

6

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

4

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

Том LIV

(ОТДЕЛЬНЫЙ ОТТИСК)

7

— МОСКВА · 1975 —

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

1975, том LIV, вып. 7

УДК 595.796 : 591.511

НЕАНТАГОНИСТИЧЕСКИЕ ВЗАИМООТНОШЕНИЯ МУРАВЬЕВ, ЗАНИМАЮЩИХ СХОДНЫЕ ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ НИШИ

Ж. И. РЕЗНИКОВА

Кафедра общей биологии Новосибирского государственного университета

Между доминирующим видом *F. pratensis* и субдоминантом *F. cunicularia* складываются своеобразные неантагонистические взаимоотношения. При поиске пищи в сложных ситуациях, например, в лабиринтах различной сложности *F. cunicularia*, стимулируют поисковую деятельность доминирующего вида. *F. pratensis* успешно разыскивают приманку только в присутствии вида-субдоминанта, хотя для этого активным фурражиром приходится действовать в самых периферических частях охраняемой территории. Основными механизмами стимулирования поисковой деятельности доминирующего вида муравьями-субдоминантами являются межвидовой кинопись и привлечение *F. pratensis* запахом *F. cunicularia*. При этом *F. pratensis* способны не только отличать *F. cunicularia* от муравьев другого вида, но даже различать по запаху *F. cunicularia*, селящихся в зоне действия каждой дороги доминирующего вида. Эксперименты, в которых муравьи должны были находить приманку в разделенном на секторы пространстве, позволяют предположить, что муравьи доминирующего вида способны обучаться у субдоминантов рациональным движениям при поиске белковой пищи.

Большинство исследований межвидовых отношений муравьев посвящено конкуренции (Brain, 1952; Gaspar, 1966; Baroni-Urbani, 1969 и др.). Особенно сложна конкуренция у видов, занимающих сходные экологические ниши (Yasuno, 1965). В то же время их отношения не исчерпываются разделением сфер деятельности. Стебаев (1971) отметил, что на кормовом участке доминирующего вида *Formica pratensis* Retz. первыми обнаруживают приманку субдоминанты *F. subpilosa* Ruzs. Изучив экологически сходную пару — *F. uralensis* Ruzs. и *F. picea* Nyl., мы выявили своеобразное стимулирование поисковой деятельности доминанта видом-субдоминантом. Более проворные *F. picea* в 90% случаев первыми находили приманку, спрятанную в лабиринтах, и служили невольными разведчиками для *F. uralensis* (Резникова, 1971, 1972; Stebaev, Reznikova, 1972).

Большая подвижность подчиненных видов по сравнению с доминирующими известна и у экологически сходных между собой грызунов (Caldwell, 1965). Вероятно, эта особенность предотвращает столкновения особей разных видов и в то же время создает предпосылки для межвидовой сигнализации. Есть указания на сходные явления у чаек (Бородулина, 1972), дельфинов (Юркевич, Титов, 1972) и других животных. Основную роль в подобных межвидовых взаимоотношениях играют ненаследственные компоненты поведения, в частности, способность к обучению (Мантефель, 1970).

Настоящая статья посвящена исследованию механизмов взаимодействия и способов обмена информацией между экологически сходными видами

