

# **ЭТОЛОГИЯ НАСЕКОМЫХ И КЛЕЩЕЙ**

(пространственная ориентация)

Томск—1977

ОПЫТ ИЗУЧЕНИЯ ПОВЕДЕНИЯ НАСЕКОМЫХ В СВЯЗИ С ЯРУСНОЙ  
СТРУКТУРОЙ БИОГЕОЦЕНОЗА ( ODONATA, ACridoidea, Formicidae )

В.В.Заика, И.Б.Стебаев,  
Ю.И.Резникова

Характеристика насекомых как части биогеоценоза только с помощью их биомассы, продукции и пищевой специализации необходима, но едва ли ее можно считать достаточной. Насекомые чрезвычайно полно используют все имеющиеся экологические ниши и быстро занимают все появившиеся вновь. Этим они обязаны исключительному разнообразию своих поведенческих реакций — именно в нем, наряду с высокой плодовитостью насекомых, заключена основная причина их важного значения в регуляторных процессах биогеоценозов. В то же время методы исследования поведения насекомых еще не удовлетворяют потребностям биогеоэкологии. Точные лабораторные эксперименты, дающие количественные результаты, касаются в основном отдельных физиологических

ких закономерностей, а наблюдения за сложными формами поведения в природе часто носят субъективный характер.

Одна из главных причин разрыва между зарождающейся функционально-экологической этологией насекомых и биогеоценологией, на наш взгляд, состоит в недостаточной разработке строгой количественной характеристики их поведенческих реакций в природе и методов одновременного наблюдения за большим числом экземпляров. Это делает невозможным использование данных о поведении насекомых на том же количественном уровне, что и данных по биомассе, трофике и продукции для наземных форм. Особенно ощутимо отсутствие методов эксперимента, моделирующего сложную природную среду.

Цель данного сообщения – внести вклад в характеристику поведения разных групп насекомых с помощью количественных методов. Мы выбрали представителей трех ярусов биогеоценоза: наземного, травяного и воздушного. Такой принцип не случаен – адаптация к ярусам лежит в основе эволюционной дифференциации животных на жизненные формы, определяя характер их движения, ориентации и способы добывания пищи [Стебаев, 1970].

В воздушном ярусе исследовались 3 группы стрекоз – наиболее заметных хищников, деятельность которых тесно связана с характером распределения их добычи и локализуется соответственно на различных уровнях воздушного слоя – от высоких крон деревьев до пространства между стеблями трав. В самом травяном ярусе изучались саранчовые – самые массовые и тесно связанные с растениями насекомые, которые в зависимости от их морфоадаптивных черт могут подразделяться на открытых и полукровных геофилов, факультативных и облигатных фитофилов [Стебаев, 1970]. Наконец, чрезвычайно важным компонентом биогеоценоза являются муравьи. Многочисленность и разнообразие поведенческих реакций позволяет им контролировать все ярусы, но основная их деятельность исторически связана с напочвенным и внутрипочвенным ярусами.

Мы исходим из того, что оценка деятельности насекомых в биогеоценозе на основе интерпретации их морфологии и наблюдений за отдельными экземплярами необходима, но недостаточна. Основываясь на концепциях, выдвинутых М. С. Гиляровым [1974], несомненно можно подойти к выявлению строгих и легко сравнимых этологических характеристик жизненных форм, являющихся частным проявлением "жизненных схем вида" [по В. Н. Беклемишеву, 1964]. Для этого мы использу-

зовали набор методов, позволяющих оценить материал на разных уровнях: 1) длительное хронометрирование поведения насекомых в естественной обстановке; 2) полевые эксперименты, моделирующие различные природные ситуации и предназначенные для того, чтобы перевести поведение насекомых в легко наблюдаемую и количественно учитываемую форму; 3) опыты в лабораторных установках, позволяющие вычленить действие отдельных факторов.

Нужно сознавать, что в этом ряду мы неизбежно отдаляемся от естественности. Поэтому только сравнение данных всех методов может дать точное представление об эколого-этологической схеме вида.

Пока не все типы методов удалось применить ко всем изученным насекомым и не всегда они в желаемой мере унифицированы. Наиболее общим методом является хронометрирование последовательных реакций насекомых в природе. В специальных ведомостях условными знаками заносились функции насекомых, наблюдавшиеся в виде отдельных прерывистых актов. Отмечалось время, затраченное на каждый акт. Специально учитывалось отношение функций к микростациям (перинкам, участкам обнаженного грунта между ними и т.д.) как к конкретным местам осуществления элементарных поведенческих актов. Полученные данные позволяют выявить тенденции суточной динамики каждой функции насекомых, спектра действий в разное время суток и картину распределения животных по микростациям.

Исследования проводились в злаково-разнотравных озерных степях и злаково-полынных степях на юге Западной и Центральной Сибири. В таких биогеоценозах ограниченная возможность ярусной стратификации и резкая континентальность климата уменьшает вероятность использования насекомыми различных экологических ниш и делает особенно отчетливыми отдельные формы их поведения. В ходе исследований удалось выделить в поведении каждой группы насекомых основные его формы, наиболее характерные для жизненной схемы вида, дополнительные, которые в обычных ситуациях наблюдаются редко, но могут проявиться при изменении среды, и потенциальные, которые выявляются, как правило, лишь в лабораторном или полевом эксперименте и, видимо, являются как бы "запасными" на случай резкого изменения условий, в том числе, конечно, и антропогенных.

Стрекозы как активные хищники воздушной части биогеоценоза.

Стрекозы - наиболее доступные для наблюдения крупные насеко-

мне. Очевидна необходимость выделения среди них групп видов, связанных с различными высотами.

Для определения приверженности стрекоз к разным высотам была разработана методика учета их через прорезь (20 x 200 мм) в пластилине, отстоящей от глаз наблюдателя на 200 мм через каждые 10 мин в течение 5 мин. Регистрировались все стрекозы, пролетающие через видимое пространство в течение всего периода их суточной активности. Наблюдения велись с июня по август через каждые 10-14 дней в течение 5-7 дней. Три наблюдателя, смотревшие в одном направлении, одновременно следили каждый за одним из трех вышеописанных ярусов. Данные о высотном распределении дополнялись хронометрированием поведения отдельных особей, при котором отмечалось состояние покоя, взлета за добычей, полет, поедание пищи, посадка. Основываясь, главным образом, на характере полета и охоты в пре- и пострепродуктивный периоды, как на наиболее важных жизнепроявлениях стрекоз, мы выделили 3 ярусные группы насекомых: 1. Свободные охотники верхнего яруса - стрекозы с сильно развитым крыловым аппаратом, обитатели открытых пространств вдали от водоемов. Эта группа контролирует самый верхний ярус на уровне крон деревьев, т.е. на высоте от 2 до 10 метров (рис.1). 2. Подстерегающие хищники среднего яруса - группа с наиболее широким биотопическим ареалом - от берегов водоемов и колочниковых зарядов до повышенных частей водораздельных гряд. Охотятся эти стрекозы, подстерегая добычу на верхушках высоких трав и кустов высотой до 3-4 метров (рис.1). 3. Сборщики мелкой добычи в травостое обитают вблизи мест выплода и влажных мест. Эти стрекозы не поднимаются выше 1 м над поверхностью почвы и охотятся в толще травостоя (рис.1).

Рассмотрим особенности поведения каждой группы

Обитатели верхнего яруса. В местной фауне к ним относятся два вида одного рода: *Aeschna colubericus* Harr. и более многочисленный *Ae. serrata* Nag. Самой характерной чертой охотничьего поведения стрекоз этой группы является использование индивидуальных участков, охраняемых от вторжения других стрекоз того же вида. На основании хронометрирования поведения отдельных стрекоз мы установили, что каждая особь имеет несколько таких участков и всегда посещает их в той или иной последовательности. Время пребывания на одном из них зависит от обилия пищи. При посещении участка стрекоза совершает 3-4 облета и, если удастся поймать добычу, продолжает охоту на этой

же территории. Когда добыча не встречается, стрекоза перелетает на другой участок (часто отстоящий от предыдущего на несколько десятков метров) и начинает там охоту. На каждой охраняемой территории стрекоза - "хозяин" всегда летает по одной и той же траектории. На полях березовых колоков стрекозы охотятся на высоте 2-5 м, а на открытых степных участках летают над поверхностью травостоя, хотя иногда, в погоне за добычей, взмывают над ней выше 10 метров.

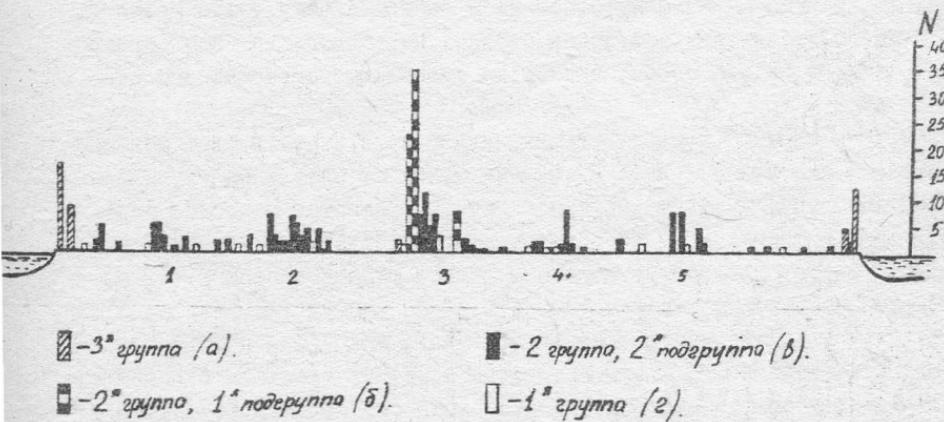


Рис. I. Распределение стрекоз трех групп между двумя озерами. (Результаты учета на маршруте протяженностью 6 км): I - поле скопленной люцерны; 2, 4 - поля пшеницы; 3 - березовый колок; 5 - пересохшее болото; N - количество стрекоз.

