

**РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК  
СИБИРСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ  
ИНСТИТУТ СИСТЕМАТИКИ И ЭКОЛОГИИ ЖИВОТНЫХ**

*На правах рукописи*  
**УДК 595.796: 591.5**

**ПАНТЕЛЕЕВА Софья Николаевна**

**ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ МУРАВЬЕВ И НОГОХВОСТОК КАК  
ОХОТНИКОВ И МАССОВОЙ ДОБЫЧИ**

**03.00.09 - энтомология**

**АВТОРЕФЕРАТ**

**Диссертации на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук**

**Новосибирск - 2004**

**Работа выполнена в лаборатории экологии насекомых  
Института систематики и экологии животных СО РАН**

**Научный руководитель:**

доктор биологических наук  
профессор  
Ж. И. Резникова

**Официальные оппоненты:**

доктор биологических наук  
В. Д. Гуляев

кандидат биологических наук  
Л. Б. Пшеницына

**Ведущее учреждение:**

Зоологический институт РАН  
г. Санкт-Петербург

Защита диссертации состоится 24 февраля 2004 года в 10 часов на заседании диссертационного совета Д 003.033.01 в Институте систематики и экологии животных СО РАН по адресу: 630091, Новосибирск, ул. Фрунзе, 11.

Отзыв на автореферат диссертации в двух экземплярах просим отправлять по адресу: 630091, Новосибирск, ул. Фрунзе, 11.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Института систематики и экологии животных СО РАН.

Автореферат разослан

2004 года.

Ученый секретарь  
диссертационного совета,  
доктор биологических наук, проф.



А.Ю. Харитонов

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

**Актуальность темы.** Охотничья деятельность муравьев традиционно рассматривалась в двух аспектах: либо в плане практического использования потенциала муравьев как активных хищников, способных сокращать рост численности фитофагов в очагах размножения, либо в плане анализа комплексов морфолого-этологических адаптации к специализированному хищничеству (Длусский, 1967, 1981; Захаров, 1972, 1991; Резникова, 1983, 2000; Holldobler, Wilson, 1990). Большинство видов муравьев является полифагами и неспециализированными зоофагами, не обладающими явно выраженными приспособлениями к активному хищничеству. Это дает основания полагать, что специфика их охотничьей деятельности складывается, главным образом, за счет поведения.

К настоящему времени большинство аспектов взаимоотношений "хищник-жертва", актуальных для поведенческой экологии, остаются неисследованными 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; соотношения врожденных охотничьих стереотипов и гибких поведенческих реакций по отношению к потенциальной добыче.

Слабая изученность этологических аспектов хищничества у беспозвоночных животных и, в частности, насекомых, объясняется методическими трудностями, к главной из которых можно отнести выбор адекватного объекта, который бы не "разочаровывал" исследователя стереотипностью поведенческих реакций. Хотя сравнительному анализу процессов научения у беспозвоночных посвящено много работ (Резник, 1993; Endler, 1984; Peckarsky et al., 1994; Dejean et al., 2002) данные о гибком поведении хищных насекомых накапливаются очень медленно. Существует большой разрыв между количеством лабораторных экспериментов и исследований, посвященных поведению беспозвоночных в естественной среде (или хотя бы ее экспериментальным модуляциям).

Муравьи, с их сочетанием разнообразных поведенческих стереотипов и способности гибкому изменению поведения на основе накопления опыта, могут служить прекрасным модельным объектом для исследования основных и для 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.

Потенциальными партнерами в отношениях "хищник-жертва" среди массовых обитателей подстилки и почвы в лесной и лесостепной зонах являются муравьи, относящиеся к размерной категории "мелких" (представители родов *Myrmica*, *Lasius*, *Tetramorium*) и ногохвостки (*Collembola*). Многие авторы отмечали наличие значительного количества коллембол в добыче муравьев рода *Myrmica*, но до сих пор считалось, что эти муравьи способны лишь подбирать тех ногохвосток, которые погибли или временно утратили подвижность, например, во время линьки (Брайен, 1986; Petal, 1978).

Феномен активной охоты муравьев на ногохвосток рассматривался ранее лишь в ряду экзотических явлений. Дело в том, что хотя ногохвостки широко распространены и многочисленны в разных природных зонах и ландшафтах, они не могут рассматриваться в качестве «легкой добычи» для хищных беспозвоночных. Многие виды ногохвосток обитающие в поверхностных слоях подстилки и почвы, 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 *Dacetine*. Некоторые из них специализируются на этой добыче и обладают морфологическими приспособлениями, в частности, защелкивающимися мандибулами-ловушками, в сочетании с весьма специфическими поведенческими стереотипами (Holldobler, Wilson, 1990). Среди массовых евразийских видов муравьев охотники на ногохвосток не были известны. Это, по-видимому, объясняется тем, что исследователи хищнического поведения муравьев традиционно сосредотачиваются на видах, играющих в многовидовых ассоциациях муравейников роль доминантов. Как экологические, так и этологические аспекты охотничьей деятельности субдоминантных и инфлюентных видов остаются почти неизученными. В то же время, как показала оценка количественного состава сообществ муравьев в степных, лесостепных, и лесных биоценозах, эти виды по биомассе составляют более половины в многовидовых ассоциациях (Резникова, 1983, Бугрова, 1987).

Данная работа является первой попыткой детально исследовать этологические и экологические механизмы охотничьей деятельности муравьев, играющих в полных многовидовых ассоциациях муравейников роль инфлюентов. Выбор взаимодействующих насекомых {*Myrmica* и *Lasius* как основных охотники и *Collembola* как массовая добыча} позволяет выявить ранее неизвестные аспекты охотничьего поведения муравьев.

**Цель, объекты и задачи исследования.** Целью работы является экспериментальное исследование этологических и экологических аспектов охоты муравьев на ногохвосток. В качестве объектов исследования выбраны

массовые обитатели верхних слоев подстилки: муравьи *Myrmica rubra* L., *M. scabrinodis* Nyl., *Lasius niger* L. и ногохвостки *Tomocerus sibiricus* Reuter.