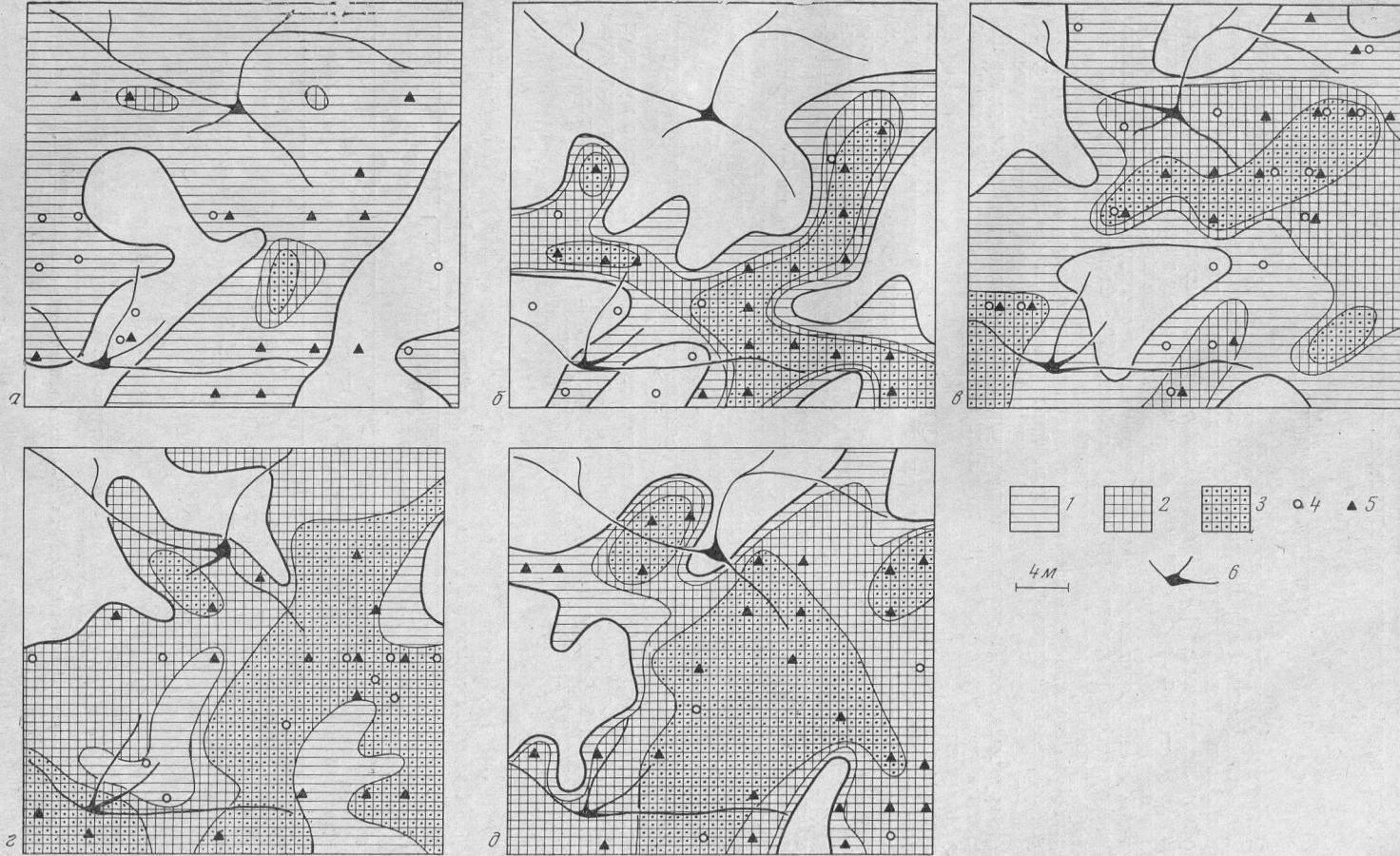


Рис. 1. Картосхемы скорости растаскивания приманки из лабиринтов

а—г — лабиринты 1-й сложности, д — лабиринты 2-й сложности; а, б — 1-й день экспозиции лабиринтов; в, г — 2-й день; д — 3-й день; 1—3 — скорость растаскивания приманки муравьями ($л/ч$): 0,1—1 (1); 1,1—3,0 (2); 3,1—5,0 и более (3); 4 — в лабиринте зафиксированы муравьи *Formica pratensis*; 5 — то же, *F. cunicularia*; 6 — гнездо и дороги *F. pratensis* (показаны упрощенно); каждая картосхема составлена на основании 10 учетов количества приманки и муравьев в 90 лабиринтах одновременно

ми муравьев. Работа проводилась под руководством И. В. Стебаева на территории Озерного стационара лаборатории биогеоценологии Биологического института Сибирского отделения АН СССР, возглавляемой С. С. Фолитареком. Рядом ценных советов мы обязаны Г. М. Длусскому и А. А. Захарову, которым выражаем искреннюю благодарность.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Наблюдения проводились на юго-западе Новосибирской обл. в окрестностях г. Красуск. Для исследования была выбрана пара экологически сходных видов — *F. pratensis* и *F. cunicularia* Latr. *F. pratensis* строит гнезда с насыпными куполами и земляным валом, общим диаметром до 1,5 м. Каждой семье принадлежит постоянная территория площадью до 600—800 м², с разветвленной сетью заглубленных в землю дорог. Границы территории охраняются от вторжения соседних семей того же вида. Структура ее в значительной степени определяет расположение гнезд и суточную циклическую остальных членов многовидового поселения муравьев (Стебаев, 1971; Стебаев, Резникова, 1974). Поэтому мы считаем *F. pratensis* доминирующим видом.

F. cunicularia строят небольшие гнезда в виде земляных холмиков. У них нет ни постоянной охраняемой территории, ни дорог. Эти муравьи часто селятся на территории *F. pratensis* — обычно на ее периферии. Особи *F. cunicularia* действуют на кормовом участке не группами, как *F. pratensis*, а преимущественно в одиночку. Они гораздо more движнее, чем муравьи доминирующего вида. Все это позволяет считать *F. cunicularia* видом-субдоминантом.

Для полевых экспериментов был выбран участок злаково-полынно-разнотравной степи, очень плотно заселенной муравьями этих 2 видов. Полягоны площадью по 1200 м² охватывали полностью территории 4 гнезд *F. pratensis*. Здесь же располагались 17 гнезд *F. cunicularia*. На полигоне учитывалась поисковая активность муравьев. Ее показателем служила скорость, с которой фуражиры растаскивали приманку из лабиринтов. Строение лабиринтов имитировало природную ситуацию, в которой муравьи вынуждены огибать препятствия, чтобы получить доступ к пище.

Лабиринт 1-й сложности — деревянная коробка 100×100×30 мм с прозрачной крышкой и входным отверстием диаметром 10 мм. Войдя в коробку, муравей натыкался на кольцо из плотной бумаги и должен был обойти его кругом, чтобы через новое отверстие проникнуть к приманке. В лабиринте 2-й сложности было 2 кольца, вставленных одно в другое. Входы в них располагались с противоположных сторон.

Лабиринты с приманкой расставляли на полигоне на расстоянии 4 м друг от друга. Одновременно использовали 90 лабиринтов одинаковой сложности. Через каждые 10 мин регистрировали, сколько из 20 кусочков мяса осталось в лабиринте и сколько муравьев обоих видов удалось в нем заметить. С 9 ч до 21 ч с 5-часовым перерывом проводилось 20 учетов. По каждой серии учетов составлялись картосхемы скорости растаскивания приманки, которые подвергались статистической обработке.