Основной способ питания - ловля насекомых на лету. Мелких *Leucorrhinia serrata* съедает в полете за 1-2 с, а крупных вынуждена поедать,

садясь на ветки деревьев. Если попадается добыча большого веса, например крупная бабочка, стрекоза очень часто не может удержаться с ней в воздухе и падает вниз, уже на земле доедая жертву. После поедания такой пищи стрекоза улетает на ближайшее дерево и, "повиснув" на ветке, остается в покое 30–90 минут. Охота за неподвижно сидящими насекомыми отмечена за период двухлетних работ только один раз. Видимо, это потенциальная форма поведения, которая может проявляться в особых условиях. В связи с этим интересно отметить, что у тропических видов той же группы этот способ питания наиболее распространен [Wesenberg-Lund, 1913; Geest, 1905; Corbet, 1962]. Aeshnidae охотятся за массовыми видами двукрылых насекомых в периоды их максимальной численности. В это время обычно и так называемое "роевое питание" стрекоз [Walker, 1912; Kennedy, 1917; Wright, 1943; 1944; 1945; Kormondy, 1959; Corbet, 1962]. Мы наблюдали стаи стрекоз до 20 особей, охотящихся на участках около 600 м<sup>2</sup> на высоте 5 м. Такое количество стрекоз привлекается концентрирующимися возле влажных мест двукрылыми насекомыми, особенно в вечерние часы. В это время из-за резкого увеличения плотности стрекоз нарушаются границы охраняемых участков, но все особи, питаюсь, не проявляют агрессивного отношения друг к другу.

Группа стрекоз, контролирующих нижний ярус. В нее входит довольно большое число видов (рис. 2, А), отличающихся от остальных групп способом добывания пищи. Эти стрекозы внутри травостоя медленно пархивают с травинки на травинку в поисках сидящих там мелких членистоногих. Заметив добычу, стрекоза делает резкий бросок и как бы "склевывает" ее, а затем садится есть на ближайшую травинку. На поедание даже мелкой добычи затрачивается много времени – например, один комар съедается за 10 минут. Интересно отметить, что хотя охраняемых территорий у них не замечено, но при охоте они "обследуют" площадь по небольшим участкам. Так, одна из наблюдавшихся стрекоз – *Coenagrion armatum* Charp. – на участке около 1 м<sup>2</sup> охотилась в течение 35 мин., а затем перелетела на новый участок, находящийся в 3 метрах от первого. Стрекозы этой группы – наименее активные хищники, в полете они проводят только 20–25% времени.

Обитатели среднего яруса наиболее широко распространены и доступны для наблюдения. Самые массовые виды этой группы – *Libellula quadrimaculata* L. и *Sympetrum fraveum* L. Для всех 6 видов, входящих в ее состав (рис. 2, Б), характер охоты одинаков – они являются под-

стерегающими хищниками.

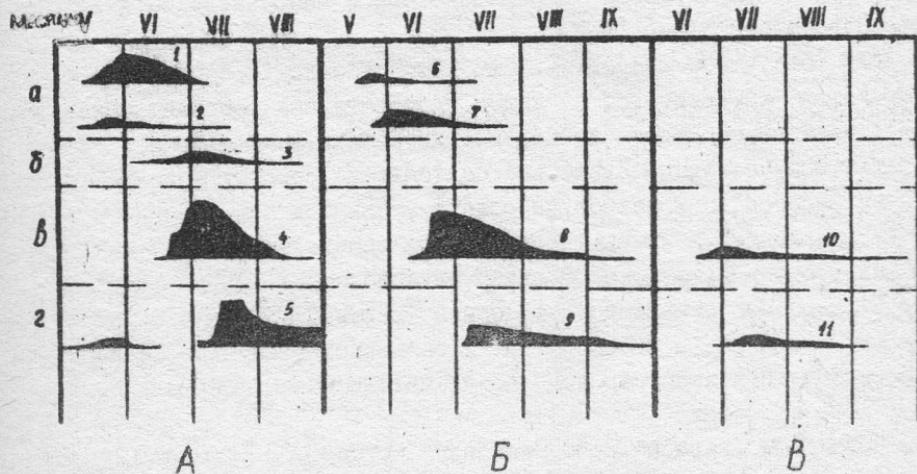


Рис.2. Фенологические спектры видов стрекоз по группам: А - 3-я группа; Б - 2-я группа; В - 1-я группа; а - весенние виды; б - летние виды; в - летне-осенние виды; г - осенние виды.  
1. *Agrion armatum*; 2. *Agrion vernale*; 3. *Enallagma cyathigerum*; 4. *Lestes dryas*; 5. *Sympetrum braueri*; 6. *Leucorrhinia rubicunda*; 7. *Libellula quadrimaculata*; 8. *Sympetrum flaveolum*; 9. *Sympetrum vulgatum*; 10. *Aeschna serrata*; 11. *Aeschna columbicus*

Утром, с началом активной деятельности, стрекозы садятся на наблюдательные пункты (выступающие над поверхностью травостоя верхушки растений или оголенные ветки кустарников) и срываются оттуда, устрем-

ляясь за пролетающими насекомыми. На этих пунктах они проводят большую часть времени (80-90%). По степени предпочтения различных уровней для посадки среди этой группы можно выделить подстерегающих хищников древесно-кустарникового яруса (*L. guadrimaculata*) и травяного яруса (*S. flaveolum*). Последние более многочисленны и встречаются повсеместно (рис. Iв, 2).

Для того, чтобы выяснить, какие места посадок предпочитают подстерегающие хищники, т.е. на каком субстрате они проводят основную часть времени, мы применили полевые установки, моделирующие кусты и деревья. Искусственные "деревья" состояли из сборных металлических штырей высотой до 6 метров. На разных уровнях к ним крепились стержни из хлорвинила, позволяющие придавать определенные углы наклона. Каждый уровень имел по 8 стержней, расположенных вокруг штыря. На рис. 3 видно, что независимо от высоты "дерева" (от 1 до 6 метров) и *L. guadrimaculata* и *S. flaveolum* в большинстве случаев садились на его вершину. При этом стрекозы предпочитали вполне определенный угол наклона ветки.

Обитатели древесно-кустарникового яруса *L. guadrimaculata* отдают предпочтение вертикальным стержням, а хищники травостоя *S. flaveolum* преимущественно садятся на стержни, наклоненные под углом 45-60°.

Стрекозы очень чувствительны к изменениям температуры, и терморегуляция у них осуществляется за счет определенной ориентации тела относительно направления ветра и солнечных лучей. Для выяснения зависимости ориентации от этих факторов мы вращали вокруг оси штыря наклонные "ветки" с сидящими на них стрекозами. В начале вращения стрекоза поворачивала все тело, не меняя положения ног и стараясь при этом остаться в первоначальном положении. Затем она взлетала, садилась в такую же позу на следующую веточку и опять повторяла те же компенсаторные движения тела. Следовательно, стрекозы этой группы при посадке всегда ориентируют тело определенным образом. Видимо, все описанные ранее виды ориентации стрекоз [Бартенев, 1930]

закономерны. Стрекозы стремятся сидеть головой к ветру, если его скорость превышает 3-4 м/сек, а в отсутствие ветра - головой или боком к солнцу. Видимо, ориентация тела стрекоз при посадке позволяет им легче различать пролетающую на фоне неба добычу, а также прочнее держаться на своем наблюдательном пункте при ветре. Вылет также облегчается при такой ориентации.

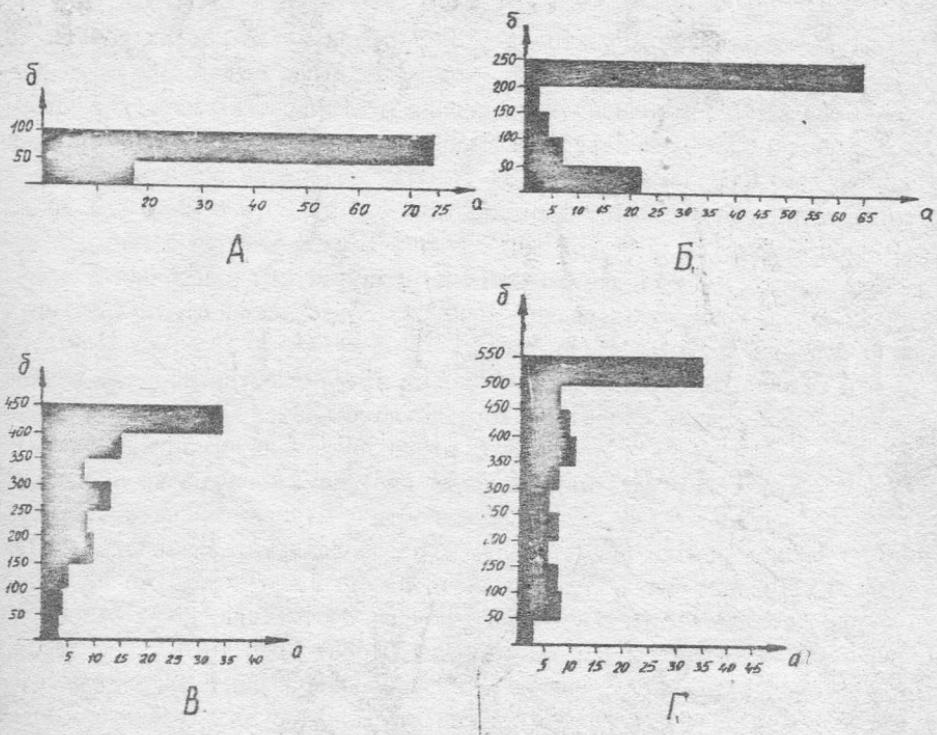


Рис.3. Изменение количества стрекоз *Libellula quadrimaculata* на различных ярусах искусственных деревьев в течение суток.  
 А - "дерево" из 2х ярусов; Б - из 5; В - из 9; Г - из 12:  
 а - количество стрекоз; б - высота яруса