В задачи исследования входило:

- 1) выяснение пищевого спектра муравьев и функциональной структуры семьи в связи с их охотничьей деятельностью;
- 2) выявление стереотипов охотничьего поведения муравьев;
- 3) исследование изменения хищнической деятельности в зависимости от обилия и доступности жертв;
- 4) изучение способности муравьев переключаться на массовый вид добычи, требующий применения специфической техники охоты;
- 5) экспериментальное исследование имагинального онтогенеза хищнического поведения муравьев.

**Научная новизна и значение полученных результатов.** Для исследования охотничьей деятельности муравьев были разработаны и применены оригинальные методики. Так, на основе известного в полевой экологии «метода кафетерия» разработана методика наблюдений за процессом охоты муравьев. Применение искусственного прозрачного субстрата облегчило процесс видеосъемки. Для муравьев *Myrmica rubra* адаптирован метод определения численности семьи по количеству потребляемого сиропа. Это позволяет оперативно оценивать количественный состав семей, не прибегая к разрушению гнезд.

Полевые наблюдения за фуражировочной деятельностью исследуемых видов муравьев выявили высокую долю ногохвосток в их добыче. Впервые обнаружена способность муравьев *M. rubra*, *M. scabrinodis* и *L. niger* активно охотиться на ногохвосток. На примере *M. rubra* продемонстрирована возможность факультативной специализации муравьев на ногохвостках в местах их высокой концентрации. С помощью лабораторных депривационных экспериментов впервые проведено исследование имагинального онтогенеза хищнического поведения муравьев. Ранее подобные эксперименты проводились только при исследовании трофобиотических отношений муравьев и тлей (Резникова, Новгородова, 1998). На примере *M. rubra* показано, что способность охотиться на прыгающих ногохвосток основана на врожденном стереотипе поведения, требующем, однако, многоэтапной достройки.

Результаты исследований заставляют по-новому оценить этологические и экологические аспекты пищедобывательного поведения муравьев, играющих роль инфлюентов в многовидовых ассоциациях и впервые рассмотреть их как хищников, способных к факультативной специализации на добыче соответствующего размерного класса. Работа позволяет выявить ранее неизвестные аспекты охотничьего поведения и выделить.

перспективные направления изучения этологических аспектов хищничества у муравьев.

Апробация работы. Материалы диссертации докладывались на XI Всероссийском мирмекологическом симпозиуме «Муравьи и защита леса» (Пермь, 2001), на 5-ом Международном коллоквиуме по общественным насекомым (Москва, 1999), на Южно-Сибирской региональной научной конференции студентов и молодых ученых (Абакан, 1998), на Международных ручных студенческих конференциях «Студент и научно - технический прогресс» (Новосибирск, 1999, 2000), на Всероссийском совещании по почвенной зоологии (Москва, 1999), на Международной Летней школе по поведению человека и животных (Новосибирск, 2003).

Публикации. По результатам исследований опубликованы 18 печатных работ.

Структура и объем работы. Диссертация состоит из введения, 5 глав, выводов и списка литературы. Содержание диссертации изложено на 120 страницах и включает в себя 6 рисунков, 14 таблиц и 4 фотографии.

## ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

### ГЛАВА 1. ВВЕДЕНИЕ В ПРОБЛЕМУ: ОСОБЕННОСТИ ХИЩНИЧЕСКОГО ПОВЕДЕНИЯ МУРАВЬЕВ

В начале главы проанализированы некоторые общие закономерности хищнического поведения животных. Рассмотрены вопросы, касающиеся оптимальной пищедобывательной стратегии (Мак-Фарленд, 1988, Бигон и др., 1989, Werner, Hall, 1974), формирования охотничьего поведения в онтогенезе (Баридзе, 2002, Leuhausen, 1979; Carducci, Jakob, 2000), способности хищников к переключению на основе накапливающегося охотничьего опыта (Рязанова, Мазохин-Поршняков, 1994; Lawton *et al.* 1974, Johansson, 1990).

Основная часть главы посвящена анализу хищнического поведения муравьев (Holldobler, Wilson, 1990; Dejean *et al.*, 1990, 1994, 1999; Schatz *et al.*, 1997; Corbara, Dejean, 2000; Kenne *et al.*, 2000). Этологические и экологические аспекты охотничьей деятельности массовых видов муравьев - герпетобионтов, относящихся к категории "мелких" практически не изучены. Остается почти не исследованным развитие охотничьего поведения всех гидов муравьев на ранних стадиях имагинального онтогенеза. В ряде исследований показано влияние на развитие поведения таких факторов как возраст муравья, степень физиологической зрелости (Feneron, 1993, 1996; Sammaerts-Tricot, 1974, 1975, Kenne *et al.*, 2001), однако, авторы не касаются становления охотничьих стереотипов.

В главе специально рассмотрены особенности биологии, социальной структуры (Elmes, 1973, 1987, 1991), организации фуражировки (Длусский, 1978, 1979; Демченко, 1979; Резникова, 1983) муравьев рода *Myrmica*, поскольку видом, выбранным нами для детальных исследований, является *M. rubra*.

Проанализированы основные аспекты поведения и экологические особенности ногохвосток как потенциальных жертв муравьев. В частности, рассмотрена роль ногохвосток, как объекта питания разных групп беспозвоночных, а также влияние этих насекомых на скорость разложения подстилки, в которой располагаются гнезда исследуемых видов муравьев (Кузнецова, Крестьянова, 1998; Steastedt, 1984; Hasegawa, Takeda, 1995; Lawrence, Wise, 1999). Ногохвостки обладают весьма сложным поведением, в частности ритуальными стереотипами, проявляющимися при размножении, способностью избегать конфликтов с сородичами, хорошей ориентацией, позволяющей им мигрировать на дальние расстояния (Гиляров, 1970; Чернова, Былова, 1988; Авилкина, Чернова, 2001; Nagvar, 1999).