Таблица 1
Сравнение поисковой активности *F. pratensis* и *F. cunicularia* *

Показатели	Лабиринты 1-й сложности			Лабиринты 2-й сложности
	замечены только <i>F. pratensis</i>	замечены и <i>F. pratensis</i> и <i>F. cunicularia</i>	замечены только <i>F. cunicularia</i>	замечены только <i>F. cunicularia</i>
<i>M</i>	0,6 <i>n/ч</i>	2,3 <i>n/ч</i>	2,3 <i>n/ч</i>	3,8 <i>n/ч</i>
<i>K</i>	0,18	0,036	0,01	0,01
<i>m</i>	±0,22	±0,37	±0,38	±0,41
<i>L</i>		13		42
<i>t</i>		3,9		23
<i>P</i>		99%		99,9%

* Расчеты производились по упрощенному методу непрямых разностей (Монцевичюте, 1964). *M* — средняя арифметическая, *m* = ± $\Sigma a \cdot K$; *a* — отклонение от средней арифметической, *K* — фактор Молденгауэра; *L* = (*n₁*—1) + (*n₂*—1) — число степеней свободы; *n* — число наблюдений; *t* = $\frac{M_1 - M_2}{\sqrt{\frac{m_1^2 + m_2^2}{m_1 + m_2}}}$.

**СТИМУЛИРОВАНИЕ ПОИСКОВОЙ
ДЕЯТЕЛЬНОСТИ ДОМИНИРУЩЕГО ВИДА
СУБДОМИНАНТОМ**

В предшествующих работах мы уделяли основное внимание сравнению поисковой активности *F. uralensis* и *F. ricea* в зоне их взаимодействия и в остальных частях территории. Для пары видов, рассматриваемой в этой статье, такого теста недостаточно. Ранее была выявлена целая система различий, сводящая к минимуму зону взаимодействия этих муравьев (Стебаев, Резникова, 1974).

Картина стимулирования поисковой деятельности *F. pratensis* муравьями *F. cunicularia* гораздо сложнее, чем у ранее исследованной пары видов.

В начале 1-го дня наблюдений в большей части лабиринтов скорость растаскивания приманки не превышала 1 порции в час¹ и только вблизи гнезд *F. cunicularia* она достигала 5 *n/ч* (рис. 1, а). Во 2-й половине дня муравьи действовали активнее. Скорость растаскивания приманки увеличилась в среднем в 3 раза (рис. 1, б). На 2-е сутки наблюдалось дальнейшее возрастание скорости растаскивания приманки и расширение площади, на которой действовали муравьи (рис. 1, в, г).

На 3-й день были поставлены лабиринты 2-й сложности. В них муравьи с самого начала действовали с той же скоростью, как в самом конце экспозиции лабиринтов 1-й сложности (рис. 1, д). Это позволяет думать, что муравьи способны при решении сложной задачи использовать навыки, которые они приобрели при решении более простой задачи того же типа. Это предположение в основном относится к деятельности *F. cunicularia*, так как в каждом учете число лабиринтов, где они были замечены, составляло 70—80% от всех посещаемых лабиринтов. *F. pratensis* в значительных количествах появлялись только в лабиринтах 1-й сложности и то лишь на 2-й день. Важно отметить, что в 70% случаев они были встречены вместе с *F. cunicularia* и в 78% случаев субдоминанты обнаруживали приманку первыми.

Сравнение поисковой активности доминирующего и субдоминирующего видов показало, что *F. cunicularia* растаскивали приманку в 4 раза быстрее, чем *F. pratensis*. При усложнении лабиринтов фуражиры *F. cunicularia*

Таблица 2

Даты и время дня	Поисковая деятельность муравьев в различных зонах их территории						χ^2	P%
	Общ., колич. лабирин- тов, в которых зафиксиро- ваны <i>F. pratensis</i> в зоне, часто посещав- шейся ими и до опыта	Колич. лабиринтов, в которых зафиксиро- ваны <i>F. pratensis</i> в зоне, часто посеща- емой <i>F. cunicularia</i>	эмпириче- ское	теоретиче- ское	χ^2	P%		
всего								
вместе с <i>F. cunicu- laria</i>								
11.VIII	9	2	5	2,3	4,3	95	2	< 95
утро	9	1	6	2,3	8,2	99	2	< 95
вечер	16	10	2	4	1,3	< 95	10	4,3
13.VIII								
вечер								

¹ Ниже *n/ч*.

действовали еще активнее, видимо, за счет накопления опыта (табл. 1). В тех лабиринтах, где замечены оба вида, приманка исчезала с той же скоростью, что и при действии одних особей субдоминанта. В табл. 1 приведены конечные результаты сравнения скоростей растаскивания приманки муравьями обоих видов с помощью t -критерия Стьюдента.

Возникает вопрос, обусловлено ли увеличение скорости растаскивания приманки при совместном действии муравьев обоих видов объединением их усилий или объясняется стимулирующим действием субдоминанта на фуражировку доминанта?

По данным 8 съемок динамической плотности муравьев по методу Стебаева и др. (1967), мы выделили 3 зоны для анализа поисковой активности муравьев (см. рис. 2). Их контуры последовательно совмещались с каждой картосхемой. Оказалось, что *F. cunicularia* одинаково быстро действуют во всех зонах. Более того, они постепенно проникали в центр территории доминанта. При использовании лабиринтов 2-й сложности *F. cunicularia* растаскивали приманку в основном в зоне частой встречаемости *F. pratensis*.