#### Общие особенности охотничьей деятельности стрекоз.

Стрекозы из числа свободных охотников обладают самым длительным периодом суточной активности - с 8 до 24 часов. Максимум охотничьей деятельности приходится на вечерние часы (22<sup>30</sup>-23<sup>30</sup>), у обычтателей среднего яруса период активности несколько короче - с 9 до 21 часа. Учет летающих стрекоз этого яруса показал, что у них есть два пика охотничьей активности - в 10 и в 17 часов, а в остальное время, особенно в жару (с 13 до 15 часов), летают единичные экземпляры. В период самого жаркого времени, когда температура достигает 30° и выше, стрекозы - подстерегающие хищники вынуждены улетать со

своих наблюдательных пунктов в кроны деревьев или под их тень. В это время даже ориентация тела вдоль солнечных лучей (ось тела направлена прямо на солнце) не способна предотвратить перегрев насекомых. Самый короткий период активности у стрекоз, связанных с травяным ярусом, — собирателей мелкой добычи. Весной они встречаются летающими лишь с 10 до 18 часов, летом — с 9 до 20, а осенью — с 10 до 19 часов. Несмотря на такой укороченный период деятельности, они поедают достаточно большое количество пищи, так как у них почти нет спада активности в полуденные часы. Это объясняется стабильностью микроклимата в толще травостоя.

В целом сферы деятельности разных ярусных групп стрекоз хорошо разграничены между собой. Эта картина сохраняется постоянно в течение сезона. За это время в каждом ярусе происходит сезонная смена видов (рис. 2). Обычно в период, когда как раз 1-2 наиболее массовых вида достигают максимальной численности и начинают исчезать, происходит выплод нового вида, занимающего тот же ярус. Меньше всего зависит от сезонной смены условий население нижнего яруса. Это единственный ярус, который занят стрекозами на протяжении всего сезона, причем почти всегда массовыми видами. Второй ярус хотя и заселяется весенними видами, но они не столь многочисленны, и их выплод происходит позднее. В состав группы этого яруса входят сначала весенне-летние виды, связанные трофически с разлетающимися двукрылыми насекомыми, которые концентрируются в колках и влажных западинах. Стрекозы этой группы разлетаются от мест выплода в те же самые биотопы, где и поедают скопившихся там двукрылых. В этот период *L. guttadrimaculata* частично способна заменить обитателей верхнего яруса, отсутствующих в этот момент. Она контролирует большее пространство над травостоем, чем стрекозы рода *Sympetrum*. К тому времени, когда двукрылые начинают распространяться в степные пространства, покрытые выросшей за лето травой, начинается выплод летних и осенних видов среднего яруса. Как уже говорилось выше, они широко распространяются по всей территории. Самый высокий ярус заполняется с серединой лета. Одиночные охотники появляются как бы взамен исчезавших подстерегавших хищников древесно-кустарникового яруса, к тому же они способны успешно охотиться на крупную добычу, такую, например, как *Tabanus* sp.

Итак, стрекозы всех групп в совокупности действуют в течение всего сезона, во всех ярусах воздушного пространства, создавая свое-

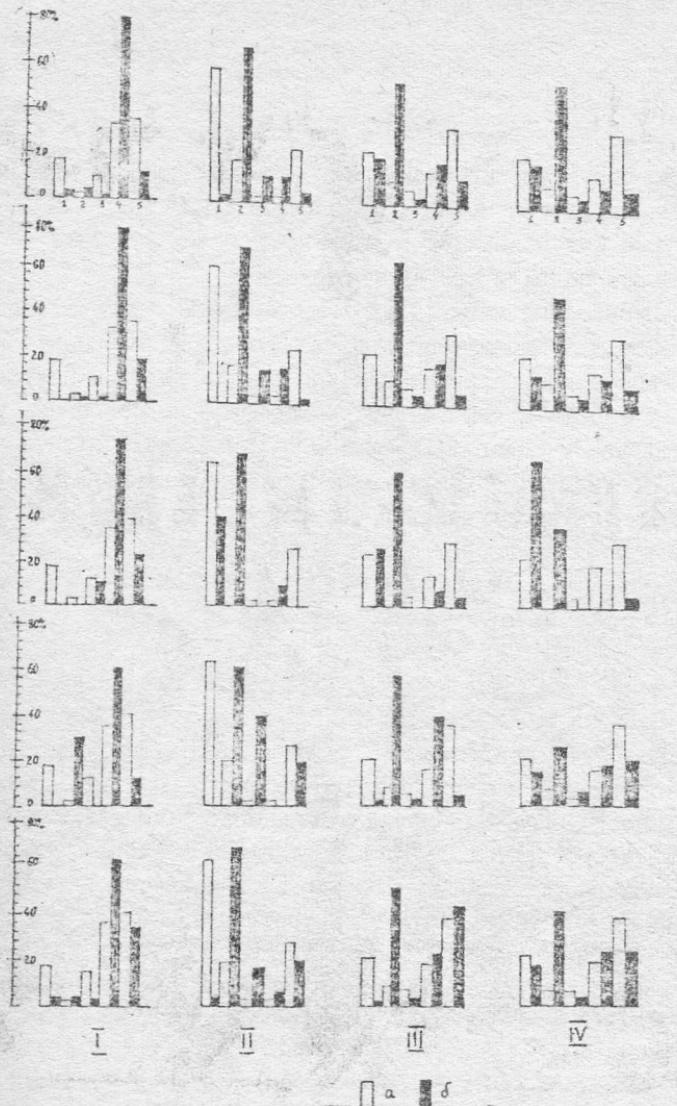


Рис.4. Соотношение процентных долей микростаций и суммарного времени пребывания в них саранчевых – данные за весь день при различных поведенческих функциях (злаково-полинная подгорно-равнинная степь Южной Тувы):

а – площади; б – доли времени.

Саранчевые (самцы): I – открытый геофил – *Bryodema gebleri* а  
II – подлорвный неофил – *Mermelastettix palpalis*; А – движение;  
Ш – подлорвный геофил – *Pararcyptera microptera*; ІІІ – фильтративный фитофил *Stenobothrus seurassins*.

Микростации: I – дерновинки; 2 – поверхность почвы, прикрытая спадом; 3 – обнаженная; 4 – прикрытая камнями; 5 – стелющиеся полукустарнички.

Функциональные состояния: А – в целом; Б – покой; В – питание;  
Г – стридуляция; Д – движение.

образную ярусную структуру пресса хищников, позволяющую контролировать миграции мелких, в том числе кровососущих насекомых.

### Саранчовые как подвижные и неизбирательные фитофаги поверхности почвы и травяного яруса

У саранчовых основные черты образа жизни хорошо запечатлены во внешнем облике. Это дало возможность разделить их на несколько морфоадаптивных классов, интерпретируемых как группы видов - обитатели открытой поверхности почвы (открытые геобили) подокровные геофили, факультативные и сблигатные фитофаги [Стебаев, 1970]. Эта, основанная на морфологических данных, в общем, верная характеристика, существенно дополняется этологической оценкой образа жизни саранчовых. Рассмотрим в этом плане названные жизненные формы.

Открытые геобили. Хронометрирование поведения саранчовых в природной обстановке показало, что такой открытый геофил, как *Bryodema gebleri* (F.-W.), действительно двигается, пребывает в поиске и даже питается, находясь почти исключительно на открытой поверхности почвы. В это же время выясняется, что этот вид избирает в основном не глинистые или песчаные, а именно каменистые участки (рис. 1). Для этого петробильного геофила основную роль играет именно характер поверхности, а не естественные температурные различия участков с разным субстратом. Это подтверждается в лабораторных условиях с равномерной температурой (рис. 5). Выясняется интересная черта поведения *B. gebleri*, как будто бы противоречашая их геобильной природе. Чем крупнее камни и, значит, чем меньше такой участок похож на горизонтальную поверхность, тем он привлекательнее для насекомых. Опыт, в котором саранчовым были предложены ровные площадки различного наклона, выявил предпочтение именно вертикальных, а не наклонных поверхностей (рис. 6). Наконец, опыт с такими площадками и одновременно с моделями круглых вертикальных стеблей (диаметром 2 см) позволяет говорить о потенциальной связи этого геофила с растениями (рис. 7).