## ГЛАВА 2. РАЙОНЫ, МЕТОДЫ И ОБЪЕКТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Исследования проводились в 1998 - 2003 годах в рекреационных смешанных лесах Новосибирского Академгородка и в злаково-полевой степи в окрестностях г. Карасук. В работе использованы как стандартные методы экологических и этологических исследований, так и самостоятельно разработанные автором. Изучение поведения муравьев проводилось в полевых и лабораторных условиях.

Основным объектом исследования выбран вид *M. rubra*, дополнительно изучение охотничьего поведения было проведено на *M. scabrinodis* и *L. niger*. Обоснованием для выбора *M. rubra* в качестве модельного вида являются предварительные данные ряда авторов о наличии значительной доли мелких свежих насекомых в добыче этих муравьев, а также достаточно хорошая изученность функциональной структуры семьи этого вида (Brian, 1963, 1967; Elmes, 1991; Федосеева, 1998) и физиологических основ онтогенеза (Кипятков, 1974, 1979, 2001). Зимующие стадии у *Myrmica* представлены рабочими и личинками третьего возраста, продолжительность жизни рабочих до двух лет (Брайен, 1986).

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 субстрат, имитирующий лесную подстилку, и при этом прозрачный (использовалась нарезанная «соломка» пластиковых бутылок). Предварительные 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), предоставляя 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 в полевых условиях открытые контейнеры вкапывались в почву на расстоянии 30 - 50 см от входа в гнездо, так, что верхний край контейнера был на одном уровне с подстилкой. Муравьи находили контейнер самостоятельно, обычно через 20-30 минут 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 пойманной добычей. Наблюдения проводились 4 часа в день, по 2-3 дня для каждой семьи. Проведено 240 часов наблюдений: 120 часов для *M. rubra* (исследования проведены на 11 семьях), 50 для *M. scabrinodis* (4 семьи) и 70 для *L. niger* (7 семей).

Эксперименты в лабораторных условиях проводили на семье *M. rubra* (около 500 рабочих особей и несколько самок), переселенной в формикарий, который располагался на арене размером 1 X 2 м. Муравьев осторожно при помощи кисточки помещали в контейнер с живыми ногохвостками, после чего проводили наблюдения. Поведение муравьев фиксировалось на видео пленку и затем просматривалось при замедленном воспроизведении. Индивидуальными метками было помечено 127 муравьев, каждый муравей тестировался в контейнере от 1 до 6 раз.

Экспериментальное исследование имагинального онтогенеза охотничьего поведения муравьев проводилось на примере *M. rubra* в лабораторных условиях с помощью депривационных экспериментов. Из базового лабораторного гнезда брали 20-30 куколок и личинок последнего возраста и помещали их в искусственные гнезда (закрытые темными крышками чашки Петри с гипсовым дном). К каждой группе расплода помещали самку и трех взрослых рабочих муравьев ("нянек"), которые ухаживали за личинками. После превращения первых двух куколок в имаго, нянек убирали, и их место занимали молодые рабочие. К ним постепенно добавляли новые порции расплода. Таким образом, формировалась семья с заданной численностью, полностью состоящая из особей, лишенных опыта общения со взрослыми (подобные индивидуумы в этологических работах последних лет получили название *наивных*). Когда численность наивных муравьев в гнезде достигала



двадцати, с ними начинали проводить эксперименты по следующей схеме. Предварительно помеченных муравьев помещали в контейнер с ногохвостками и следили за их реакциями. Повторные проверки проводили через 2 - 3 дня, 1 неделю и 1 - 2 месяца. Проведены эксперименты на четырех "наивных семьях", численностью от 20 до 90 особей; всего 50 часов наблюдений за 123 муравьями.

Для того чтобы выяснить, какую часть добычи муравьев в естественных условиях составляют ногохвостки, проводились учеты пищевых единиц, приносимых *M. rubra* в гнезда. Сбор добычи проводили у 23 гнезд в березово-сосново-злаково-разнотравном лесу, в шести местообитаниях, в июне - июле, для одного местообитания был проведен повторный сбор добычи в августе — сентябре. Для получения сведений о потенциальной добыче муравьев на кормовых территориях семей брали биоценометрические пробы подстилки и верхнего слоя почвы (до 5 см) с помощью биоценометра (30X30 см), проводили укусы (по 50 взмахов) энтомологическим сачком (по три учета в местообитаниях I, III, V, по одному учету в местообитаниях II, IV).

Для того, чтобы представить место особей — "охотников" в функциональной организации семей *Myrmica*, проводились исследования поведения особей-, трофобионтов, добывающих углеводную пищу на колониях тлей, то есть принадлежащих к иной, чем охотники, функциональной группе. Наблюдения проводились на девяти семьях *M. rubra*, которым принадлежало 12 колоний тлей. Составлялись этограммы, дающие представление о различии индивидуального поведения муравьев и основанные на записи последовательности и длительности каждого из девяти выделенных элементов поведения. Всего проведено ПО часов наблюдая за 150 трофобионтами, помеченными индивидуальными метками:

Для *M. rubra* был адаптирован метод определения численности семьи без разрушения гнезда, ранее разработанный М. Кондо (Kondoh, 1975) для *Polyrachis divers* F.Smith, основанный на использовании таких легко учитываемых показателей, как количество поглощенного сахарного, сиропа и количество фуражиров, посетивших выставленные около гнезда муравьев кормушки с сахарным сиропом. Определена численность 5 семей на основании 12 учетов муравьев на кормушках.

### **ГЛАВА 3. ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ХИЩНИЧЕСКОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ МУРАВЬЕВ РОДА *MYRMICA***

Муравьи рода *Myrmica* по классификации К.В. Арнольди (1968) принадлежат к группе герпетобионтов - зоофагов, что означает наличие у них питания за счет сосущих насекомых, сочетающееся с развитым хищничеством и некрофагией. Белковые компоненты пищи расходуются на образование яиц

и выкармливание личинок, тогда как падь и нектар распределяются между рабочими и используются ими в качестве источника энергии.

