторных посещений контейнера одним и тем же "охотником", возвращающимся за новой добычей. Число охотников, нападавших на ногохвосток, по отношению ко всем муравьям, посетившим контейнер, составляло у *M. rubra* – 61%, у *M. scabrinodis* и *L. niger* – 76 и 78% соответственно. Мы расценивали посещения, которые заканчивались поимкой добычи, как результативные. "Результативность охоты" оценивалась как относительное количество результативных посещений контейнера всеми муравьями ко всем визитам муравьев за наблюдаемый период. Это позволило сравнить охотничью активность разных видов (табл. 1). В целом, в ряду хищников (как позвоночных, так и беспозвоночных) результативность всех трех видов может считаться весьма высокой [21].

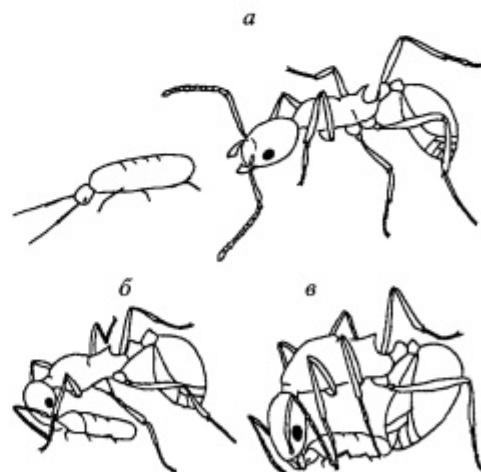
Время, затрачиваемое муравьями на поимку добычи (с момента попадания в контейнер до выхода из него с пойманной ногохвосткой), у всех трех видов различалось незначительно. Существенно различалось число нападений (бросков) на ногохвосток: у *L. niger* почти вдвое больше, чем для каждого из видов Муттиса. Это различие является высокозначимым ( $p < 0.05$ ). Среднее количество бросков в минуту составляло для *M. scabrinodis*  $2.3 \pm 2.1$  ( $n = 37$ ); для *M. rubra*  $3.6 \pm 2.0$  ( $n = 37$ ); для *L. niger*  $6.7 \pm 4.2$  ( $n = 50$ ).

Разница в числе нападений на добычу связана с явно выраженным различием в технике охоты, то есть в поведении по отношению к ногохвосткам после первого случайного столкновения с одной из них. У двух видов Муттиса охотничье поведение сходно во всех деталях, которые удалось проследить. Существенные различия в технике охоты наблюдаются между Муттиса и *Lasius*. Первые, попав в контейнер, ловко (но неторопливо) перемещались в толще искусственной подстилки, исследовали антенами субстрат. После первого столкновения с ногохвосткой муравей совершал быстрый и резкий бросок в ее сторону

Таблица 1. Результативность охоты на ногохвосток у муравьев разных видов

Показатель	<i>M. scabrinodis</i>	<i>M. rubra</i>	<i>L. niger</i>
Посетили контейнер	60	322	69
Ушли с добычей	41	175	57
Результативность	0.68	0.54	0.83

с раскрытыми жвалами – как бы наскакивал всем телом сверху (эта группа движений муравья напоминает движения мышющей лисы). Удача броска зависела от того, удавалось ли ему зацепить жвалами жертву. В случае неудачной попытки жертва выскользывала. Если попытка была удачной (то есть удавалось зацепить и затем схватить добычу), муравей наклонял голову к груди, прижимая к себе жертву, иногда перехватывал ее по-удобнее, поджимал брюшко и жалил ее, после чего сразу уносил в гнездо. Последовательность поведенческих актов носит постоянный характер (рисунок) и может расцениваться как фиксированный комплекс действий (ФКД) (в некоторых учебниках КФД; подробно см. [5, 9]). Характерно, что, упустив ногохвостку, муравей часто продолжал ту же группу движений вхолостую, то есть так же наклонял голову к груди и прижимал брюшко. *L. niger*, попав в контейнер, вначале передвигались намного медленнее, чем Муттиса, так же ощупывая антенами субстрат. После столкновения с ногохвосткой муравей резко активировался: начинал очень быстро бегать по субстрату, вспугивая ногохвосток и наскакивая на них. На этом этапе охоты наблюдались существенные отличия. Муттиса после первой встречи с потенциальной добычей продолжал двигаться



Элементы завершающего акта охоты *M. rubra*: а – муравей приближается к ногохвостке с раскрытыми жвалами, б – прижимает к себе ногохвостку, в – жалит.