Территориальное поведение *F. pratensis* еще сложнее. В 1-й день немногочисленные фуражиры действовали главным образом в глубине своей территории

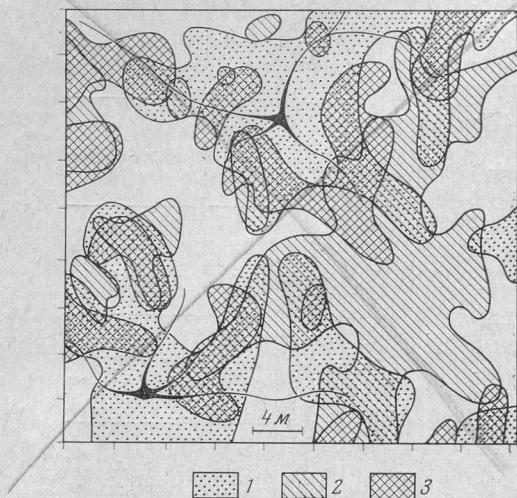


Рис. 2. Зоны, выделенные для анализа поисковой активности муравьев

1 — зона частой встречаемости *F. pratensis*, 2 — зона частой встречаемости *F. cunicularia*, 3 — зона взаимодействия *F. pratensis* и *F. cunicularia*; в зоне частой встречаемости муравьи зафиксированы в 5—8 из 8 съемок динамической плотности

(рис. 1, а, б, табл. 2). На 2-й день наблюдалась иная картина. В отличие от *F. uralensis*, фуражиры *F. pratensis* проникали в лабиринты, находящиеся не в зоне взаимодействия доминанта и субдоминанта, а еще дальше — в зоне частой встречаемости *F. cunicularia* (табл. 2). Только здесь *F. pratensis* растаскивали приманку со скоростью большей, чем 1 $n/ч$. На остальной территории эта скорость не больше 0,3 $n/ч$ (рис. 1, в, г, рис. 2).

Таким образом, при поиске пищи в лабиринтах доминирующий вид успешно действует только в зоне, часто посещаемой более «предприимчивым» субдоминантом. Не исключено, что активные фуражиры *F. pratensis* специально ищут контакты со своими «разведчиками».

МЕХАНИЗМЫ СТИМУЛИРОВАНИЯ ПОИСКОВОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ ДОМИНИРУЮЩЕГО ВИДА СУБДОМИНАНТОМ

Повышение эффективности при совместной деятельности разных видов отмечено у муравьев, пользующихся следовыми феромонами. У некоторых из них (*Crematogaster limata parabiotica*, *Dolichoderus debilis*, *Camponotus femoralis*) отмечено совместное использование запаховых следов при фуражировке (Wilson, 1965; Watkins et al., 1967).

Для того чтобы проверить, какую роль играет запаховая ориентация в системе фуражировки исследуемых видов, мы поставили специальные эксперименты. Муравьям предлагали пищу в составленных из стеклянных Ψ -образных трубок лабиринтах с одним входом. После того как муравьи привыкали находить пищу в определенной части лабиринта, трубы меняли местами. При наличии запахового следа фуражиры продол-

жали посещать трубку, в которой был оставлен след, несмотря на то, что она теперь находилась в противоположной части лабиринта.

Было выяснено, что *F. cunicularia* оставляет след при использовании сахарной приманки. При поиске белковой пищи они действуют как одиночные охотники и не оставляют следов. *F. pratensis* совсем не пользуется запаховыми метками при поиске пищи. Значит, следовые феромоны не играли роли во взаимодействии этих муравьев в лабиринтах. Это согласуется с известными данными о преобладающей роли зрительной ориентации у муравьев рода *Formica* (Ауге, 1957, 1969; Длусский, 1967). В системе обмена информацией внутри семьи у них преобладает кинописреакция на возбужденные движения наиболее активных фуражиров-разведчиков (Stäger, 1931; Leuthold, 1968; Rösengren, 1971; Захаров, 1972). Движения, характерные для сигнализации этого типа, могут быть сходными у муравьев подродов *Formica* s. str. и *Serviformica*. Такое сходство отмечено, например, у *F. polyctena* и *F. fusca* (Wallis, 1964).

Можно представить, что в случае контакта *F. pratensis* и *F. cunicularia* основную роль играет межвидовой кинописис. Для проверки этого предположения мы провели серию полевых опытов, выясняя, активнее ли *F. pratensis* отыскивают пищу в тех случаях, когда рядом двигаются другие муравьи.

В опытах использовалась стереотипная реакция муравьев — транспортировка коконов в защищенное от света место. 5—6 особей *F. cunicularia* с 10—12 коконами из их же гнезда помещали в U-образную плотно закрытую трубку ($100 \times 100 \times 12$ мм). На один ее конец надевали черный колпачок. Муравьи сразу начинали перетаскивать коконы в затемненную часть трубки. Когда все коконы были перенесены, колпачок снимали и надевали на другой конец трубки. Муравьи были вынуждены снова переносить коконы. Такие трубки с постоянно действующими муравьями помещали в концевых частях дорог *F. pratensis* — в 10 см от их края. По одну сторону дороги находилась трубка с муравьями («опытная»), по другую — пустая («контрольная»). В центре ограниченных трубками площадок выкладывали по 50 личинок березового пилильщика *Croescus*

Таблица 3

Статистическая оценка проявления межвидового кинописса у *F. pratensis* и *F. cunicularia*