Максимальная хищническая активность у муравьев проявляется в период интенсивного развития расплода, который фуражиры должны обеспечить белковой пищей. При этом основу их добычи составляют мертвые беспозвоночные и их остатки, а в период массового размножения мелких насекомых (цикадок, клопов), муравьи могут переключаться на питание ими (Petal, 1978; Резникова, Куликов, 1978). До сих пор предполагалось, что эти виды подбирают мертвых или утративших подвижность насекомых, так же известна роль *M. rubra* как потребителей пищевых отходов *Formica*.

Зависимость состава добычи муравьев от обилия потенциальных жертв

Для исследования спектров добычи муравьев были выбраны местообитания, различающиеся обилием и составом доступных пищевых ресурсов (табл. 1). Так, местообитания I, III, IV отличались высокой плотностью подстилочных ногохвосток *Tomocegeth sibiricus* в то время как на кормовой территории муравьев в местообитании VI они почти не присутствовали. Специальные наблюдения показали, что на кормовой территории муравьев ногохвостки распределены неравномерно, наибольшей плотности они достигали на обочине троп, под камнями и древесными остатками, в пнях. Другими, обильно представленными группами беспозвоночных были пауки, двукрылые, многоножки, цикады. Различия в составе потенциальных жертв нашло отражение в пищевых спектрах муравьев. Значительную часть добычи муравьев составляют ногохвостки, пауки, двукрылые, многоножки, фрагменты беспозвоночных. В местообитаниях, богатых подстилочными ногохвостками, их доля в пищевом спектре муравьев достигает 50% (местообитания I - III и V), а к концу лета - более 90%, то есть эти насекомые становятся основным объектом питания муравьев. В местообитании VI, где плотность ногохвосток незначительна, их доля в добыче мала.

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 основе наблюдаемой зависимости охотничьей активности от численности потенциальной добычи мы предположили наличие у *Myrmica* способности к факультативной специализации (в данном случае - на ногохвостках). Выявленную зависимость можно рассматривать в рамках теории эффективности эксплуатации ресурсов при хищнической деятельности (Glasser, 1984): в случае высокой плотности потенциальных жертв создаются благоприятные условия для облигатных специалистов, при низкой плотности - для "генералистов", а при флуктуации численности живых ресурсов

Таблица 1.

Количество экземпляров и процентное соотношение беспозвоночных в учете (подстилка, верхний слой почвы, укусы травостоя) и добыче *M. rubra* (по 5 гнезд) на двух участках березово-соснового леса.

Группа беспозвоночных	Местообитание I				Местообитание II			
	Добыча		Учет		Добыча		Учет	
	N	%	N	%	N	%	N	%
<b>КЛАСС OLIGONAETA</b>								
Сем. Lumbricidae	1	0,4	7	4,3	-	-	19	10,7
<b>КЛАСС MYRIAPODA</b>	7	3,0	12	7,5	12	7,7	8	4,5
<b>КЛАСС ARANIDA</b>								
Отр. ARANEI	4	2,0	10	6,2	15	9,7	42	23,6
<b>КЛАСС INSECTA</b>								
Отр. COLLEMBOLA	225	93,4	68	42,2	75	48,4	16	9,0
Отр. ORTHOPTERA	-	-	-	-	4	2,6	7	3,9
Отр. HOMOPTERA								
Сем. Aphididae	-	-	15	9,3	-	-	-	-
Сем. Cicadidae	-	-	-	-	8	5,2	1	0,6
Отр. HEMIPTERA	2	0,8	10	6,2	-	-	2	1,1
Отр. COLEOPTERA	1	0,4	14	8,7	11	7,1	14	7,9
Отр. LEPIDOPTERA					1	0,6	3	1,7
Отр. HYMENOPTERA	-	-	-	-	4	2,6	7	3,9
Отр. DIPTERA	1	0,04	18	11,2	25	16,1	59	33,1
Larvae	-	-	-	-	-	-	-	-
<b>КЛАСС GASTROPODA</b>								
Всего	241	100	161	100	155	100	178	100
Сухие фрагменты беспозвоночных	1							

максимальная энергетическая эффективность достигается за счет факультативной специализации.

Распределение ногохвосток в исследованных местообитаниях неравномерно. Известно, что крупные муравейники являются центрами концентрации ногохвосток, которые, зимуя и размножаясь в гнездах муравьев, могут мигрировать из него в окружающую почву и подстилку (Стебаева, Гришина, 1983; Резникова, Слепцова, 2003). Можно предположить, что муравьи *Myrmica* могут концентрироваться на периферии кормовых участков муравьев - доминантов, когда происходит расселение ногохвосток из муравейников. Наши предварительные исследования поддерживают гипотезу о том, что численность гнезд *Myrmica* на периферии территорий доминирующих в ассоциациях *Formica* s.str. выше, чем на контрольных участках, расположенных в том же биотопе, но лишенных влияния муравьев - доминантов. Например, на территории *Formica pratensis* плотность гнезд *M. scabrinodis* составила: 12 гнезд/100м<sup>2</sup>, в контроле - 4 гнезда/100м<sup>2</sup>. На территории доминанта *F. polyctena* в центральной ее части плотность гнезд *M. guйга* составляла 12 на 100м<sup>2</sup>, а на периферии - 56 гнезд/100м<sup>2</sup>. В контроле обнаружено 13 гнезд/100м<sup>2</sup>. Возможно, *Myrmica*, для которых известна способность к оперативному переселению (Федосеева, 1998), могут следовать за пищевыми пятнами, в частности, за массовыми миграциями ногохвосток из муравейников *Formica* s.str. Этот вопрос требует дальнейшего исследования.

