

УДК 595.70 : 591.51

И. В. Стебаев

ОПЫТ СОПРЯЖЕННОГО ИЗУЧЕНИЯ ЭКОЛОГИИ И ПОВЕДЕНИЯ
НАСЕКОМЫХ В ПРИРОДЕ И В ЛАБОРАТОРИИ. II[I. V. STEBAEV. AN ATTEMPT OF PARALLEL STUDIES OF THE ECOLOGY AND BEHAVIOUR
OF INSECTS IN THE FIELD AND LABORATORY. II]

ВВЕДЕНИЕ

Очевидно, что использование этологии для решения ауто- и особенно синэкологических, в том числе биогеоценологических задач весьма актуально и должно обогатить ее разработкой системы методов количественной и экспериментальной оценки поведения насекомых. В данной работе мы делимся опытом построения такой системы.

Первое сообщение было посвящено методам регистрации поведения непотревоженных насекомых в стабильной обстановке в природе (Стебаев, 1981). Эти методы создают основу для построения системы экспериментальных методов, которая и рассматривается в этом втором сообщении.

Как известно, под такими методами следует понимать наблюдения (регистрации), проводимые не только в строго контролируемых, но и частично в произвольно меняемых условиях. Они позволяют четко выявить детерминирующие воздействия и ускоряют те реакции, которые медленно протекают в природе (Кондаков, 1975). Последнее особенно важно для этолого-биогеоценотических исследований.

В то же время эти методы чреваты денатурализацией биологического объекта и обстановки его действий, что особенно опасно и для этологии, и для биогеоценологии. В связи с этим, на наш взгляд, необходимо следующее: 1) осуществлять переход от регистрационного исследования к эксперименту постепенно; 2) не удовлетворяться экспериментом одного типа, а опираться на их серию, в которой условность обстановки, составляющая суть каждого эксперимента, должна нарастать постепенно. В этом плане все эксперименты, примененные нами, целесообразно подразделить на полевые и лабораторные (см. таблицу).

I. ПОЛЕВЫЕ ЭКСПЕРИМЕНТЫ

Полевые эксперименты в проделанных нами опытах дают возможность, во-первых, менять отдельные свойства природных субстратов, а иногда вместе с тем и гидротермические условия и, во-вторых, делать фон этих субстратов более дискретным, чем в природе, компенсируя тем самым недостаточно четкую разграниченность в природе ярусов, микростаций, а иногда и биотопов. Такая дискретность обеспечивает более однозначную оценку действий насекомых. Микроклиматический контроль в таких экспериментах должен быть особенно строгим.

По степени допускаемой условности обстановки полевые эксперименты могут быть подразделены на три категории: изменение природной среды, внесение в нее физических моделей субстратов и добычи, изменение межсемейных и межвидовых отношений, а также плотности популяции.

Система экспериментальных методов исследования поведения насекомых и его отдельных характеристик

Методы исследования			Характеристика поведения					
I-II	1-3	A-B	поведение особей и микропопуляций			Взаимодействие насекомых		
			покой	вертикальные и горизонтальные перемещения	выбор и добывание пищи	внутри одного вида	особей разных полов	не сексуальные, в том числе внутри семьи
I. Полевые эксперименты			A. Дискретирование внутренней структуры биотопа	----- — —				
	1. Изменение природной среды		Б. Изменение гидротермических и других режимов	————— ————— ~~~~~				
			В. Изменение межвидовых отношений					
II. Лабораторные эксперименты	2. Внесение в природную среду физических моделей субстратов и добычи			----- — —			—	
	3. Изменение плотности популяции			— —			—	
	1. С моделями природной среды			— —				
	2. С моделями отдельных факторов среды			~~~~~ ~~~~~				

П р и м е ч а н и е. В схеме графически показаны группы насекомых, поведенческие характеристики которых автору и его сотрудникам удавалось исследовать теми или иными методами 1 — *Odonata*, 2 — *Orthoptera*, 3 — *Formicidae*, 4 — *Collembola*.

I.1. Изменение природной среды мыслимо с помощью дискретирования структуры биотопа, его гидротермических условий и межвидовых отношений насекомых.