**Таблица 2.** Количество экземпляров (*N*) и процентное соотношение беспозвоночных в биоценометрических пробах (подстилка и верхний слой почвы) и добыче муравьев на участке берескового леса и в сосновке (местообитании с высокой плотностью ногохвосток)

Группа беспозвоночных	Бересняк				Сосновка			
	Добыча		Проба		Добыча		Проба	
	<i>N</i>	%	<i>N</i>	%	<i>N</i>	%	<i>N</i>	%
<b>NEMATODA</b>	—	—	10	6.9	—	—	7	13.7
<b>OLIGOCHAETA</b>								
Lumbricidae	1	0.7	2	1.4	—	—	1	2.0
<b>MYRIAPODA</b>	12	7.8	8	5.5	1	0.8	2	3.9
ARANEI	11	7.2	11	7.6	3	2.3	1	2.0
ACARIFORMES	1	0.7	35	24.3	—	—	1	2.0
COLLEMBOLA	9	5.9	35	24.3	124	94.6	28	54.9
<b>HOMOPTERA</b>								
Aphididae	5	3.2	7	4.9	—	—	5	9.8
Cicadidae	2	1.3	9	6.3	—	—	—	—
HEMIPTERA	51	33.3	12	8.3	1	0.8	2	3.9
COLEOPTERA	11	7.1	7	4.9	2	1.5	4	7.8
DIPTERA	44	28.8	6	4.2	—	—	—	—
LEPIDOPTERA	2	1.3	1	0.7	—	—	—	—
Larvae	4	2.6	1	0.7	—	—	—	—
Всего	153	100	144	100	131	100	51	100
Сухие фрагменты беспозвоночных	50		47					

медленно, ощупывал субстрат, постукивая по нему антеннами, забирался в скважинки между элементами "подстилки" и также обследовал их антеннами. *Lasius*, наоборот, после столкновения с ногохвосткой начинал "носиться как угорелый", как бы обследуя субстрат ногами и пробегая по всем возможным укрытиям коллемболов (антенны в поиске не задействованы). Поэтому *Lasius* чаще сталкивался с жертвами, и, как говорилось выше, число нападений (бросков) в минуту у этого вида почти вдвое больше, чем у *Мутмиса*. Как и *Мутмиса*, *Lasius* наскакивал на жертву с широко раскрытыми жвалами, стараясь ее зацепить. После заключительного броска группы движений у всех видов были сходны, с той разницей, что *Lasius* убивал добычу сжатием челюстей, а *Мутмиса* действовал жалом. Завершающий акт охоты (от броска до умерщвления добычи) занимал у всех видов несколько секунд (максимум 15, обычно 7–8). Длительность этого акта зависела от размера ногохвостки и от того, насколько удачно муравей ее схватил.

Представляется уместным поместить предварительные данные об охотничьем поведении еще одного стратобиона – *Tetramorium caespitum*. Хотя этот вид нами пока специально не исследовался, за время наблюдений удалось зарегистрировать 3 результативных случая посещения контейнера одной особью. После первого посещения муравей был помечен и затем дважды возвращался за добычей. Его поведение в целом было сходно с *Мутмиса*. При первом посещении деталей за-

фиксировать не удалось, при втором и третьем он совершил, соответственно, 13 бросков за 5 мин и 4 броска за 1.25 мин. Перемещался по контейнеру медленно и, возможно, нападал, подкрадываясь к добыче (один раз схватил ногохвостку за ногу, что не характерно для других наблюдаемых видов).