#### ГЛАВА 4. ОХОТНИЧЬЕ ПОВЕДЕНИЕ МУРАВЬЕВ ПРИ ВЗАИМОДЕЙСТВИИ С НОГОХВОСТКАМИ

##### Техника охоты *M. rubra*, *M. scabrinodis* и *L. niger*.

В полевых экспериментах с использованием контейнеров, содержащих живых ногохвосток, выяснилось, что у всех исследованных видов муравьев есть семьи, с готовностью использующие ногохвосток в качестве добычи, и семьи, равнодушные к ним. Члены "охотничьих" семей, тем или иным путем попадающие в контейнер, также весьма отчетливо разделялись на две группы по их отношению потенциальным жертвам: "безразличных" и "охотников-специалистов". Первые лишь в единичных случаях совершали 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 минут. "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. *Myrmica* проводили в контейнере в среднем по 2

минуты, а *L. niger* - 3.5 мин., после чего они покидали контейнер, с добычей или без нее. Для каждого вида удалось пронаблюдать 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* - 76%, у *L. niger* - 78%. Мы расценивали посещения, которые заканчивались поимкой добычи, как результативные. "Результативность охоты" оценивалась как соотношение количества результативных посещений контейнера всеми муравьями и числа всех визитов муравьев за наблюдаемый период. Это позволило сравнить охотничью активность разных видов (табл. 2). В целом, в ряду хищников - как позвоночных, так и беспозвоночных - выявленная нами результативность всех трех видов может считаться весьма высокой (см. Endler, 1991).

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 *Myrmica*. Это различие оказалось 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*  $6,7 \pm 4,2$  ( $n=50$ ).

Таблица 2. Результативность охоты на ногохвосток у муравьев разных видов.

	<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

Разница в числе нападений на потенциальную жертву оказалась связанной с явно выраженным различием в технике охоты у *Myrmica* и *Lasius*, то есть в поведении по отношению к ногохвосткам после первого случайного столкновения с одной из них. У двух видов *Myrmica* охотничье поведение сходно во всех деталях, которые удалось проследить. Существенные различия в технике охоты наблюдаются между *Myrmica* и *Lasius*. Первые, попав в контейнер, ловко (но неторопливо) перемещались в толще искусственной подстилки, исследовали антеннами субстрат. После первого столкновения с ногохвосткой муравей совершал быстрый и резкий бросок в ее сторону с раскрытыми жвалами - как бы насккивал всем телом сверху. Удача броска зависела от того, удавалось ли ему зацепить жвалами жертву. В случае неудачной попытки жертва выскользывала. Если попытка была удачной, то есть муравью удавалось зацепить и затем схватить добычу, он наклонял

голову к груди, прижимая к себе жертву, иногда перехватывал ее поудобнее, поджимал брюшко и жалил ее, после чего сразу уносил в гнездо. Последовательность поведенческих актов носит постоянный характер (см. рис. 1). и может расцениваться как фиксированный комплекс действий (ФКД) - (см. Меннинг, 1982). Характерно, что, упустив ногохвостку, муравей часто проделывал ту же группу движений вхолостую, то есть так же наклонял голову к груди и прижимал брюшко.

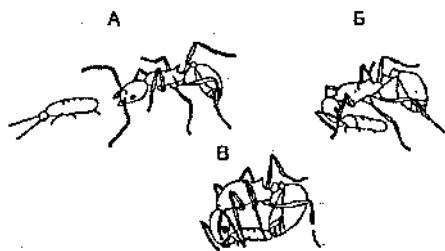


Рис.1. Элементы завершающего акта охоты *M. rubra*: А – муравей приближается к ногохвостке с раскрытыми жвалами, Б – прижимает к себе ногохвостку, В – жалит.

*L. niger*, попав в контейнер, вначале передвигались намного медленнее, чем *Myrmica*, так же ощупывая антеннами субстрат. После столкновения с ногохвосткой муравей резко активизировался: начинал очень быстро перемещаться по субстрату, вспугивая ногохвосток и наскakiвая на них. На этом этапе охоты наблюдаются существенные отличия. Муравей рода *Myrmica* после первой встречи с потенциальной добычей продолжает двигаться медленно, ощупывает субстрат, постукивая по нему антеннами, забирается в скважинки между элементами "подстилки" и также обследует их антеннами. Муравей рода *Lasius* наоборот, после столкновения с ногохвосткой начинает быстро бегать, как бы обследуя субстрат ногами и пробегая по всем возможные укрытиям колембол (антенны в поиске не задействованы). Поэтому муравьи *Lasius* чаще сталкиваются с жертвами и, как говорилось выше, число нападений (бросков) в минуту у муравьев этого вида почти вдвое больше, чем у *Myrmica*. Как и *Myrmica*, *Lasius* наскakiвает на жертву с широко раскрытыми жвалами, стараясь ее зацепить. После заключительного броска группы движений у всех видов сходны, с той разницей, что *Lasius* убивает добычу сжатием челюстей, а *Myrmica* действует жалом. Завершающий акт охоты (от броска до умерщвления добычи) занимает у всех видов несколько секунд (максимум 15, обычно 7-8). Длительность этого акта зависит от размера ногохвостки и от того, насколько удачно муравей ее схватил.

Наблюдения за поведением потенциальных жертв - ногохвосток - не выявили у них реакций упреждающего избегания столкновений с хищником: лишь при непосредственном контакте с муравьем ногохвостки отпрыгивали в сторону.

### **Зависимость проявления охотничьей активности *M.rubra* от обилия потенциальных жертв**

Для того чтобы проверить, зависит ли реакция муравьев на потенциальных жертв от частоты встреч с ними, мы сопоставили охотничье поведение муравьев одного вида, обитающих в биотопах с высокой и с низкой плотностью населения коллембол.

В разных местообитаниях мы специально помещали муравьев в контейнеры с ногохвостками, вкопанные вблизи гнезд. Были выявлены существенные различия в реакции муравьев из разных семей 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 наблюдатели 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, найдя их в контейнере.