Гнезда и дороги * <i>F. pratensis</i>	Колич. муравьев <i>F. pratensis</i> , взявших приманку на опытной площадке		Количество муравьев <i>F. pratensis</i> , взявших приманку на контрольной площадке			
	эмпирическое	теоретическое	эмпирическое	теоретическое	χ^2	P%
Гнездо A						
дорога 1 ответвление	26	17	8	17	9,4	99
дорога 1	44	29	14	29	15,6	99
дорога 2	30	20	10	20	10	99
дорога 4 ответвление	26	18	10	18	7,8	99
дорога 4	21	12	3	12	13,4	99
Гнездо B						
дорога 1	34	21	8	21	15,2	99,9
дорога 2	54	35	16	35	20,6	99,9
дорога 3	20	13	6	13	7,2	99
Гнездо B						
дорога 1	20	27	34	27	3,6	Менее 95
дорога 2	50	46	42	46	0,34	Менее 95
Гнездо A						
дорога 3	16	18	20	18	0,2	Менее 95

* Дороги 1, 2 гнезда B и дорога 3 гнезда A находились вне контакта с *F. cunicularia*. Вблизи остальных дорог были гнезда *F. cunicularia*.

septentrionalis. В течение получаса на обеих площадках непрерывно учитывалось количество муравьев, взявших приманку. Результаты учетов на опытных и контрольных площадках сравнивали с помощью критерия χ^2 (табл. 3).

Оказалось, что движение *F. cunicularia* привлекает в 2,5—4 раза больше фуражиров *F. pratensis*, чем приманка сама по себе. На опытной площадке через полчаса растаскивалась почти вся приманка. За это время на контрольной площадке муравьи уносили лишь 4—5 личинок. Это позволяет предположить, что и в лабиринтах поисковая деятельность *F. pratensis* стимулируется движениями вида «разведчика». Обращает на себя внимание, что муравьев гнезда *B* и муравьев на дороге *З* гнезда *A* совершенно не привлекают движения *F. cunicularia* (табл. 3). Видимо, это как раз то исключение, которое подтверждает общее правило (вблизи этих дорог нет гнезд *F. cunicularia*).

Возникает вопрос, только ли видоспецифические движения субдоминанта привлекают *F. pratensis*? Для получения ответа мы предложили *F. pratensis* трубки с рабочими из их же гнезд, а также с *F. (Coptoformica) execta*, которых *F. pratensis* ранее не видели. Данные табл. 4 показы-

Таблица 4

Статистическая оценка проявления видоспецифичности кинописца

В U-образных трубках содержатся	Гнезда <i>F. pratensis</i>	Колич. муравьев <i>F. pratensis</i> , взявших приманку				χ^2	P%		
		Опытная площадка		Контрольная площадка					
		эмпирическое	теоретическое	эмпирическое	теоретическое				
<i>F. (coptoformica) execta</i>	A	34	41	48	41	2,04	<95		
		25	30	35	30				
	Б	12	10	8	10	0,8	<95		
		24	20	16	20				
	В	44	45	46	45	0,04	<95		
		40	37	34	37				
		58	62	66	62				
	<i>F. pratensis</i>	20	12	4	12	10,6	99,9		
		32	21	10	21				
Покрашенные <i>F. cunicularia</i>	A	44	28	16	28	8,8	99		
		30	21	12	21				
		34	22	10	22				
		28	18	8	18				

вают, что *F. pratensis* активизируются движениями особей своего вида. Средние значения опытной и контрольной выборок различаются не меньше, чем в эксперименте с *F. cunicularia*. На движения *F. execta* муравьи *F. pratensis* совершенно не реагируют.

Сравнение табл. 3 и 4 приводит к заключению, что окраска *F. cunicularia* не имеет значения при распознавании этих муравьев особями доминирующего вида. Это доказывается экспериментом, в котором в трубку помещали *F. cunicularia*, раскрашенных светлой нитрокраской. Итак, *F. pratensis* активизируются видоспецифическими движениями муравьев того же вида и субдоминанта, которого они хорошо отличают от других муравьев.

Для выяснения роли запаха *F. cunicularia* в стимулировании поисковой активности *F. pratensis* мы поставили следующий эксперимент. По данным 15 учетов распределения муравьев на кормушках с сиропом (Стебаев, Резникова, 1974) были выбраны 3 равноценных участка на территории гнезда *B*. На каждом из них было расставлено по 25 клето-

чек из тонкой и густой сетки, так что визуальные и механические контакты с муравьями, находящимися в клеточках, исключались. На одном участке в клеточках было по 10 особей *F. cunicularia*, взятых из гнезда, расположенного на том же участке, на другом — из гнезда, расположенного на расстоянии 300 м от полигона, на третьем (контрольном) клеточки были пустыми. На поверхности каждой из них помещалась вата, пропитанная сиропом. В периоды высокой утренней и вечерней активности доминирующего вида (по 2,5 ч) через каждые 10 мин учитывалось коли-