Еще одну поправку в характеристику открытого геофила вносят наблюдения при вспугивании насекомых, позволяющие количественно оценить степень предпочтения той или иной микростации. Вспугивание избранных экземпляров производится при помощи длинной тонкой палочки. Учитывается выбор микростации при приземлении и при затаивании, когда насекомое отползает в сторону.

Выясняется, что самцы *B. gebleri* при вспугивании, так же как и

при покое, избегают растений и предпочитают открытые поверхности.

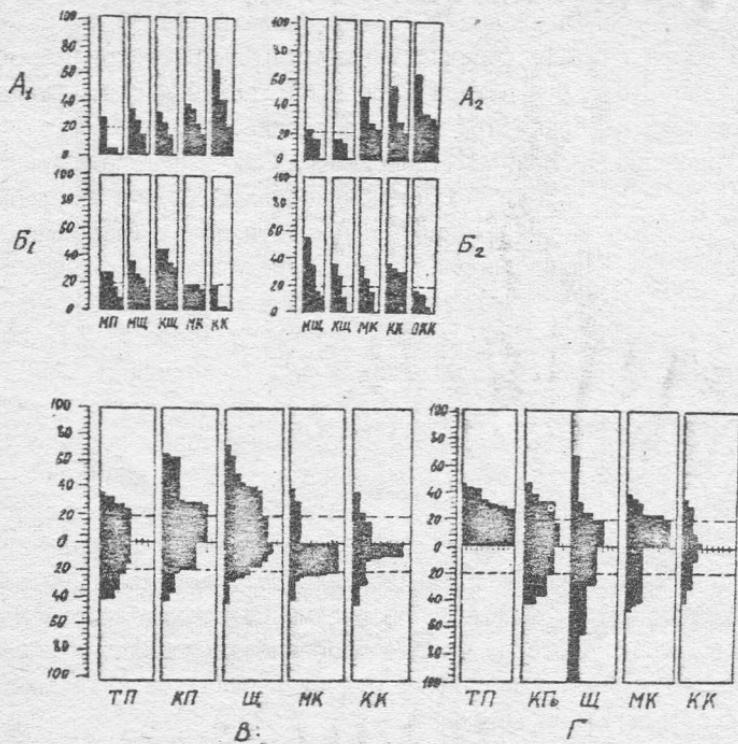


Рис.5. Распределение подопытных саранчовых по участкам песчаных и каменистых поверхностей:

А - крупные личинки открытого геофила *Bryodema gebleri*; Б - то же подпокровного геофила *Cedaleus asiaticus* (из Oedipodinae); А<sub>1</sub>-Б<sub>1</sub> - на наборе песка, щебня, камней; А<sub>2</sub>-Б<sub>2</sub> - на наборе щебня и крупных камней; В - ♀♀ и ♂♂ подпокровного геофила *Pararcyptera tuscogaster* (из Arcidiinae); Г - факультативного фитофила *Stenobothrus eurasius*.

МП - мелкий песок; КП - крупный песок; МЩ - мелкий щебень; КЩ - крупный щебень; МК - мелкие камни; КК - крупные камни; ОКК - очень крупные камни.

Каждый столбик диаграммы соответствует одному отсчету распределения саранчовых ♀♀ вверху, ♂♂ внизу. Общее число отсчетов отмечено на горизонтальной шкале. Столбики расположены в порядке убывания их величины, а не во временной последовательности наблюдений.

Самки же при всупгивании проявляют большую фитофильность. Они часто затаиваются в злаках [Стебаев, Никитина, 1975]. Такую склонность можно также считать дополнительной характеристикой *B. gebleri*. Не исключено, что она в полной мере проявляется в южной части ареала как реакция, полезная при терморегуляции.

Совокупность основных, дополнительных и потенциальных поведенческих реакций саранчовых позволяет полагать, что изменение характера травостоя и разбивание поверхности почвы (например, при выпасе скота) не должно способствовать увеличению численности *B. gebleri*, как это бывает с другими открытыми геофилами, а скорее наоборот. Как показывают специальные учеты, это верно, во всяком случае, для степей Тувы, где проводились эти исследования.

Подпокровные геофилы. На основании общего морфологического сходства с формами, подобными *B. gebleri*, некоторые исследователи относят к открытым геофилам и *Oedaleus asiaticus* B.-Bien. Между тем наблюдения в природе (рис.4) и на моделях природных субстратов (рис.5) показали, что этот вид избегает камней и обнаруживает определенное тяготение не к горизонтальным и вертикальным, а к наклонным площадкам, напоминающим по своему положению листья в дерновинах злаков. Это и некоторые другие особенности поведения, носящие дополнительный характер, позволяют отоснить *Oedaleus asiaticus* B.-Bien уже к подпокровным геофилам.

Преко выраженные подпокровные геофилы *Pararcyptera microptera* (F.-W.) и *Mugteleotettix palpalis* (Zub.) при движении, питании и других формах деятельности так же остаются верными поверхности почвы, но при этом тяготеют к мертвопокровным участкам, избегая как камней, так и дерновин злаков. Только более близкий по своей морфологии и фитофилам *Pararcyptera microptera* при питании в меньшей степени избегает бывать на злаках. При всупгивании это избегание вообще исчезает.

Таким образом, у подпокровных геофилов связь с открытой поверхностью почвы является дополнительной формой поведения, а реакция фитофильности – потенциальной. Это подтверждается и при испытании насекомых в лабораторных установках, где им предлагались на выбор разные типы грунта и разные формы стелющихся растений (рис. 8). У более близкого по морфологии к фитофилам *P. microptera* проявляется связь как с участками, занятymi рыхлыми ковриками злака змеевки, так и с моделями стеблей.

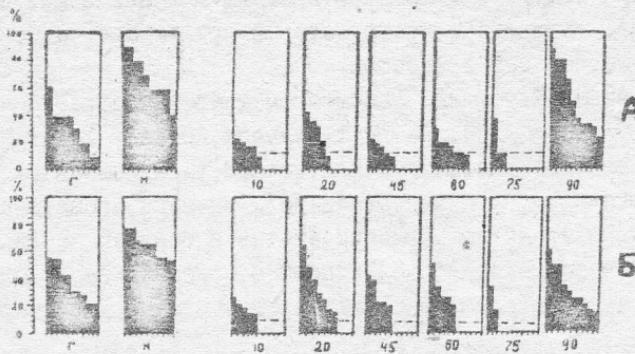


Рис. 6. Распределение подопытных саранчовых по поверхностям разного наклона.

Крупные нимфы: А - *Bryodema gebleri*; В - *Oedaleus asiaticus*.

Г - процентные доли от общего числа особей, остававшихся на горизонтальной поверхности; и - переместившихся на наклонные поверхности. Среди них - на поверхности с наклоном  $10^{\circ}, 20^{\circ}, 45^{\circ}, 60^{\circ}, 75^{\circ}, 90^{\circ}$

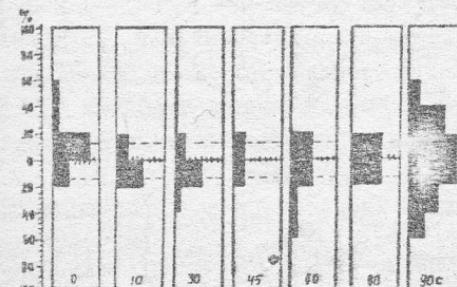


Рис. 7. Распределение *Bryodema gebleri* по однородным поверхностям равного наклона.

Цифры внизу означают угол наклона,  $90^{\circ}$ , с - "стебли".

Очевидно, что небольшое изреживание травостоя не должно скаживаться на подобных видах. Критическим для них может оказаться уничтожение мертвого покрова, который при выпасе часто разрушается раньше, чем сам травостой.

Факультативные фитофаги. Рассмотрим травянику евразийскую (*Stenobothrus eurasius* ). Во всех случаях, когда у *P. microptera* намечалась связь с растениями, или, точнее, уменьшалось их избегание, у *S. eurasius* увеличивалась доля времени, проведенного на растениях. Во время стридуляции этот вид большую часть времени находится в толще травостоя. Ясно, что подобные виды должны быть особенно чувствительными к перестройке общего характера травяного покрова.

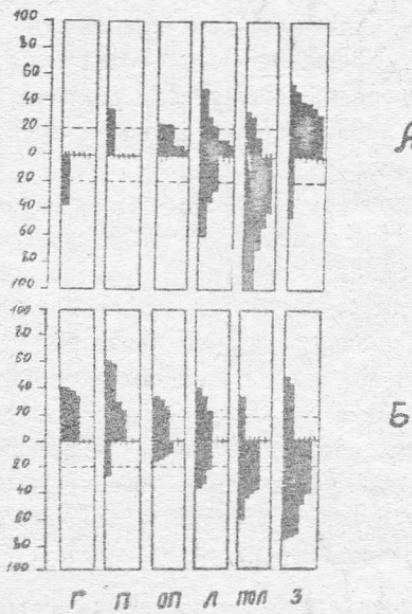
Облигатные фитофаги в природе вообще не встречаются вне крупных дерновин или кустов. Большая приверженность их к вертикальным стеблям как к субстрату подтверждается и при лабораторных испытаниях на хлорвиниловых моделях стеблей, не представляющих интереса как пища. В данном случае реакции фитобионтности являются основными. Более того, геобионтные реакции проявляются не как дополнительные, а лишь как потенциальные.