#### ЗАВИСИМОСТЬ ХИЩНИЧЕСКОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ МУРАВЬЕВ ОТ ОБИЛИЯ ПОТЕНЦИАЛЬНЫХ ЖЕРТВ

Этот вопрос исследовался на примере *M. rubra*. На первом этапе сопоставлялись спектры добычи муравьев в двух местообитаниях, различных по составу потенциальных жертв. В сосновке был выбран участок с высокой плотностью подстилочных ногохвосток, особенно *Tomocerus sibiricus*. Это нашло отражение в биоценометрических пробах (табл. 2). Специальные учеты с помощью рамок выявили плотность ногохвосток в бересняке  $2.10 \pm 0.40$ , а в сосновке  $6.8 \pm 1.56$  экз./225 см<sup>2</sup> (табл. 3). Дополнительные наблюдения показали, что *T. sibiricus* наибольшей численности достигали на обочине тропы, вблизи участка с исследуемыми гнездами *Мутмиса*. Здесь ногохвостки концентрировались под небольшими камнями и разлагающимися древесными остатками. Население беспозвоночных в бересняке было более разнообразным, однако, не все группы беспозвоночных можно считать потенциальной добычей му-

**Таблица 3.** Сравнение показателей хищнического поведения *M. rubra* из семей, расположенных в местообитаниях с разной плотностью ногохвосток

Семья муравьев	Плотность ногохвосток в биотопе (экз./225 см <sup>2</sup> )	Число нападений муравьев на ногохвосток в мин (среднее для 20 муравьев)	Число единиц добычи, принесенной муравьями в гнездо за 2 часа	Доля ногохвосток в добыче (%)
1	0	0.35 ± 0.60	19	0
2	0	0.20 ± 0.30	19	0
3	2.10 ± 0.04	0.54 ± 0.09	18	17
4	6.80 ± 1.56	3.10 ± 0.53	34	36
5	6.80 ± 1.56	3.31 ± 0.57	22	80
6	8.1 ± 1.25	3.30 ± 1.33	28	100

равьев. Так, нематоды, клещи, почвенные мелкие ногохвостки не входят в их пищевой спектр.

Состав добычи муравьев в выбранных местообитаниях существенно различался. При большой плотности подстилочных ногохвосток (в сосняке) они становятся основным объектом питания: доля ногохвосток в пищевом спектре достигает 95%. В местообитании с равномерным распределением групп потенциальной добычи (в березняке) спектр добычи муравьев весьма разнообразен (табл. 2). Преобладают мертвые сухие беспозвоночные (около 60%), или их фрагменты. В качестве свежей белковой пищи муравьи приносили в гнездо тлей, ювенильные формы цикад и клопов. Существенно различается и скорость приноса добычи муравьями. Так, в богатом ногохвостками местообитании муравьи приносили в среднем  $13.1 \pm 1.6$  единиц в час, в бедном –  $6.4 \pm 2.8$ .

Сопоставление спектров добычи в разных местообитаниях дает основания полагать, что *M. rubra* способны гибко менять состав добычи и практически полностью переключаться на живых ногохвосток в местах их высокой концентрации.

На втором этапе исследований мы сопоставили охотничье поведение муравьев в разных местообитаниях с помощью опытов, в которых муравьи последовательно помещались в контейнеры с ногохвостками. Были выявлены существенные различия в реакции муравьев на потенциальную добычу. В местообитаниях, где подстилочных ногохвосток почти нет, муравьи практически не проявляли заинтересованности по отношению к живым коллемболам в контейнере. Количество нападений было незначительно, случайные столкновения носили нейтральный характер. Однако, найдя в контейнере неподвижную ногохвостку – мертвую или ослабленную, муравьи уносили ее в гнездо. Поскольку экспериментаторы следили за тем, чтобы в контейнере не было мертвых ногохвосток, такие случаи были единичными. Следует отметить, что при отработке методик в лаборатории все муравьи из любых семей уносили всех неподвижных ногохвосток, найденных в контейнере.

Муравьи из “богатых” местообитаний активно охотились на ногохвосток, совершая броски в их сторону при первом же столкновении, переходя затем к направленному поиску. Поскольку речь идет о муравьях, специально подсаженных в контейнер, что влияло на их охотничье поведение, они вели себя менее результативно, чем особи, свободно посещавшие контейнеры. В некоторых случаях муравьи, демонстрирующие типичное охотничье поведение, уходили без добычи. Всего 40% из специально помещенных в контейнер муравьев поймали ногохвостку и унесли в гнездо, но и это существенно отличается от нулевого результата у семей из бедных коллемболами биотопов. В табл. 3 сопоставлены результаты наблюдений за муравьями в контейнерах и учетов добычи, приносимой теми же семьями в гнезда. В семьях, “специализирующихся” на ногохвостках, число нападений на потенциальную добычу в контейнерах в несколько раз больше.