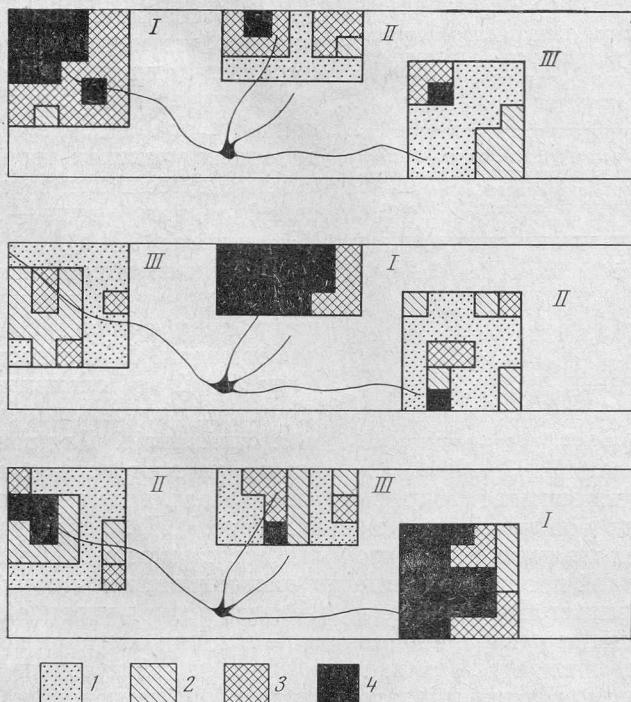


Рис. 3. Плотность муравьев на участках с клеточками, содержащими *F. cunicularia*

I — в клеточках содержатся *F. cunicularia* из гнезда, расположенного на том же полигоне; *II* — в клеточках содержатся *F. cunicularia* из дальнего гнезда; *III* — контрольный участок (клеточки пустые); плотность муравьев составляет на кормушку: *1* — 5 экз.; *2* — 5—10 экз., *3* — 11—15 экз., *4* — больше 15 экз. Плотность муравьев на каждой кормушке — среднее арифметическое из 10 учётов

чество особей *F. pratensis* на каждой кормушке. Всего проведено 30 учётов. Участки поочередно становились то опытными, то контрольными (рис. 3).

На рис. 3 видно, что клеточки, содержащие *F. cunicularia*, привлекали *F. pratensis* гораздо больше, чем пустые. Это различие сохранялось независимо от расположения опытных и контрольных участков. Особенно интересно, что клеточки с *F. cunicularia* из близких гнезд привлекали в 5—6 раз больше фуражиров, чем с «чужими» *F. cunicularia*. Значит, *F. pratensis* в основном реагируют на запах тех *F. cunicularia*, с которыми они находились в контакте ранее. Исходя из того, что у *F. pratensis* за муравьями каждой дороги закреплен свой сектор охраняемой территории (Резникова, 1974 а), интересно выяснить, способны ли *F. pratensis* отличать *F. cunicularia* из своего сектора от муравьев того же вида, но населяющих соседний сектор? Для ответа на этот вопрос мы в следующей серии опытов поместили в клеточки на одном участке *F. cunicularia*, населяющих тот же сектор территории *F. pratensis*, а на другом — *F. cunicularia*, взятых из соседнего сектора.

В табл. 5 полученные данные сравниваются при помощи t -критерия Стьюдента. Различия оказываются вполне достоверными. Независимо от расположения опытных и контрольных участков клеточки, содержащие «своих» *F. cunicularia*, привлекают в среднем в 1,6—1,8 раза больше *F. pratensis*, чем с *F. cunicularia* взятыми из соседнего сектора.

В целом можно сказать, что фуражиров *F. pratensis* привлекает запах только тех *F. cunicularia*, которые населяют их территорию. Для муравьев каждой дороги более привлекательны именно те особи субдоминирующего вида, с которыми они находятся в постоянном контакте. Не исключено, что межвидовые отношения муравьев-доминантов и субдоминантов основаны на индивидуальном контакте особей, живущих на определенных участках территории, как это имеет место при взаимодействии семей одного вида — *F. pratensis* (Резникова, 1974 а).

Таблица 5
Статистическая оценка способности
F. pratensis различать субдоминантов,
населяющихся в разных частях
их территории

В клеточках — <i>F. cunicularia</i> , взятые в том же секторе территории <i>F. pratensis</i>		В клеточках — <i>F. cunicularia</i> , взятые в соседнем секторе территории <i>F. pratensis</i>	
<i>M</i>	22,7* экз/кл	11,8 экз/кл	
<i>K</i>	0,144	0,144	
<i>m</i>	2,08	1,64	
<i>L</i> =38;		<i>t</i> =4,11	
<i>P</i> =99,9%			

* Условные обозначения те же, что в табл. 1.

следующий эксперимент. Муравьям предлагали приманку, помещенную в один из секторов круговой установки (рис. 4, Б). Такие установки помещали на тех же площадках, что и в эксперименте с U-образными трубками. На каждой площадке приманку растаскивала постоянная по составу группа муравьев. В течение 3 ч (т. е. весь период утренней активности *F. pratensis*) непрерывно фиксировалось, в каких секторах побывал каждый муравей, прежде чем вытащить один из 25 кусочков мяса. Угол между сектором, в который зашел муравей, и сектором с приманкой можно назвать «сектором ошибки». Нас интересовала скорость сужения сектора ошибки у *F. cunicularia* и у *F. pratensis*, находящихся в контакте с субдоминантами и лишенных такого контакта.

Естественно, что в первый раз муравьи натыкались на приманку случайно. Результаты их поисков при повторных посещениях оценивались в баллах. Чем шире сектор ошибки, тем больше баллов. В сумму ошибок, выраженную в баллах, входили и повторные посещения каждого сектора. Так, если муравей зашел в сектор № 5, противоположный сектору с приманкой, а затем сразу, обойдя установку сбоку, попал в сектор с приманкой, ему ставилось 5 баллов. Если же по пути он побывал во всех секторах — от 5 до 0—15 баллов. Затем подсчитывали, сколько баллов набирали последовательно все муравьи, посетившие каждую установку.