Испытания насекомых на моделях стеблей разного наклона позволяют выявить меру различия стереотипов поведения облигатных злаковых (на примере *Mongolotettix japonicus* J. Bd. ) и кустарниковых фитофагов ( *Chorthippus hammarstroemi* Mir ). Первый вид явно тяготеет к вертикальным стеблям. Второй не делает особого выбора между горизонтальными и вертикальными стеблями [Стебаев и Никитина, 1975]. Эти отклонения нужно считать лишь вариантами основных реакций.

Очевидно, что фитофильные насекомые в разрушающихся при выпасе степных ассоциациях целиком связаны с крупными растениями — эдификаторами [компонентами, по И. Пачосскому, 1917], которые часто исчезают позже, а при регенерации сообществ вновь появляются раньше других растений.

Общая картина микростациональной приуроченности саранчовых

Для ее рассмотрения мы расположили все микростации в один вертикальный ряд — от обнаженной глинистой поверхности почвы до вершин стеблей высоких злаков и веточек кустарников. На рисунке 9 схематически показана степень приверженности насекомых к микростациям, оцененная на основании совокупности полевых и лабораторных результатов. На наш взгляд, эти данные говорят о меньшей раз-



Фиг.8. Распределение подопытных саранчовых по участкам поверхности с разным субстратом растительного происхождения:  
 А - *Pararcyptera microptera*, Б - *Stenobothrium curasins*;  
 Г - открытые глинистые участки почвы; П - открытые песчаные участки;  
 оп - участки, покрытые растительным опадом; л - занятые лапчаткой;  
 пол - польниью; з - змеевкой

общенности постоянных мест пребывания насекомых по сравнению с той, которая часто представляется при абсолютизации их морфологического облика. В этом плане очень важна разнородность адаптационных признаков, их мозаичность у каждого вида и отсутствие "чистых жизненных форм" в реальной жизни саранчовых, на что обращает внимание Л.М. Конанева [1975]. Подокровные и даже открытые геофилы в определенных ситуациях способны к проникновению в травяной ярус, а факультативные фитофилы, наоборот, постоянно связаны с поверхностью почвы. Для всех исследуемых видов общей микростацией оказываются пятна мертвого покрова, а он как раз наиболее чувствителен к воздействию выпаса и других факторов, повреждающих биогеоценоз.

#### Общий характер деятельности саранчовых

Выясняется, что специфика их места в биогеоценозе определяется не только пространственными, но и временными параметрами. На рисунке видно, что открытый геофил *B. gebleri* довольно равномерно активен в течение всего дня. Чем ближе вид стоит к облигатным фитофилам (*M. japonicus*), т.е. чем более его жизнь связана с пребыванием на растениях и локализуется в одном типе микростаций, тем больше его активность ограничивается определенной частью суток. Таким образом, пространственная локализация деятельности саранчовых дополняется временной. Эта же закономерность, как было показано выше, в полной мере прослеживалась и у разных ярусовых групп стрекоз.

По уровню относительно большой двигательной активности выделяются подокровные геофилы *P. microptera* и *M. palpalis*, они и в микростациональном плане наиболее эврибионтны и к тому же самые многочисленные. Можно полагать, что подобные виды играют наиболее заметную роль в биогеоценозе.

Что же представляет собой покой насекомых? Судя по всему, захват пищи происходит у них довольно быстро [Gangwere, 1961]. Главные траты времени на питание — это траты на пищеварение во время покоя. В течение этого "пассивного" состояния как раз и происходит образование огромного количества экскрементов, насыщенных активной микрофлорой [Стебаев, 1968]. Состояние покоя, как будто бы мало интересное с этологической точки зрения, оказывается, таким образом, биоценотически очень важным. Замечательно совпадение мест покоя саранчовых и локализации их экскрементов.

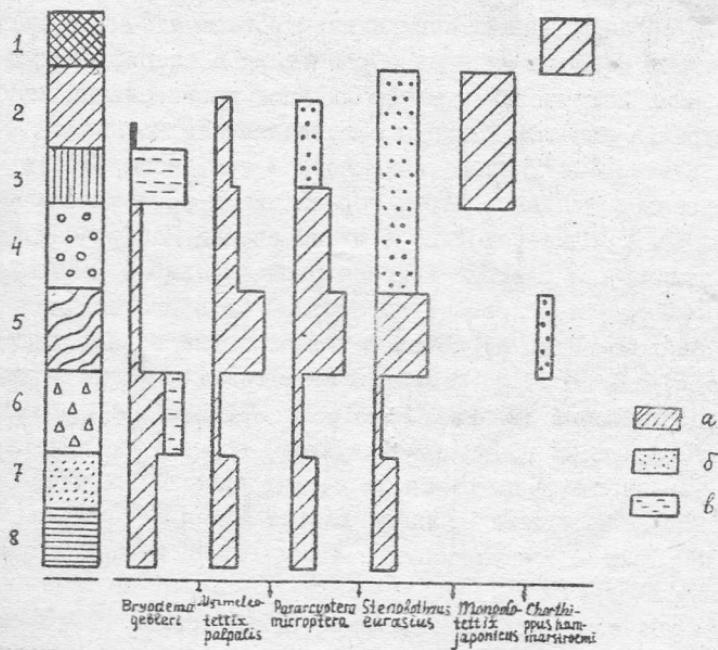


Рис. 9. Схема распределения саранчовых в вертикально-ярусном ряду микростаций польнико-злаковых степей Тувы.

Микростации: 1 - кустарники; 2 - верхние части крупных дерновин злаков; 3 - нижние части крупных дерновин злаков и мелкие дерновинки; 4 - коврики стелющихся полукустарничков; 5 - мертвопокровные участки поверхности почвы; 6 - каменистые участки; 7 - песчаные участки; 8 - глинистые участки.

Типы поведенческих реакций: а - основные; б - дополнительные; в - потенциальные.

Ширина столбиков, соответствующих поведенческим реакциям, пропорциональна доле этих реакций от общего времени активной жизнедеятельности.

У открытых геофилов экскременты большей частью лежат на открытых участках, у подпокровных они более или менее рассеяны, но все же связаны с мертвопокровной стацией, и, наконец, у факультативного фитофила локализуются внутри дерновин злаков [Stebaew, 1972].

Таким образом, анализ поведения помогает уточнить функциональные потенции морфологических образований и специфическую роль разных видов саранчовых в минерализации растительной массы.

Муравьи как общественно организованные насекомые – обитатели подземного, наземного и травяного ярусов.

У муравьев основные черты образа жизни запечатлены не столько во внешнем облике, сколько в их поведении. Наибольшим разнообразием отличаются реакции внегнездовых фуражиров. Степные биогеоценозы отличаются особым богатством видового состава и высокой плотностью гнезд муравьев. В них численно господствуют *Formica pratensis* Retz. и *Formica cunicularia glauca* – наиболее крупные и активные хищники. *Myrmica scabrinodis* Nyl. и *M. salina* Ruzs. уступают им в численности, имеют более короткий период суточной активности и питаются не живыми насекомыми, а их сухими остатками. Самые мелкие муравьи *Lasius alienus* Först. и *Tetramorium caespitum* L. – малоактивные хищники, склонные к сумеречному образу жизни.

По экологической классификации К. В. Арнольди [1968] все эти муравьи относятся к одной биоморфе герпетобионтов. При изучении многовидовых ассоциаций более подробное деление видов на функциональные группы представляется необходимым и в то же время невозможным без использования количественных этологических данных.

В этом плане, так же как и у ранее описанных групп насекомых, важно выяснить ярусную стратификацию деятельности фуражиров разных видов. Для количественного описания распределения муравьев одновременно на большой площади применялись кормушки с сиропом, равномерно расставленные на полигонах. В каждой из 150–400 точек наблюдения помещалось 4 кормушки: 1) в глубине почвы, в пробирке 0,5 x 5 см, экопанной под углом 45°; 2) на поверхности почвы; 3) в травостое на стержнях высотой 30 см; 4) в кронах кустов, на стержнях высотой 150 см.

Деятельность муравьев в напочвенном и внутрив почвенном ярусах.