## ОБСУЖДЕНИЕ

На примере *M. rubra*, *M. scabrinodis*, *L. niger* и *T. caespitum* (правда, всего лишь одной особи) можно полагать, что муравьи-стратобионты способны не только действовать как неспециализированные зоофаги, но и переключаться на массовую добычу, требующую для поимки специализированных стереотипов охотниччьего поведения. Наблюдаемую нами зависимость охотничьей активности от численности потенциальной добычи можно расценивать как проявление способности муравьев к факультативной специализации (в данном случае – на ногохвостках). Выявленную закономерность можно рассматривать в рамках теории эффективности эксплуатации ресурсов при хищнической деятельности [22]: в случае высокой плотности потенциальных жертв создаются благоприятные условия для облигатных специалистов, при низкой плотности – для “генералистов”, а при флуктуации численности живых ресурсов максимальная энергетическая эффективность достигается за счет факультативной специализа-

ции. Многие исследования подтверждают, что высокая частота встреч с потенциальными жертвами является одним из оснований для специализации хищников на данном виде добычи [33]. Естественно, хищники не всегда атакуют животных определенного фенотипа (морфы) в соответствии с их динамической плотностью, а действуют с избирательностью, нередко даже и противоположной. Этот феномен получил название апостатической (уклоняющейся) избирательности [21]. В описываемой нами ситуации, вероятно, имеет место сравнительно простая зависимость между склонностью муравьев-стратобионтов охотиться на ногохвосток и частотой встреч с ними.

Этологические аспекты взаимодействия исследуемых видов представляют существенный интерес в плане формирования представлений о роли врожденных стереотипов и приобретенных навыков в охотничьем поведении муравьев. В связи с этой проблемой возникает два вопроса: о соотношении в семье муравьев разных функциональных групп, специализирующихся на определенных видах деятельности, и механизмах формирования специализированного охотничьего поведения по отношению к специфической добыче у индивидуумов.

Известно, что у многих видов муравьев охотой занимаются представители функциональной группы активных фуражиров [6]. Данные о поведении "охотников на коллембол" и "равнодушных к коллемболам" у тех семей исследуемых видов, которые проявили интерес к данному виду добычи, позволяют предположить, что среди активных фуражиров, обследующих кормовой участок и посещающих контейнеры, выделяется группа специалистов, хорошоправляющихся с поимкой ногохвосток и осуществляющих их направленный поиск.

На данном этапе исследований мы можем, исходя из различий в поведении семей Muttisca, находящихся в разных условиях, предложить две гипотезы о формировании охотничьего поведения муравьев по отношению к столь специфичной добыче. Обе гипотезы основаны на том, что в семьях, не встречающихся с ногохвостками (по-видимому, на протяжении, по крайней мере, нескольких поколений муравьев), не проявлялось реакции на них как на потенциальных жертв, а в семьях, находящихся в соответствующих "пищевых пятнах", можно было наблюдать проявление высоко специфичных охотничьих стереотипов.

Во-первых, можно полагать, что потенциально представители каждого из исследованных видов обладают значительно более широким набором ФКД, чем можно наблюдать на примере отдельной семьи. Такой набор может быть характерен для рода или подсемейства в целом, но у каждой семьи в определенных условиях реа-

лизуется лишь какая-то его часть. Для того, чтобы определенный ФКД проявился у особей данной семьи, необходимо, чтобы был превышен порог его провокации. Это может быть вызвано различными механизмами [10]. Например, известно, что повышение уровня активации нервной системы выявляет скрытые элементы "родового поведения" [29]. Для насекомых подобная ситуация была описана Хаасом [24] на примере шмелей. Изменяя местоположение гнезд, отыскиваемых шмелями, он вызывал у насекомых состояние повышенного возбуждения и "стресса", после чего наблюдал расширение поведенческого репертуара за счет включения в него стереотипных элементов, свойственных другим видам шмелей того же рода. Это было расценено как потенциальная готовность к выполнению ФКД, в норме не характерных для вида, но присущих роду в целом.