Муравьи из местообитаний, «богатых» ногохвостками, активно охотились на знакомую добычу, они совершали броски в сторону жертвы при первом же столкновении, после чего переходили к направленному поиску. Поскольку речь идет о муравьях, специально посаженных в контейнер, что влияло на их охотничье поведение, они вели себя менее результативно, чем особи, свободно посещавшие контейнеры в других опытах, описанных выше. В некоторых случаях муравьи демонстрировали типичное охотничье поведение, однако, 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 местообитаний. В таблице 3 сопоставлены результаты наблюдений за муравьями в контейнерах и учетов добычи, приносимой теми же семьями в гнезда. В семьях, "специализирующихся" на ногохвостках в естественных условиях, число нападений на потенциальную добычу в экспериментах в несколько раз больше. Возможно, существует определяемый порог динамической плотности жертв, при которой все потенциальные "охотники" *Myrmica* начинают реагировать на них. Для ответа на этот вопрос нужны дополнительные исследования.

Таким образом, охота муравьев на живых подвижных ногохвосток складывается за счет стереотипного и весьма специфичного поведения. При этом наблюдаются различия в технике охоты у представителей родов *Myrmica* и *Lasius*, особенно заметные на этапе поиска добычи. Муравьи одного вида, населяющие местообитания, различающиеся обилием ногохвосток, проявляют разную степень интереса к добыче.

## **ГЛАВА 5. ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ ИМАГИНАЛЬНОГО ОНТОГЕНЕЗА ОХОТНИЧЬЕГО ПОВЕДЕНИЯ МУРАВЬЕВ**

Изучение онтогенеза имагинального поведения муравьев в нашем случае включает анализ изменений, происходящих с момента проявления двигательной активности взрослого насекомого. Распространенная методика исследования онтогенеза поведения животных опирается на эксперименты в условиях обедненной среды (условия депривации). В типичном случае животных выращивают в условиях, когда они либо лишены каких-либо раздражителей, либо изолированы от особей своего вида. Этот опыт получил название «депривационного эксперимента», «эксперимента с изоляцией» или «эксперимента Каспара Гаузера» (Дьюсбери, 1981).

Для исследования формирования охотничьего поведения были созданы семьи "наивных" муравьев (выращенных в условиях депривации). Для сравнения мы использовали базовую семью, переселенную из естественных условий в лабораторию и состоящую из 500 муравьев, расплода и самок. Из этой семьи и были взяты личинки и куколки для формирования "наивных семей". Поведение в контейнерах с добычей муравьев из базовой семьи было сходным с поведением муравьев, исследованных нами в естественных условиях. Все протестированные члены базовой лабораторной семьи (N=127) проявляли агрессивные реакции по отношению к ногохвосткам. Результативность посещения контейнера составила 0,54, При этом среди протестированных особей 48 (37,8%) всегда покидали контейнер с добычей, 29 (22,8%) иногда покидали контейнер с добычей, посещения 50 (39,4%) муравьев всегда были нерезультативными, хотя их столкновения с ногохвостками носили агрессивный характер. Таким образом, реакции на ногохвосток как или иначе проявлялись у всех протестированных особей, базовой семьи.

Для уточнения картины функционального разделения ролей в семьях муравьев рода *Myrmica* было исследовано поведение трофобионтов, приносящих в гнездо падь тлей. Полевые наблюдения показали, что у *M. rubra* существуют постоянные по составу группы трофобионтов, причем количество муравьев в группе зависит от размера колонии тлей, которую она



обслуживает. Так, максимальная по численности группа трофобионтов, которую мы наблюдали, состояла из 40 муравьев, обслуживающих колонию из 200 тлей, минимальная - 5 муравьев на колонии из 12 тлей, в среднем на одного муравья приходилось по 5 тлей.. Установлено, что в группе трофобионтов нет профессиональной специализации, как это наблюдается у *Formica s. str.* (Резникова, Новгородова, 1998). Исследование поведения трофобионтов в контейнере с живыми ногохвостками показало, что члены данной функциональной группы не реагируют на живых ногохвосток, как на потенциальную добычу. Однако, в отличие от трофобионтов *Formica s. str.*, которые вообще не переключаются на сбор белковой пищи, трофобионты *M. rubra* активно подбирают мертвых, выложенных на листья и веточки растений как приманку. Это позволит полагать, что у *Myrmica* существует дифференциация членов семей по наличию охотничьего стереотипа. Особи, за которыми закреплена роль трофобионтов, реагируют только на неподвижную добычу и, по-видимому, не способны к активной охоте.

#### Поведение муравьев, выращенных в условиях депривации, при взаимодействии с потенциальной добычей

При тестировании в лабораторных контейнерах, содержащих живых ногохвосток, наивные муравьи вели себя сходным образом: большинство из них не проявляли агрессивных реакций по отношению к потенциальным жертвам. В контейнере муравьи демонстрировали исследовательское поведение: они ощупывали антеннами прозрачный пластиковый субстрат и ногохвосток. Наблюдались так же антеннальные контакты муравьев и ногохвосток. При совершении ногохвосткой случайных резких движений, муравьи, как правило, отпрыгивали в сторону. Только 6% из всех (N=123) исследованных наивных муравьев поймали и умертвили ногохвостку, и покинули контейнер с добычей. У этих особей завершающий акт поимки ногохвостки в общих чертах был схож с наблюдаемым в естественных условиях. Результативность посещения контейнера у них составила 0,04.

Муравьев, поймавших ногохвостку и вышедших с ней из контейнера, мы осторожно, при помощи кисточки переносили в гнездо. Это делалось потому, что самостоятельно они добычу в гнездо не транспортировали. Оказавшись в гнезде, они оставляли добычу около расплода. Обнаружив мертвое насекомое, внутригнездовые рабочие муравьи "наивной семьи" переносили его в крайнюю часть гнезда, подальше от расплода. Таким образом, наивные муравьи не использовали принесенную мертвую добычу для выкармливания личинок. Питание личинок в "наивной семье" происходило за счет кормовых яиц, откладываемых взрослыми рабочими.

В отдельной серии экспериментов исследовалось влияние "запаха потенциальной жертвы" на формирование охотничьего поведения наивных

муравьев. Для этого муравьев помещали в контейнер, содержащий живых ногохвосток, а так же мертвых и их гемолимфу. В качестве контроля использовали контейнер, содержащий только живую добычу. В опыте участвовало 25 муравьев. Запах гемолимфы ногохвосток не повлиял на агрессивность муравьев и результативность посещения контейнера.