Оказалось, что деятельность всех видов связана не только с

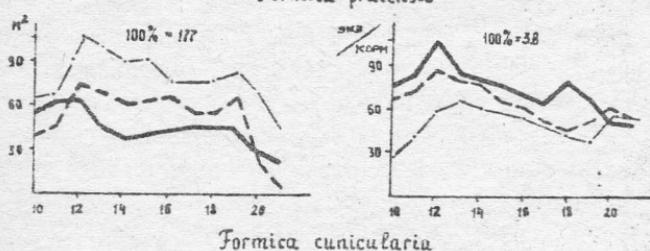
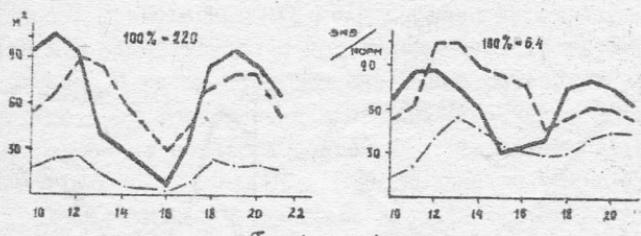
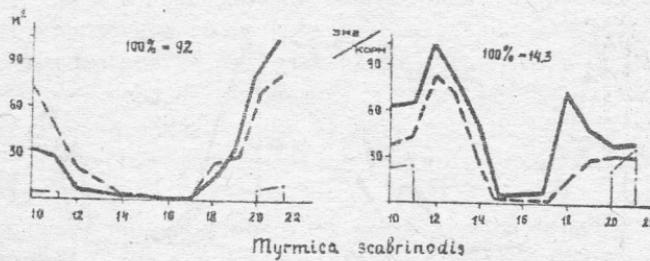
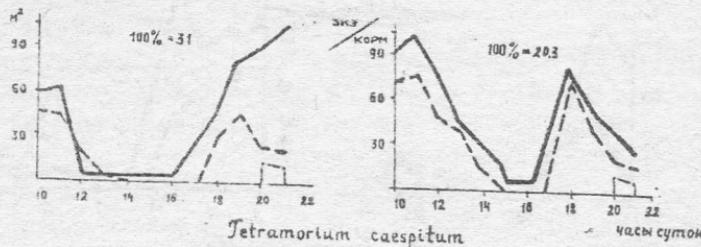
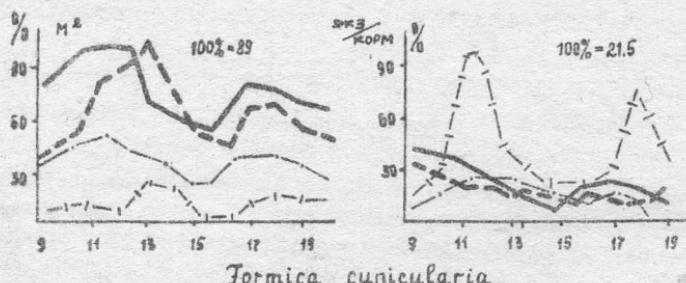
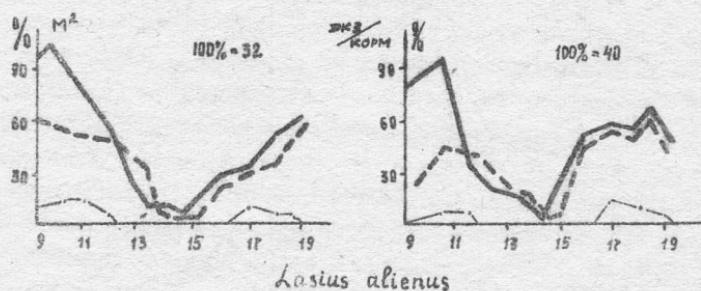
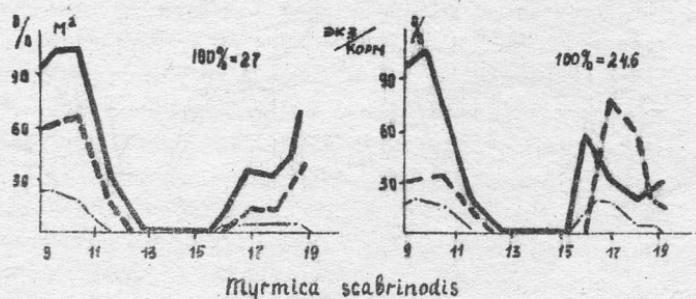
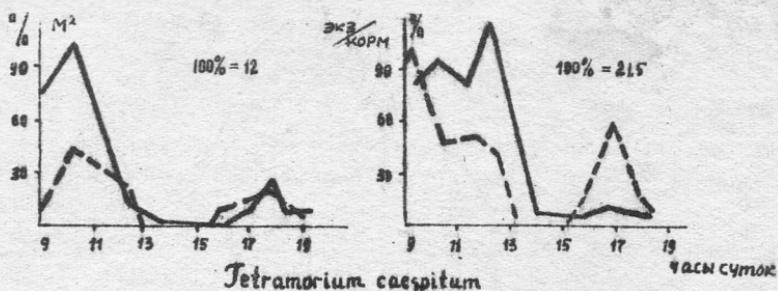


Рис. 10. Вертикальная дифференциация деятельности муравьев. В левой колонке графиков - изменение во времени площади участков, на которых муравьи посещали кормушки, расположенные в разных ярусах; в правой - изменение средней плотности муравьев на кормушках. Все величины даны в процентах от самой максимальной, наблюдавшейся в течение этого дня в одном из 4 ярусов.

а — вертикальная дифференциация деятельности муравьев в элаково-разнотравной ассоциации в сообществе с *F. pratensis*



0 - в злаково-полынной ассоциации без *F. pratensis*

1 - кормушки расположены на поверхности почвы, 2 - в глубине почвы, 3 - в травяном ярусе, 4 - в кустарниковом ярусе (только в злаково-полынной ассоциации)

поверхностью почвы, но и с почвенным ярусом. Площадь участков, на которых все виды муравьев посещают кормушки, и плотность их на кормушках в глубине почвы такая же, как и в наземном ярусе. Вероятно, это отражает связь степных муравьев с колониями корневых тлей, цикадок и червецов в подземных пещерах (рис. 10).

Судя по распределению муравьев на кормушках, деятельность в поверхности почвы и в почвенном ярусе — основная форма их поведения. Можно предполагать дальнейшее разграничение локализации разных видов, основанное на способности их проникать в почвенные щели различных размеров. Но вкачивание в землю трубок различного диаметра с приманкой показало, что муравьи всех видов, даже такие мелкие, как *T.caespitum*, интересуются только отверстиями не меньше 2 мм.

По способности быстро отыскивать появляющиеся в почве отверстия можно выделить группу видов, наиболее активных в этом отношении. В таблице I приведены данные о посещении муравьями одинаковых, вкопанных в землю, трубок с приманкой (диаметр трубы — 2 мм). Уже через полчаса 46 из 60 кормушек оказались обнаруженными, несмотря на то, что края трубок были замаскированы. Через 2 часа не-посещаемых кормушек не осталось совсем. Быстрее остальных к пище проникали *T.caespitum* и *L.alienus*, несколько уступали им *M.scabrinodis*. Эти же муравьи проявили способность проникать к приманке внутри блока, не имеющего сообщения с поверхностью почвы. В 10 повторностях через 2 часа в среднем 7 из 10 камер оказывались заняты фуражирами. Чаще всего в камерах оказывались *L.alienus*, реже — *T.caespitum*, и лишь в единичных случаях — *M.scabrinodis* (табл. 2). Примечательно, что массовая мобилизация на пищу наблюдалась только в том случае, если путь к ней лежал по открытой поверхности, а в подземных камерах встречались только отдельные муравьи.

Можно полагать, что сбор пищи в полостях, не имеющих сообщения с поверхностью земли, является потенциальной формой поведения *L.alienus*, *T.caespitum* и *M.scabrinodis*, которые более других склонны к деятельности в почвенном ярусе.

Деятельность муравьев в травостое.

Способность проникать в травостой у группы видов, тесно связанных с почвенным ярусом, носит потенциальный характер. Она проявляется только при наличии кормушек, и то лишь в часы максимальной

Таблица I

| Посещение муравьями разных видов вкопанных в почву  
трубок с приманкой.

Время	L.A.	T.C.	M.S.	F.P.	Пустые трубы	
21 <sup>00</sup>	$\frac{5}{35}$	$\frac{5}{12}$	$\frac{1}{8}$	0	0	49
21 <sup>15</sup>	$\frac{9}{40}$	$\frac{8}{26}$	$\frac{4}{48}$	$\frac{2}{9}$	0	37
21 <sup>30</sup>	$\frac{16}{75}$	$\frac{14}{35}$	$\frac{6}{55}$	$\frac{8}{35}$	$\frac{2}{2}$	14
21 <sup>45</sup>	$\frac{16}{108}$	$\frac{14}{90}$	$\frac{7}{63}$	$\frac{9}{32}$	$\frac{1}{4}$	13
22 <sup>00</sup>	$\frac{18}{300}$	$\frac{15}{15}$	$\frac{8}{60}$	$\frac{12}{38}$	$\frac{1}{3}$	6
22 <sup>25</sup>	$\frac{24}{115}$	$\frac{17}{70}$	$\frac{3}{20}$	$\frac{14}{25}$	$\frac{1}{1}$	1

Примечание. Верхняя цифра - количество занятых данным видом кормушек, нижняя - количество муравьев на всех кормушках.

Таблица 2

| Посещение муравьями разных видов подземных камер, не имеющих сообщения с поверхностью почвы

	L.A.	T.C.	M.S.
Число занятых камер(из 100)	35	12	4
Общее количество муравьев, обнаруженных в камерах	84	18	6

активности муравьев. На рис. IO видно, что более других муравьев этой группы к деятельности в травостое склонны *M. scabrinodis*. Характерно, что и периоды суточной активности у этих муравьев длиннее, чем у *L. alienus* и *T. caespitum* - они не так связаны с прохладными утренними и сумеречными часами (рис. IO A). Видимо, *M. scabrinodis* обладает промежуточной формой поведения и в ярусном распределении сходен с муравьями рода *Fotmica*.

Наиболее полно используют ярусы степного биогеоценоза *F. pratensis* и *F. cunicularia*. При этом *F. pratensis* сохраняет тесную связь с почвой, и только *F. cunicularia* постоянно держится на кормушках верхнего яруса (рис. IO A). Площадь, в пределах которой этот вид посещает кормушки в травостое, почти в 2 раза шире, чем таковая на поверхности почвы.