В нашем случае механизмы провокации у муравьев специфического (и, возможно, скрытого) ФКД, связанного с охотой на ногохвосток, могут быть иными. Представляется перспективным рассмотреть действие специфического состава пищи в качестве триггера. Исследования раннего формирования поведения трофобионтов, выращивающих падь у тлей [14], показали, что у "навивных" (воспитанных в полной изоляции) муравьев первые капли сладкой пади, случайно полученные от симбионтов, запускают сложный ФКД, связанный с "узнаванием" видотипического объекта поведения. На проявление полного стереотипа выращивания пади у тлей, включающего несколько последовательных поведенческих актов, у первых особей, посетивших колонии тлей в лаборатории, уходит несколько часов. У муравьев, имеющих возможность наблюдать контакты конспецифических особей с тлями, этот период существенно сокращается, что дает возможность предположить наличие "социального облегчения" в процессе запуска ФКД. По аналогии можно предположить, что появление пищевого пятна, в виде размножившихся в большом количестве ногохвосток, приводит сначала к существенному возрастанию в пищевом рационе семьи доли ногохвосток, подобранных на почве (погибших или утративших подвижность). Специфический состав нутриентов, характерный для этой добычи, провоцирует превышение порога "родового" ФКД. Это может осуществляться на уровне индивидуальных реакций первых имаго, которые "распробовали" новую добычу (как в случае с трофобионтами). Подражательные реакции способствуют быстрому распространению охотничьего стереотипа в семье, а индивидуальный опыт приводит к его "оттачиванию". Можно предположить и иной путь формирования охотничьего стереотипа на уровне семьи: из личинок, вскормленных ногохвостками, развиваются готовые "охотники на

ногохвосток". В пользу последнего предположения говорят данные Годзинской и соавторов [23], показавших, что вскармливание личинок муравьев-жнецов *Messor barbarus* определенной пищей влияет на поисковое поведение имаго, развившихся из этих личинок: они ищут пищу сходного биохимического состава.

Вторая гипотеза формирования охотничьего поведения носит "эпигенетический" характер и основана на предположении о способности муравьев к обучению новой для них технике охоты. Подобное объяснение дано в работе [27], автор которой наблюдал переключение муравьев-жнецов на сбор семян, требующих иного, чем прежде, подхода к их срезанию с растений. Однако в пользу первой гипотезы свидетельствует высокое сходство стереотипов у муравьев разных видов, а также у особей из разных семей одного вида, но из разных местообитаний. Напротив, не исключено, что данные [27] имеют другое объяснение, поскольку автор не сравнивал ни поведение муравьев из разных местообитаний, ни поведение близких видов.

Гибкость в поведении муравьев в любом случае имеет место и проявляется, по крайней мере, на стадии поиска новых пищевых пятен, при оперативном "принятии решения" об эксплуатации нового источника пищи и запоминании его локализации.

Обсуждаемые гипотезы, конечно, не исчерпывают всех возможных предположений о внутренних механизмах переключения муравьев на различные виды добычи. Этот вопрос требует дальнейшего экспериментального изучения.