### **Гипотеза формирования охотничьего поведения у муравьев в онтогенезе**

Ролевая поведенческая дифференциация муравьев, включающая **разделение** труда и специализацию в отношении выполнения какой-либо задачи, может быть связана морфологическими различиями между особями семьи - кастовым полиэтизмом. Однако, поведенческая специализация особи в семье часто является зависимой от ее возраста: на протяжении своей жизни, **различные** муравьи проходят несколько функциональных стадий, начиная от **внутригнездовой** деятельности (уход за расплодом, обслуживание гнезда) и **заключившая** внегнездовой активностью (охрана территории, фуражировка) (Фабриков, 1991, Gordon, 1995). В ряде работ установлено, что такое **последовательное** развитие поведения у муравьев и других общественных насекомых крылатых тесно связано с физиологическими изменениями. Например, у муравьев *Formica* муравьи - кормилицы по сравнению с фуражирками имеют хорошо развитые яичники и постфарингеальные и лабиальные железы (Billen, 1982). У *M. rubra* с возрастом изменяется продукция следовых феромонов и способность реагировать на феромоны тревоги, выделяемые мандибулярной железой (Cammaerts-Tricot, 1974,1975).

Результаты наших депривационных экспериментов позволяют **предполагать**, что наблюдаемое стереотипное охотничье поведение муравьев по отношению к столь трудноуловимой добыче как ногохвостки, имеет **врожденную** основу. Об этом говорит проявление стереотипа по принципу "бери и полностью" у единичных особей. Поимка добычи происходит у них **реактивно**, хотя и "вхолостую", так как ни транспортировать добычу в гнездо, ни использовать ее по назначению муравьи на данном этапе своего развития не могут. Для сравнения стоит отметить, что формирование сложной **поведенческой** модели выпрашивания пади у тлей-симбионтов происходит у **уже** "наивных" муравьев в течение 60-90 минут после первого контакта с **падевой** пади (Резникова, Новгородова, 1998). Для большинства же будущих "охотников" *M. rubra* формирование в полном объеме специфического **охотничьего** поведения по отношению к ногохвосткам требует так называемой **достройки** врожденного поведения (Фабри, 1976), и притом многоэтапной и, по видимому, многодневной.

Мы предполагаем, что созревание данной формы поведения происходит **в процессе** социализации и накопления опыта, когда муравей становится готовым к **внегнездовой** активности: сбору пади и активной фуражировке, что сложнее

и значительно опаснее, чем внутригнездовая деятельность. В пользу этой гипотезы говорит следующий факт. При образовании гнезда одиночной самкой, что происходит у *Myrmica* в августе, она откладывает в среднем 25 яиц, из которых созревают 3 рабочих и 5 личинок, которые зимуют (Брайен, 1986). Очевидно, что самостоятельная фуражировка рабочими в этот период весьма рискованна для семьи, рабочие остаются в гнезде с самкой и ухаживают за расплодом. Поэтому созревание охотничьих стереотипов у них, по-видимому, отсрочено до следующего сезона, когда потребность в белковой пище у растущей семьи сильно возрастает, и необходимо привлекать дополнительные энергетические ресурсы. Дополнительный аргумент в пользу этой гипотезы получен из наблюдений, проведенных в полевых условиях в начале-мая (в данной местности это время совпадает с началом внегнездовой активности муравьев). Наблюдения за поведением *M. scabrinodis* в контейнере с живыми ногохвостками выявили высокую охотничью активность муравьев. С высокой вероятностью эти охотники являлись перезимовавшими в гнезде имаго. Отсрочка развития охотничьего поведения-характерна и для других видов: рабочие *Formica rufa*, вышедшие из коконов в конце июня, приступают к фуражировке лишь после зимней спячки, тогда как более ранние особи осуществляют внегнездовую деятельность в том же сезоне (Брайен, 1986).

Возможно так же, что в семье происходит накопление опыта охотящимися муравьями и распространение его среди других муравьев. Обнаруженная нами зависимость охотничьей активности муравьев по отношению к ногохвосткам от их обилия на кормовой территории позволяет предположить, что частота встреч охотника и жертвы влияет на формирование стереотипа.

В целом, есть основания предполагать, что специфическое охотничье поведение у *M. rubra* основано на врожденном стереотипе, проявление которого в семье вариативно, то есть у небольшой части особей единичные проявления стереотипа можно наблюдать на ранних стадиях имагинального онтогенеза, а у большинства имаго, отродившихся в середине лета, начало активной охоты отсрочено.

## ВЫВОДЫ

1. Исследование пищевых спектров выявило значительную долю ногохвосток в добыче муравьев *Myrmica rubra*. Являясь неспециализированными зоофагами, эти муравьи переключаются на ногохвосток в местах их высокой концентрации, демонстрируя способность к факультативной специализации.

2. Полевые эксперименты с использованием искусственного субстрата, позволяющего наблюдать взаимодействие "хищник-жертва" показали, что

для охоты на столь трудноуловимую добычу как ногохвостки, муравьи *Myrmica rubra*, *M. scabrinodis* и *Lasius niger* применяют специфические приемы. Последовательное; поведенческих актов на завершающих этапах поимки добычи может рассматриваться как фиксированный комплекс действий. Наблюдаются существенные различия в технике охоты, особенно на стадии поиска, у представителей родов *Myrmica* и *basins*.

3. Выявлена зависимость проявления охотничьей активности муравьев *M. rubra* от обилия потенциальных жертв на кормовой территории семьи: у муравьев, населяющих местообитания с низкой плотностью ногохвосток, среднетипное охотничье поведение не проявляется.

Полевые наблюдения показали, что у *M. rubra* существуют различные по составу группы трофобионтов, причем количество особей в группе зависит от размера колонии тлей, которую она обслуживает. Есть основания полагать, что у данного вида существует дифференциация членов семьи по наличию охотничьего стереотипа. Особи, за которыми закреплена роль трофобионтов, реагируют только на неподвижную добычу и, по-видимому, не способны к активной охоте.