Рис. 4, А иллюстрирует огромную разницу в поисковой деятельности доминанта и субдоминанта. *F. cunicularia* уже через 15—20 мин после начала наблюдений почти безошибочно находили приманку. В случае ошибки они обегали кругом установки и попадали в сектор с приманкой. По-иному вели себя *F. pratensis*. Они в течение 1—2 ч блуждали по всем секторам и наталкивались на приманку случайно. В дальнейшем их поиски упорядочивались, но сумма ошибок оставалась в среднем не менее 30. Учитывая большую разницу в результативности поиска этих видов, интересно сравнить поведение *F. pratensis*, находящихся вне контакта с *F. cunicularia* и в контакте с ними. В последнем случае *F. pratensis* первые 40—50 мин вообще не трогают приманку, а затем сумма ошибок уменьшается довольно быстро, хотя и несколько медленнее, чем у *F. cunicularia*.

Картина взаимодействия доминанта и субдоминанта повторялась от опыта к опыту. Первые порции приманки растаскивали муравьи обоих видов. *F. cunicularia* лишь в 60% случаев находили приманку раньше доминанта². Затем они начинали транспортировать пищу в гнездо. В это время *F. pratensis* находились в непосредственной близости от работаю-

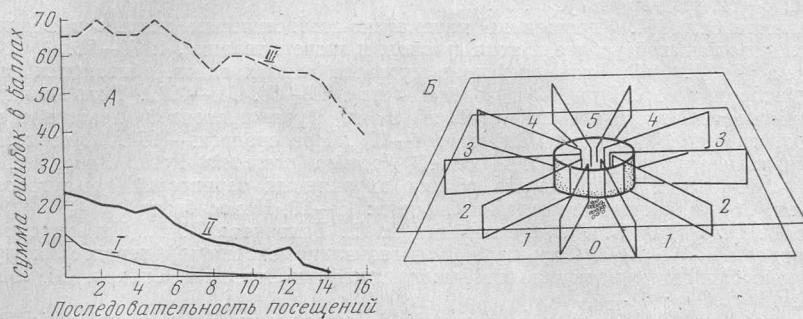


Рис. 4

А — изменение количества ошибок при обучении; I — *F. canicularia*, II — *F. pratensis*, находящихся в контакте с *F. cunicularia*, III — вне контакта с ними; Б — круговая установка с приманкой в одном из секторов; 0—5 — номера секторов; каждая кривая — усредненные результаты на основании 10 кривых

щих субдоминантов, не делая попыток достать приманку. Столкнувшись с *F. cunicularia*, они отбегали. Через 40—70 мин после начала наблюдений 3—4 муравья *F. pratensis* отгоняли *F. cunicularia* и начинали растаскивать приманку. Характерно, что *F. pratensis* обычно не транспортировали мясо в гнездо, а лишь относили его на расстояние 20—30 см от установки, где его подхватывали другие муравьи. Таким образом, внутри установки постоянно действовали лишь самые активные фуражиры, находившиеся в контакте с субдоминантами. Столкновений муравьев доминирующего и субдоминирующего видов не наблюдалось.

Итак, муравьи — доминанты не только активизируются видом и запахом *F. cunicularia*, но, по-видимому, способны перенимать у субдоминанта рациональный путь к пище.

Все это имеет отношение к обсуждавшейся выше проблеме межвидовой сигнализации. Можно предположить существование у муравьев межвидового дистантного обучения, которое до сих пор отмечалось только у позвоночных, например, у экологически сходных между собою видов птиц (Мантельфель, 1974). Дистантное обучение сложным действиям описано у обезьян (Фабри, 1966; Фирсов, 1971), но считалось характерным лишь для внутривидового общения.

Таким образом, у экологически сходных видов муравьев, помимо конкуренции, существует своеобразная система взаимоотношений, отличная от всех ранее известных форм межвидового взаимодействия у этих насекомых. Можно предположить, что такие отношения характерны в целом для муравьев подродов *Formica* s. str. и *Serviformica* и, несомненно, повышают эффективность действия доминирующих видов в биогеоценозе.

ЛИТЕРАТУРА

- Бородулина Т. Л., 1972. Гнездовое поведение поганок и чайковых птиц и их внутривидовые и межвидовые взаимоотношения, Сб. «Поведение животных, его эволюционные и экологические аспекты»: 14—15, Изд-во «Наука», М.

² Это не противоречит данным эксперимента с лабиринтами, так как в круговой установке приманка помещена открыто.