Работа поддержана грантами РФФИ (№ 02-04-48386) и Минобразования РФ по фундаментальным исследованиям в области естественных наук (Е00-6.065). Авторы благодарят О.Г. Березину за плодотворную дискуссию.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Брайен М. Общественные насекомые. Экология и поведение. М.: Мир, 1986. 398 с.
- Дашевский Б.А., Карась А.Я., Удалова Г.П. // Журн. высшей нерв. деят. 1989. Т. 39. № 1. С. 81.
- Длусский Г.М. Муравьи рода формика. М.: Наука, 1967. 236 с.
- Длусский Г.М., Волцит О.В., Султанов А.В. // Зоол. журн. 1978. Т. 57. № 1. С. 65.
- Дьюсбери Д. Поведение животных. Сравнительные аспекты. М.: Мир, 1981. 480 с.
- Захаров А.А. Организация сообществ у муравьев. М.: Наука, 1991. 278 с.
- Захаров А.А., Орлова Т.А., Суворов А.А. // Муравьи и защита леса. Новосибирск: Биол. ин-т СО АН СССР, 1987. С. 27.
- Захаров А.А., Орлова Т.А. // Поведение насекомых. М.: Наука, 1984. С. 43.
- Зорина З.А., Полетаева И.И., Резникова Ж.И. Основы этологии и генетики поведения. М.: Изд-во МГУ, 1999. 383 с.
- Полетаева И.И., Романова Л.Г. // Итоги науки и техники. Серия Физиология человека и животных. Т. 42. ВИНТИИ. 1990. 123 с.
- Резник С.Я. // Пищевая специализация насекомых. СПб.: Гидрометиздат, 1993. С. 5.
- Резникова Ж.И. Интеллект и язык. Животные и человек в зеркале эксперимента. М.: Наука, 2000. 280 с.
- Резникова Ж.И. Между драконом и яростью. Этологические и эволюционные аспекты межвидовых отношений животных. М.: Научный мир, 2000. 205 с.
- Резникова Ж.И., Новгородова Т.А. // ДАН. Общая биология. 1998. Т. 359. № 4. С. 572.
- Резникова Ж.И., Дорошева Е.А. // ДАН. Общая биология. 2000. Т. 375. № 4. С. 571.
- Резникова Ж.И., Куликов А.В. // Энтомол. обозрение. 1978. Т. 57. № 1. С. 68.
- Резникова Ж.И., Пантелеева С.Н. // ДАН. Общая биология. 2001. Т. 380. № 4. С. 567.
- Рязанова Г.И., Мазохин-Поршияков Г.А. // ДАН. Общая биология. 1994. Т. 335. № 5. С. 662.
- Федосеева Е.Б. // Успехи современ. биологии. 1998. Т. 118. № 3. С. 331.
- Dejean A., Orivel J., Gibernau M. // Behavioral Ecology. 2002. V. 13. № 2. P. 154.
- Endler J.A. // Behavioural Ecology (Eds. J.R. Krebs and N.B. Davies). Oxford: Blackwell, 1991. P. 169.
- Glasser J.W. // Ecology. 1984. V. 65. P. 1570.
- Godzinska E.I., Korczynska J., Wagner-Ziemka A., Kieruzel M., Szcuka A. // Proc. of the 2001 Berlin Meeting of the European Sections of IUSSI. Berlin. 2001. S. 65.
- Haas A. // Zeitschrift fur vergleichende Physiologie. B. 31. S. 281.
- Hölldobler B., Wilson E.O. The Ants. Harvard Univ. Press, 1990. 732 p.
- Johansson F. // Odonatologica. 1990. V. 19. P. 39.
- Johnson R.A. // Ecology. 1991. V. 72. № 4. P. 1408.
- Lawton J.H., Beddington J.R., Bonser R. // Ecological Stability. (M.B. Uscher and M.H. Williamson, Eds.). L.: Chapman and Hall, 1974. P. 141.
- Leyhausen P. Cat Behaviour. N.Y.-L., 1979. 380 p.
- Lima S.L., Dill L.M. // Can. J. Zool. 1990. V. 68. P. 619.
- Peckarsky B.L., Cowan C.A., Anderson C.R. // Ecology. 1994. V. 75. № 1. P. 166.
- Prinzig A. // Canopy Arthropods. L., 1997. 453 p.
- Real L., Caraco T. // Annual Review of Ecology and Systematics. 1986. V. 17. P. 371.
- Thorpe W.H. // Behaviour. 1960. № 2. P. 257.
- Tinbergen L. // Archives neerlandaises de Zoologie. 1960. V. 13. P. 266.

**Experimental Investigation of Behavioral Aspects of Predation in Ants****Zh. I. Reznikova<sup>1</sup>, S. N. Panteleeva<sup>2</sup>**<sup>1</sup> *Institute of Animal Systematics and Ecology, Siberian Division, Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russia*<sup>2</sup> *Novosibirsk State University, Novosibirsk, Russia*

Field observations and experiments revealed a high level of predation on collembolans in *Myrmica rubra*, *M. scabrinodis*, and *Lasius niger*. These species appear to specialize in hunting for springtails applying specific hunting methods. Not only individuals but also whole colonies may be divided into two groups that behave differently toward springtails: either indifferently or as specialized predators. The experiments on *M. rubra* enable us to consider the population density as the main factor affecting the hunting behavior of ants. Possible mechanisms of developing specific hunting behavior of ants are discussed.