С помощью лабораторных депривационных экспериментов установлено, что специфическое поведение муравьев *Myrmica rubra* при охоте на подвижных ногохвосток основано на проявлении врожденного стереотипа. У единичных особей стереотип проявляется по принципу "все и сразу", но добыча не используется по назначению. У остальных муравьев созревание данного стереотипа требует многоэтапной достройки. Полевые наблюдения позволяют предположить, что имаго, появляющиеся в середине лета, приступают к охоте на ногохвосток лишь после зимовки.

#### **По теме диссертации опубликованы следующие работы:**

1. Пантелеева С.Н. 1998. Специфика взаимодействия муравьев рода *Myrmica* с тлями. // Экология Южной Сибири 2000 год. Материалы Южно-Сибирской региональной научной конференции студентов и молодых ученых. Абакан. С. 58.
2. Пантелеева С.Н. 1999. Специфика взаимодействия муравьем *Myrmica rubra* с тлями. // Материалы Международной научной студенческой конференции "Студент и научно-технический прогресс". Новосибирск. С. 58.
3. Пантелеева С.Н. 1999. Особенности взаимодействия муравья *Myrmica rubra* с тлями. // Проблемы почвенной зоологии. Материалы Всероссийского совещания по почвенной зоологии. Москва. С. 203.

4. Panteleva S.N., Reznikova Zh.L. 1999. Division of labour within honeydew collectors in five ant species. *Advances in Ethology*, 33, XXVI Internat. Ethological Conference, Bangalore, India. P. 157.
5. Пантелеева С.Н. 2000. Этологические аспекты симбиоза и хищничества у муравьев *Myrmica rubra*. II Материалы Международной научной студенческой конференции "Студент и научно-технический прогресс". Новосибирск. С.90.
6. Пантелеева С.Н. 2000. Щадящий метод определения численности населения гнезда муравьев *Myrmica rubra*. II Материалы Международной научной студенческой конференции "Студент и научно-технический прогресс". Новосибирск. С. 91.
7. Пантелеева С.Н. 2000 Щадящий метод определения численности населения гнезд муравьев *Myrmica rubra* II Экология и рациональное природопользование на рубеже веков. Итоги и перспективы. Материалы международной конференции. Томск. С. 96-97.
8. T. Novgorodova, S. Panteleva & Zh. Reznikova. 1999. Division of labour within honeydew collectors in five ant species // *Proc. of XXVI International Ethological Conference*, Bangalore, India. P. 157.
9. Reznikova G., Novgorodova T., Dorosheva E., Panteleva S. & Sleptzova E. 2000. Experimental study of ants' inter-relations with symbionts and competitors at the individual level. // *Proc. of XVIIIth International Congress of Zoology*, Greece, p. 135.
10. S.N. Panteleva, Zh.I. Reznikova. 1999. The estimation of colony size in *Myrmica rubra* L. using a method of syrup absorbtion. // 5-th International colloquium on social insects, Moscow, p. 50.
11. Reznikova Zh., Novgorodova T., Dorosheva E., Panteleva S., Sleptzova E. 2000. Experimental study of ants' inter-relations with symbionts and competitors at the individual level. // *Proceedings of Zoological Congress*. Halkidiki.
12. Пантелеева С.Н. 2001. Особенности состава добычи *Myrmica rubra* в разных местообитаниях // Материалы XI Всероссийского мирмекологического симпозиума "Муравьи и защита леса". Пермь. С. 16-18.
13. Пантелеева С.Н., Резникова Ж.И. 2001. Экспериментальное исследование охотничьего поведения *Myrmica rubra* L. по отношению к ногохвосткам (Collembola) // Материалы XI Всероссийского мирмекологического симпозиума "Муравьи и защита леса". Пермь. С. 26-29.
14. Резникова Ж.И., Пантелеева С.Н. 2001. Взаимодействие муравьев *Myrmica rubra* L. и ногохвосток (Collembola) как охотников и массовой добычи. // *Доклады Академии наук*. Т. 380. №4. С.567 - 569.

15. Panteleeva S., Sleptzova E. 2001. Ants as "tutors" for invertebrates sharing their feeding territories. Proc. of the Berlin Meeting of the European Sections of IUSSI, Free university of Berlin. P. 169.
16. Пантелеева С.Н. 2002. Этологические аспекты хищнической деятельности муравьев - стратобионтов. // XII Съезд Русского энтомологического общества. Тезисы докладов. Санкт-Петербург. С.274.
17. Zh. Reznikova, T. Novgorodova, S.<sup>1</sup> Panteleeva 2002. Individual inter-relations within ant teams, accomplishing different tasks. // XIV Internat. Congress of IUSSI, Hokkaido Univ., Sapporo Japan. P. 224.
18. Резникова Ж.И., Пантелеева С.Н. 2003. Экспериментальное исследование этологических аспектов хищничества у муравьев. // Успехи современной биологии. Т. 3. № 3. С. 234-242.

#### Благодарности

Исследования проводились в 1998 - 2003 годах в лаборатории экологии насекомых ИСиЭЖ СО РАН и на кафедре общей биологии Новосибирского государственного университета, при финансовой поддержке РФФИ (99-04-49713, 01-04-06353, 02-04-48386, 02-04-06571) и фонда Humanethologie und Humanwissenschaftliches Zentrum der Ludwig-Maximilians-Universitaet, Muenchen, который возглавляет Ф. Салтер (Dr. Frank Salter).

Автор выражает глубокую признательность своему научному руководителю, профессору Ж.И. Резниковой за постоянное внимание, всестороннюю помощь, поддержку и руководство работой на всех этапах ее планирования, проведения, осмысление результатов и подготовки текста диссертации. Автор благодарит О.Г. Березину за плодотворную дискуссию.



№ - 2435

РНБ Русский фонд

2004-4

20345