- Длусский Г. М., 1965. Охраняемая территория у муравьев, Ж. общ. биол., 26, 4: 479—489.—1967. Муравьи рода Formica: 1—232, Изд-во «Наука», М.
- Захаров А. А., 1972. Иерархия функциональных групп в семье муравьев, Сб. «Поведение животных, его эволюционные и экологические аспекты»: 89—90, Изд-во «Наука», М.
- Мантайфель Б. П., 1970. Значение особенностей поведения животных в их экологии и эволюции, В кн. «Биологические основы управления поведением рыб»: 12—35, Изд-во «Наука», М.—1974. Экологические и эволюционные аспекты поведения животных: 5—32, Изд-во «Наука», М.
- Монцевичюте Э., 1964. Упрощенные математико-статистические методы в медицинской исследовательской работе, Патол. физиол. и экспер. терапия, 4: 70—76.
- Резникова Ж. И., 1971. Взаимодействие муравьев разных видов, обитающих на одной территории, Сб. «Муравьи и защита леса»: 62—64, М.—1972. Роль межвидовых взаимоотношений степных муравьев в их фуражировочной деятельности, Сб. «Зоологические проблемы Сибири»: 1—171, Новосибирск—1974. Механизмы территориального взаимодействия семей *Formica pratensis* Retz., Зоол. ж., 53, 2: 212—223.—1974а. Устойчивость границ охраняемых территорий у лугового муравья, Сб. «Вопросы энтомологии Сибири»: 19—20, Новосибирск.
- Стебаев И. В., Родин С. Н., Ярославцева А. С., Бахтинова В. В., Никанорова С. И., Каяндер А. М., 1967. Структура и организация охотничьей территории лугового и черноголового муравьев в степных ландшафтах Западной Сибири, Сб. «Муравьи и защита леса»: 42—45, М.
- Стебаев И. В., 1971. Структура охраняемой территории *Formica pratensis* Retz. и взаимодействие муравьев одного и разных видов, Зоол. ж., 50, 10: 1504—1519.
- Стебаев И. В., Резникова Ж. И., 1974. Система пространственно-временных взаимоотношений в многовидовом поселении степных муравьев, Зоол. ж., 53, 8: 1200—1212.
- Фабри К. Э., 1966. Роль манипуляционной активности во внутристадном общении у низших обезьян, Сб. «Экология и этология»: 1—250, Изд-во «Наука», М.
- Фирсов Л. Х., 1972. Память у антропоидов, Изд-во «Наука», Л.
- Юркевич Л. И., Титов А. А., 1972. Звуковая сигнализация и ее роль в экологии черноморских дельфинов, Сб. «Поведение животных, его экологические и эволюционные аспекты»: 199—200, М.
- Ayre G. L., 1957. Ecological notes on *Formica subnitens* Greift, Insect sociaux, 4, 3: 173—176.—1969. Comparative studies on the behaviour of three species of ants (Hymenoptera, Formicidae). II. Trail formation and group foraging, Canad. Entomol., 101: 118—128.
- Baroni-Urbani C., 1969. Ant communities of the high-altitude Appennine grasslands, Ecology, 50, 3: 488—492.
- Brain M. V., 1952. The structure of a dense natural ant population, J. Animal Ecol., 21: 12—24.
- Caldwell L. D., 1965. Interactions of *Peronayseus* and *Mus* in one acre field enclosure, Ecol., 46, 1—2.
- Gaspar C., 1966. Etude myrmecologique des tourbières dans les Hautes-Fagnes en Belgique (Hymenoptera, Formicidae), Rev. ecol. et biol., sol. 3, 2: 301—312.
- Leuthold R. H., 1968. Recruitment to food in the ant *Crematogaster ashmeadi*, Psyche (Cambridge), 75: 334—350.
- Rösengren R., 1971. Route fidelity, visual memory and recruitment behaviour in foraging wood ant of the genus *Formica* (Hymenoptera, Formicidae), Acta Zool. Fennica, 133: 106.
- Stäger R., 1931. Über das mitteilungvermögen der Waldameisen beim Auffinden und Transport eines Beutestückes, Z. Wiss. Insecten biol., 26: 125—137.
- Stebaev I. V., Reznikova Zh. I., 1972. Two interaction types of ants living in steppe ecosystem in South Siberia, Ecol. Polska, 20, 11: 103—109.
- Wallis D. J., 1964. The foraging behaviour of the ant *Formica fusca*, Behaviour, 23: 149—175.
- Watkins J. F., Cole T. W., Baldridge R. S., 1967. Laboratory studies on interspecies trail following and trail preference of army ants (Dorylinae), F. J. Kans. Entomol. Soc., 40, 2: 146—151.
- Wilson E. O., 1965. Trail sharing in ants, Psyche, 2—7: 41—66.
- Yasuno M., 1965. The study of ant population in the grassland at Mt. Hakkoda. V. The interspecific and infraspecific relation in the formation on the removal of *Formica truncorum* Yessensis, Sci. Repts. Tohoku Univ., 31, 3: 181—194.

NON-ANTAGONISTIC RELATIONSHIPS OF ANTS OCCUPYING SIMILAR ECOLOGICAL NICHES

Zh. I. REZNIKOVA

Department of General Biology, State University of Novosibirsk

Summary

The ants *Formica cunicularia* Latr. which have no protected territory often populate the territory of the dominating species *F. pratensis* Retz. Peculiar non-antagonistic relationships between these ecologically similar species are formed on the basis of incomplete separation of their fields of activity. The use of labyrinths has shown that during the search for food in complicated situations the ants *F. cunicularia* stimulate the activity of the dominating species. By means of the system of field experiments the main mechanisms of this phenomenon were established: attraction of the ants *F. pratensis* by the sight and smell of the actively moving ants *F. cunicularia*. The ants *F. pratensis* distinguish by smell the ants *F. cunicularia* from the nests situated in different parts of the protected territory of the dominating species. The experiments in which the ants were to find lure in the territory divided into sectors suggest that the ants *F. pratensis* are capable to adopt from the ants *F. cunicularia* the rational way to food. Thus the more quick ants *F. cunicularia* serve as if scouts for the ants of the dominating species.