I.1.A. Дискретирование ярусно-микростациональной структуры биотопа было применено при изучении мест покоя стрекоз и фитофильного саранчового *Mongolotettix japonicus* (J. Bol.). В первом случае травостой лесной поляны срезали серпом или косой на определенном уровне, над которым сохраняются отдельные низкие или, наоборот, высокие стебли. Во втором случае на степном полигоне площадью 25—30 м², огороженном марлевой завесой, после подстригания травостоя ножницами на среднем для него уровне на равном удалении друг от друга высаживались одинаковые дерновины крупного злака *Calamagrostis epigeios*.¹ Эти эксперименты показали ярко выраженное тяготение насекомых находиться в состоянии покоя именно на высоких растениях. Несомненно, такие эксперименты могут быть применены и к изучению у насекомых индивидуальных траекторий. Они могут быть усложнены по создаваемой в них ситуации путем изменения формы кустистых растений, использования квадратиков на поверхности почвы, заполненных щебенкой, растительным опадом и т. д., разных типов чередования таких полуискусственных микростаций, однако еще сохраняющих весь комплекс их естественных свойств и т. п. Устранение одних видов растений и подсадка других делает возможным изучение трофической ориентации насекомых.

I.1.B. Изменение гидротермических и других общих условий, несомненно, возможно при изучении горизонтальных перемещений разных насекомых. Мы применяли его по отношению к обитателям почвы (*Collembola*) и ее поверхности (некоторые *Acrididae* и *Formicidae*).

Низкое выстригание травостоя луговой степи на участке, посещаемом двумя видами муравьев, привело к резкому повышению термичности этого участка. Картирование распределения муравьев (о методе см. сообщение I) до и после выстригания, а также на контрольном участке показало, что *Formica pratensis* Reitz, несмотря на то что он действует преимущественно на земле, очень быстро покидает такой участок, вероятнее всего, в связи с усилением инсоляции, а *F. cunicularia* Puze, в норме часто использующий травостой, несмотря на его редукцию, не только остается, но и расширяет свою территорию, видимо, вследствие исчезновения доминирующего вида — *F. pratensis*. Стало ясно, что приуроченность к ярусам нежестка и изменение строя фитоценоза способно изменить межвидовые отношения конкурирующих видов.

Применительно к педобионтам аналогичная методика более сложна. Она сходна с применяемой в экспериментальной фитоценологии. Эксперимент на участке с хорошо изученным населением ногохвосток (*Collembola*) строился, исходя из следующего допущения. Если монолит почвы (скажем, 50×50×10 см³) с дерновиной переместить в иную, но достаточно сильно отличающуюся по условиям, почвенную разность, то он, сохранив свои основные свойства (физические и химические), в течение, во всяком случае, 10—20 дней окажется в ином режиме. Именно этими изменениями и следует объяснять в первую очередь изменения его населения (рис. 1, А). Естественно, что при этом парный контрольный монолит вновь опускался в свое гнездо и над ним устанавливался гидротермический контроль. Монолиты помещались в чехлы из разреженной канвы. Существенно, что в эксперимент вовлекались не только те виды, которые обитают в местах изъятия монолита, но и те, которые характерны для места его посадки, причем последние часто обнаруживаются в монолите в большем количестве, чем в его новом окружении, что может служить указанием на привлекательность для них самого блока новой почвы (его физических свойств, организмы и т. д.). Помимо уточнения экологических стандартов видов, подобные эксперименты способны давать сведения также и о направлениях и скоростях миграций. Метод трудоемок, но при продуманной системе взаимозамен монолитов позволяет получить большую информацию. Несомненно, что здесь может быть применено и искусственное изменение режимов, в том числе и на месте, например с помощью полива, затенения, осушения и т. д.

¹ Количество экземпляров саранчовых на полигоне было увеличено подсадкой меченых краской насекомых.