Эти данные дополняются с помощью хронометрирования индивидуального поведения муравьев в естественных условиях. На диаграммах отражено суммарное время, в среднем затрачиваемое на *F. pratensis* и *F. cunicularia* на различные поведенческие функции. Оказывается, что *F. cunicularia* в среднем 40% тратит на обследование растений, 30% - на осмотр стебля целиком, до самой вершины, 10% - на ощупывание прикорневых частей. *F. cunicularia* явно предпочитают растения с узкими вертикальными стеблями, лишенные прикорневых розеток, и более других - типчак и подмаренник. К растениям с широкими плоскими листьями *F. cunicularia* безразличны, а открытых мест, лишенных растительности, явно избегают.

*F. pratensis* тратит на обследование растений только 13% времени и почти никогда не поднимается выше их прикорневых частей (рис. II). В отличие от первого вида, *F. pratensis* не избегают открытых мест, а среди предпочитаемых ими растений преобладают виды с широкой прикорневой розеткой - лапчатка, подорожник. К растениям с высокими стеблями и узкими листьями *F. pratensis* безразличны.

Таким образом, наиболее "фитофильным" в сообществе степных муравьев являются *F. cunicularia*. В то же время этот вид сохраняет связь с почвой, т.е. использует практически все ярусы степного биогеоценоза.

Характерно, что к деятельности сразу в нескольких ярусах среди муравьев, как и среди стрекоз и саранчовых, оказываются способными виды, обладающие самым длительным периодом суточной актив-

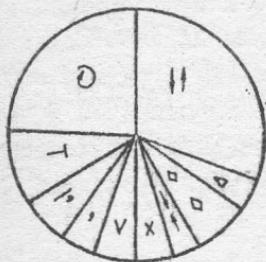
ности и самыми сложными и разнообразными поведенческими реакциями [Стебаев, 1971; Резникова, 1971; 1972; 1975; Stebaev, Reznikova, 1972].

Специфика ярусной дифференциации муравьев как общественных насекомых состоит в том, что в их ярусной стратификации характер межвидовых отношений имеет едва ли не большее значение, чем ландшафтные условия [Стебаев, Резникова, 1974]. Возможно, что переход *F. cunicularia* к деятельности в толще травостоя осуществляется под влиянием доминирующего в поселении *F. pratensis*. В сообществе, где *F. pratensis* отсутствует, способность *F. cunicularia* к проникновению в надземный ярус проявляется уже не как основная, а как дополнительная форма поведения (рис. IO Б). Плотность этих муравьев на кормушках в травостое еще продолжает оставаться самой значительной, но наибольшее количество кормушек, посещаемых *F. cunicularia*, оказывается уже на поверхности почвы, и даже в ее глубине. Даже суточная цикличика в отсутствие доминирующего вида у *T. cunicularia* делается очень похожей на цикличку *F. pratensis*: отчетливо проявляется утренняя и вечерняя активность, т.е. в периоды, обычно используемые *F. pratensis*.

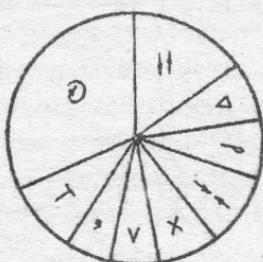
Влияние *F. pratensis* как доминирующего вида проявляется даже в изменении ярусной стратификации почвенных муравьев. В сообществе с *F. pratensis* эти муравьи почти в одинаковой мере активны и в почве, и на ее поверхности, а в отсутствие его они посещали преимущественно кормушки на открытой поверхности. То же проявляется и в отношении плотности муравьев на кормушках (рис. IO А, Б). Примечательно резкое изменение суточной цикличики почвенных муравьев: в сообществе с *F. pratensis* максимум их активности приходился на вечерне-ночные часы, т.е. на время спада активности доминанта, а в его отсутствие пик активности *M. scabrinodis* и *T. caespitum* перемещается на утреннее время.

Эти перестройки не объясняются изменением ландшафтных условий при переходе из злаково-разнотравной в злаково-полынную ассоциацию. Скорее, наоборот — в южной части ареала, в растительных ассоциациях, сходных со злаково-полынной, *M. scabrinodis* и *T. caespitum* проявляют еще более тесную связь с почвой и переход к сумеречной активности [Стебаев, Резникова, 1975].

В основе изменения ярусной стратификации муравьев под влиянием межвидовых отношений лежат индивидуальные стереотипные ре-

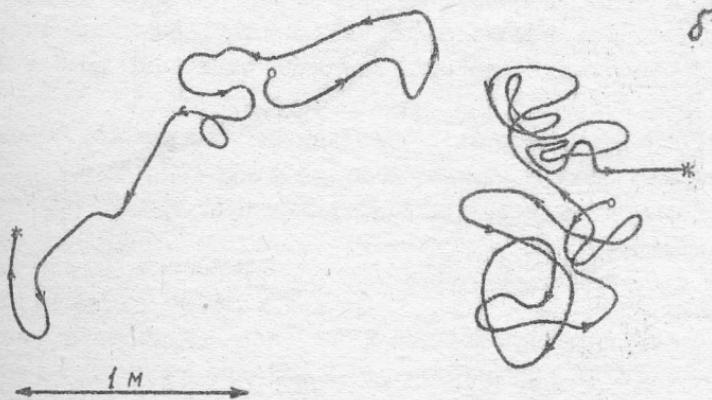


FORMICA CUNICULARIA



FORMICA PRATENSIS

a



II - 1    D - 2    I - 3    A - 4    S - 5    V - 6    X - 7

--- 8    --- 9    Δ - 10    ◇ - 10

Рис. II. Процентное соотношение времени, затраченного муравьями на каждую поведенческую функцию (а) и типичные траектории фуражиров-разведчиков (б). В диаграммах усреднены данные по 30 особям F. pratensis и 45 F. cunicularia. I - обследование растений, 2 - об-следование небольших участков ("поисковый ход"), 3 - остановка, 4 - опушивание предметов, 5 - остановка и помахивание antennами, 6 - чистка тела и лапок, 7 - чистка antenn; 8 - контакт с муравьями своего вида; 9 - трофаллаксис, 10 - транспортировка добычи (в том числе и групповая); II - поза настороженности.

акции фуражиров. Это подтверждается в полевом эксперименте, в котором на участках с различной динамической плотностью *F. pratensis* выпускались *F. cunicularia*. Здесь же были вкопаны вертикальные пластинки. При любом контакте с *F. pratensis* фуражиры *F. cunicularia* мгновенно забирались на ближайшую пластинку и исчезали из поля зрения доминанта. При этом чем выше была динамическая плотность доминирующего вида, тем меньше времени проводили *F. cunicularia* на поверхности почвы (рис. I2).

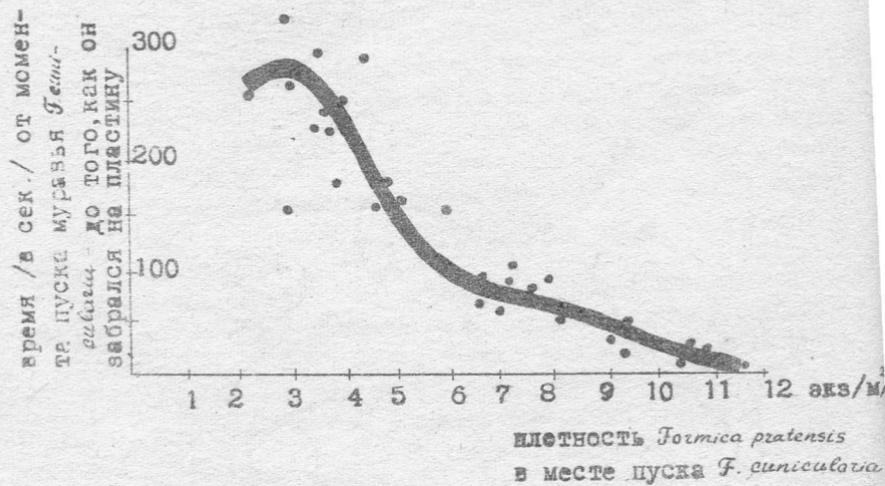


Рис. I2. Зависимость поведения фуражиров *F. cunicularia* от плотности муравьев доминирующего вида на территории.

#### Лабораторные эксперименты

Только на лабораторных аренах можно полностью изолировать поведение муравьев от влияния межвидовых отношений. Оказалось, что в лабораторной установке и *F. pratensis*, и *F. cunicularia* проявляют себя как типичные герпетобионты, какими они и являются по классификации К. В. Арнольди [1968]. Если имелась возможность выбора между кормушками, расположенными на дне арены и на стержнях,

буражиры *F. pratensis* даже не исследовали эти стержни, а *F. cunicularia* лишь в единичных случаях забирались на них (рис. I3 а). И те и другие муравьи посещали кормушки на стержнях только когда остальные были убраны (рис. I3 б). При новом появлении кормушек на дне арены большинство муравьев в течение двух дней перестали посещать кормушки на стержнях (рис. I3 в, г). Постоянные группы буражиров, посещающих кормушки верхнего и нижнего ярусов, не выявлены (рис. I3).

В целом лабораторные исследования помогают расчленить основные и дополнительно-потенциальные формы поведения муравьев, проявляющиеся в природе совместно.