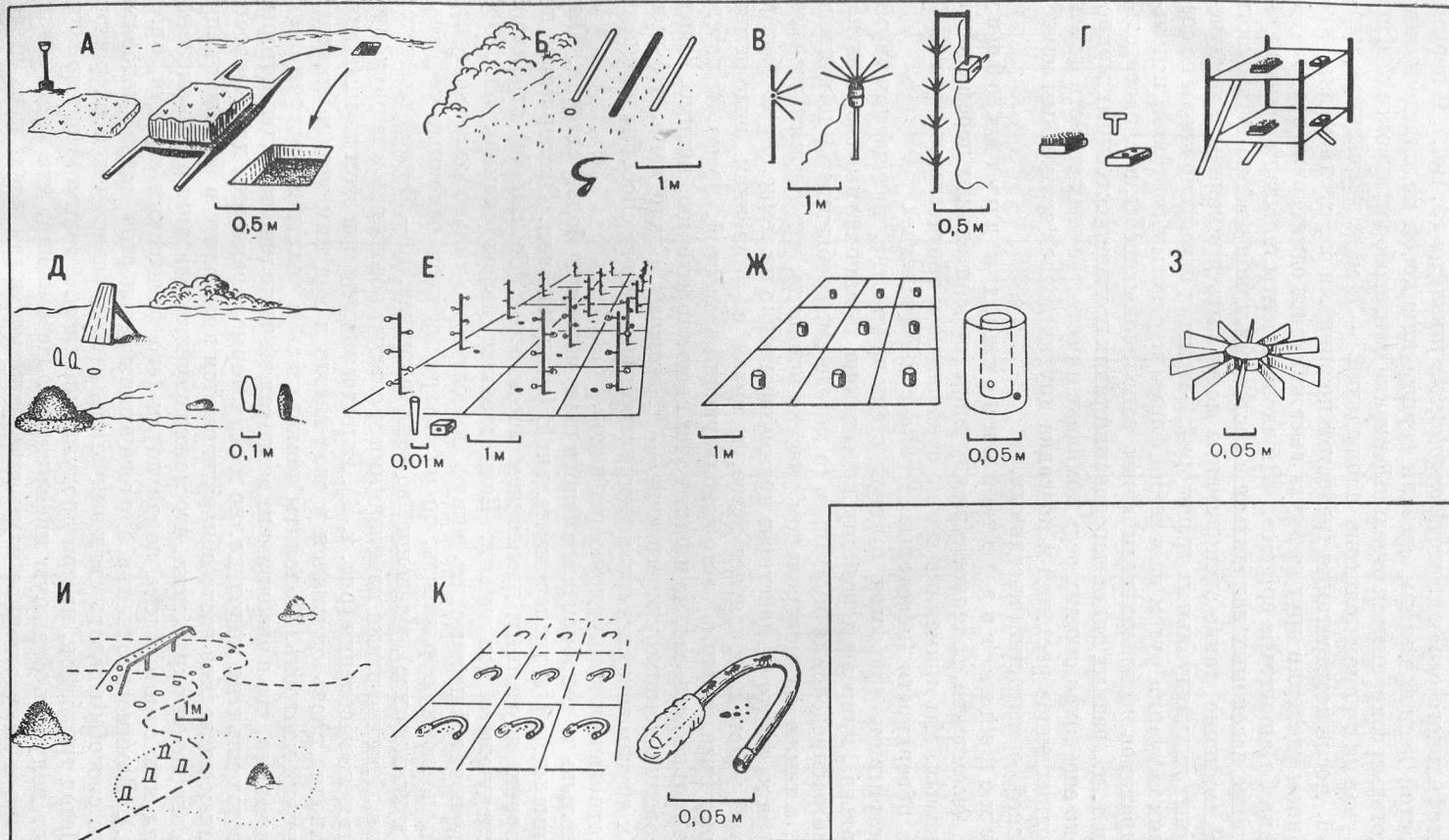


Рис. 1. Атрибуты полевых экспериментов по изучению поведения насекомых (пояснения в тексте).

A — при изучении ноготвосток (*Collembola*) с помощью пересадки почвенных монолитов; *B* — при изучении с помощью стержней выбора мест посадки стрекоз (*Odonata*); *C* — то же с помощью конструкций из хлорвиниловых прутков; *G* — при изучении обследования муравьями (*Formicidae*) моделей различных природных объектов (слева — на земле, справа — на ярусной установке); *D* — модели ориентиров муравьев; *E* — большой открытый полигон с моделями ярусного расположения пищи муравьев; *H* — открытый полигон с лабиринтами для поиска пищи муравьями (справа — устройство лабиринта); *Z* — система радиальных секторов для изучения ориентации муравьев при поиске пищи; *I* — приманки на земле и на мостице через нейтральную зону между кормовыми участками двух гнезд одного вида муравьев, а также наклонные дощечки для изучения взаимодействия видов; *K* — U-образная трубка для изучения дистантной сигнализации между видами.

Весьма эффективной оказывается и пересадка целых гнезд муравьев в почвенных монолитах вместе с их населением (применено к *Cataglyphis aenescens* Nyl.). Таким путем удается выяснить последовательность и скорость строительства гнезда.