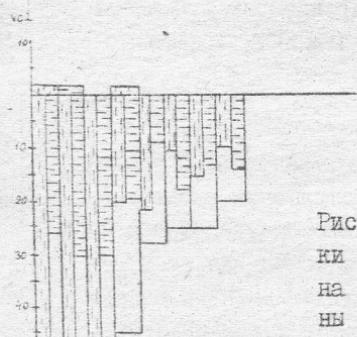
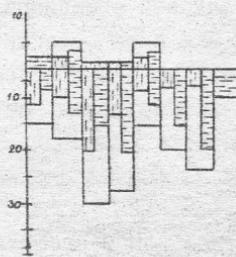
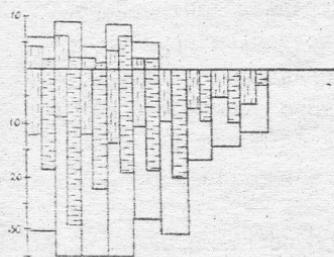
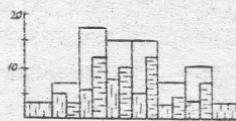
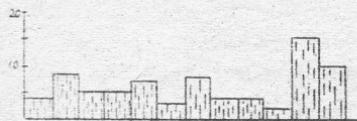
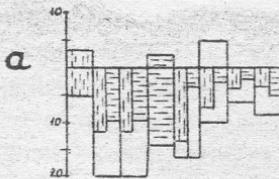
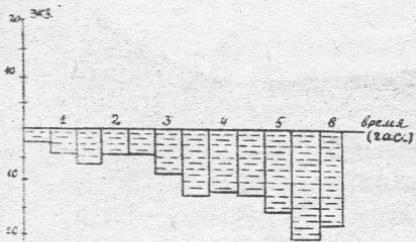
Итак, в многовидовой ассоциации степных муравьев деятельность всех видов в той или иной степени связана с почвенным ярусом. При этом выделяется группа видов, наиболее тесно связанная с почвой, и виды, способные использовать все ярусы степного биогеоценоза. В этой группе наиболее "фитофильным" оказывается *F. cunicularia*, обладающий к тому же самыми сложными формами индивидуального поведения.

Межвидовые отношения в ассоциациях этих общественно организованных насекомых усугубляет ярусную дифференциацию буражиров и создают предпосылки для проявления дополнительных и потенциальных форм поведения.

#### Заключение.

Поведение насекомых – обитателей воздуха, травостоя и поверхности почвы на путях их участия в биогеоценотических процессах поддается строгому количественному анализу. Хронометрирование поведения насекомых в природе не вполне достаточно для этой цели. Выявление комплекса потенциальных, дополнительных и основных реакций возможно только с помощью системы полевых и лабораторных экспериментов. Для всех насекомых желателен, а для общественных – необходим постоянный учет внутривидовых и межвидовых контактов как особенно существенных биотических факторов поведения.

При тесном переплетении сфер деятельности насекомых в степных и лесостепных биогеоценозах они все же оказываются достаточно хорошо разграниченными. Каждая жизненная форма имеет специфическую эколого-этологическую схему поведения, выраженную адаптированность к деятельности в определенном диапазоне ярусов биогеоценоза. В



2

Рис.13. Количество муравьев, посещающих кормушки на дне арены (столбики направлены вниз) и на вертикальных стержнях (столбики направлены вверх);  
а - имелась возможность выбора между кормушками на дне арены и на стержнях; б - кормушки на дне арены убраны; в, г - вновь имеется возможность выбора;

1 - муравьи, помеченные на кормушках на дне арены; 2 - на стержнях

1 - муравьи, помеченные на кормушках на дне арены; 2 - на стержнях

этих схемах можно выделить основные формы поведения насекомых, наиболее свойственные морфоадаптивному типу каждого вида. Дополнительные и особенно потенциальные формы поведения проявляются редко и иногда наблюдаются только в лабораторных или острых полевых экспериментах. Судя по всему, реакции этого типа обеспечивают существование вида на границе его ареала. За счет таких, в общем вспомогательных, реакций складывается разграничение жизнедеятельности сходных видов и формируются сложные ме́жвидовые отношения. Эти формы поведения обеспечивают постоянную насыщенность всех экологических ниш и микростаций биогеоценоза при многих изменениях обстановки - будь то в течение суток, сезона или ряда лет, а также в случае непериодичных резких изменений среды. Их можно считать своеобразным поведенческим механизмом гомеостазиса биогеоценоза.

В то же время разобщенность постоянных мест пребывания насекомых внутри одного биотипа относительна - "области жизни" перекрываются. Это способствует зоогенной вертикальной миграции веществ.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Арнольди К.В. Зональные зоogeографические и экологические особенности мирмикофауны и населения муравьев Русской равнины. - "Зоол.ж.", 17, 8: 1155-1177. 1968.
2. Бартенев А.Н. О случаях определенной ориентировки стрекоз по отношению к странам света. - "Русск.Зоол.ж.", 10, I: 53-64. 1930.
3. Беклемишев В.Н. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных животных. Наука, т. I; Введение. 1964.
4. Гиляров М.С. Экологические и этологические признаки в систематике и филогенетики насекомых. - "Ж.общ.биол." I: 13-33. 1974.
5. Копанева Л.М., Калинин О.М., Васильев С.В., Колодяжный С.Ф. Методические подходы в изучении жизненных форм саранчовых на примере подсемейства Oedipodinae (orthoptera). - "Зоол.ж.", 54, в печати. 1975.
6. Незлобинский Н.А. К вопросу об уничтожении стрекозами москек и комаров. - "Ж.любитель природы", 1915, вып. 4, с. II-114.

7. Пачоский И. Описание растительности Херсонской губернии. II., Степи. Херсон. 420. 1917.
8. Резникова Ж.И. Взаимодействие муравьев разных видов, обитавших на одной территории.- В сб: 'Муравьи и защита леса', М: 62-64. 1971; Роль междувидовых взаимоотношений муравьев в их фуражировочной деятельности.- В кн: 'Зоологические проблемы Сибири'. Новосибирск, Наука, I-I71. 1972; Способы мобилизации и взаимодействие муравьев доминирующего и субдоминирующего видов.- В сб: 'Муравьи и защита леса', М: 160-166. 1975.
9. Стебаев И.В. Характеристика надпочвенного и напочвенного зоомикробиологических комплексов степных ландшафтов Западной и Средней Сибири.- "Зоол.ж.", 47, 5: 661-675. 1968.
10. Стебаев И.В. Жизненные формы и половой диморфизм саранчовых Тувы и Кго-Восточного Алтая.- Зоол.ж., 49, 3: 325-338. 1970.
11. Стебаев И.В. Структура охраняемой территории *Formica pratensis* и взаимодействие муравьев одного и разных видов.- "Зоол.ж.", 50, 10: 1504-1519. 1971.
12. Стебаев И.В., Резникова Ж.И. Система пространственно-временных взаимоотношений в многовидовом поселении степных муравьев.- "Зоол.ж.", 53, 8: 1200-12II. 1974.
13. Стебаев И.В., Резникова Ж.И. Комплекс видов, сопутствующих *Formica pratensis* в степных и полупустынных ландшафтах долин рек Иртыша и Или.- В сб: 'Муравьи и защита леса', М: 116-119. 1975.
14. Стебаев И.В., Никитина С.И. Особенности поведения саранчовых различных жизненных форм из степей и полупустынь Тувы.- "Зоол.ж.", 5, в печати. 1975.
15. Sorbet P.S. A biology of dragonflies. London., 247. 1962.
16. Gangwere S.K. A monograph of food selection in Orthoptera.- Transactions of the American Entomological Society LXXVII : 67-230. 1961.
17. Geest W. Beiträge zur Kenntnis der bayerischen Libellenfauna. Z. wiss. Insektoiol. 1 : 12-27. 1905.
18. Kennedy C.H. Notes on the life history and ecology of the dragonflies (Odonata) of central California and Nevada. Proc. U.S. nat. 52 : Mus. 52 : 483-635. 1917.
19. Cormondy E.I. The systematic of *Tetragoneuria*, based on ecological, life history and morphological evidence (Odonata : Corduliidae). Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. Mich,

107 : 1-79. 1959.

20. Lamborn R.H. Dragonflies versus mosquitoes. Can the mosquito pest be mitigated, New York, Appleton. 1890.
21. Schmidt E. Libellen als Objekte der angewandten Entomologie. Eine Literaturstudie. Vern. IIIth Int.Kongr. Ent., Berlin 3 : 1494-1505. 1939.
22. Stebaev I.V. Seasonal changes in the biological distribution of grass hoppers in the asiatic steppes with different climates and their importance for ecosystems. Proceedings of the International Study Conference of the Current and future problems of Acridobiology. London : 207-213. 1972.
23. Stebaev I.V., Reznikova J.I. Two interaction on types of ants living in steppe ecosystem in south Siberia, USSR. Ecologia polska, XX N 11 : 103-109. 1972.
24. Walker E.M. The North American dragonflies of the genus *Aeshna*. Univ. Toronto Stud. biol. 11 : 1-213. 1912.
25. Wiesenberger - Lund. Odonaten-Studien. Int.Rev. Hydrobiol u. Hydrog. Bd YI : Hf 2/3 : 155-228; 373-422. 1913.
26. Wright. A comparison of the dragonfly fauna of the lower delta of the Mississippi River with that of the marshes of Central Gulf Coast. Ecol. Monogr. 13 : 481-497. 1943.
27. Wright. Notes on dragonflies in the vicinity of New Smyrna Beach, Florida. Florida Ent. 27 : 35-39. 1944 a.
28. Wright. Some random observations on dragonfly habits with notes on their predaceousness on bees. I. Tenn. Acad. Sci. 19 : 295-301. 1944 b.
29. Wright. The economic importance of dragonflies (Odonata). I.Tenn.Acad.Sci. 21 : 60-71. 1946.