1.1.В. Изменение межвидовых отношений насекомых экспериментальным путем легче всего дается при изучении муравьев.

Исключение одного из видов достижимо с помощью огораживания гнезд барьером (Захаров, 1975). Мы применяли текстолитовую ленту высотой до 0,5 м. Если таким способом исключается вид-доминант, то с помощью предварительной и последующей съемок распределения муравьев выявляется расширение кормовых участков субдоминанта. С помощью учета приносимой в муравейник пищи констатируется тот лимит на уровень добывания пищи субдоминантом, который накладывается доминантом. Интересно, что изоляция субдоминанта (*F. cunicularia*) показала снижение трофической активности доминанта (*F. pratensis*) и выявила наличие синэргизма двухвидовой системы. Очевидно, что по таким же принципам, например с помощью микровольтеров, могут быть поставлены эксперименты и с другими насекомыми, обитателями почвы и травостоя.

Включение межвидовых отношений было испробовано нами на той же паре видов муравьев. Небольшие подземные гнезда субдоминанта, расположенные вдали от гнезд доминанта, вырезались в виде монолита и пересаживались на разные удаления от гнезда доминанта. Выяснилось, что характерный для «свободных гнезд» одновершинный тип кривой суточной активности без всяких переходов заменяется на двухвершинный (утренне-вечерний), характерный для гнезд субдоминанта, постоянно живущих вблизи доминанта. По-видимому, столь же интересные данные может принести и пересадка из биотопа в биотоп отдельных растений вместе с малоподвижными обитателями их крон. Пробные опыты с переносом тлей в разные части кормового участка муравьев говорят в пользу такого допущения.

Вероятно, в выяснении значения межвидовых отношений может помочь только полевой эксперимент. В целом именно полевой эксперимент с изменением природной обстановки, несмотря на его трудоемкость, особенно при необходимости получить большие количественные данные при малом различии условий, нужно рассматривать как самую перспективную форму работы, так как такой эксперимент может прямым путем служить целям прогноза изменений деятельности насекомых в биогеоценозе при изменении гидротерморежима, структуры растительного покрова и при появлении новых видов и т. д.

1.2. Внесение в природу физических моделей субстратов в первую очередь дает возможность выяснить значение свойств последних, исключая непосредственно пищевые. Кроме того, в искусственно обостренных ситуациях возможна количественная оценка процесса поиска пищи, ориентиров межсемейных и межвидовых отношений. Другими словами, такие методы наиболее важны для количественной оценки лимитирующих факторов.

1.2.А. Моделирование субстратов покоя и движения насекомых в природе было использовано нами для изучения поведения некоторых саранчовых, стрекоз и муравьев.

1.2.А.1. Изучение покоя на моделях субстратов. Приведем примеры. После того как было выяснено тяготение фитофильного саранчового к дерновинам чия (*Calamagrostis epigeios*), эти последние в том же вольерном полигоне были частично заменены пучками хлорвиниловых прутьев. Оказалось, что они используются саранчовыми в той же мере, что и чий. Следовательно, в основе здесь лежит не пищевая избирательность. Перспективность последних экспериментов для изучения обитателей поверхности почвы вытекает из известных работ Берзиной (1949), разработавшей метод комбинированных приманок, который можно назвать функционально-этологическим.

Сходный метод оказался применим и к воздушным хищникам — стрекозам для выяснения желательных для них мест отдыха и подстерегания добычи. Если на лесной поляне устраниТЬ высокие травянистые стебли, служащие обычно местами посадок стрекоз, и заменить их равномерно расставленными стандартными стержнями из разных материалов, имеющими разную высоту, толщину,

форму и цвет,¹ то, последовательно меняя эти параметры и ведя учет садящихся стрекоз, удается выяснить, что именно и с какими отклонениями в разные часы суток привлекает этих насекомых (рис. 1, Б). «Веера» из хлорвиниловых прутков оптимальной толщины и цвета, установленные на вершинах стержней, позволяют выяснить оптимальный наклон потенциального места посадки. Розетки таких оптимальных и по этому показателю прутков, устанавливаемые друг над другом на пятиметровой мачте, дают возможность выяснить вертикальную стратификацию видов независимо от свойства естественных мест посадки в разных ярусах разреженного леса. Наконец, те же привлекающие стрекоз розетки прутков, вращаемые на вершинах стержней вокруг их оси, позволяют собрать количественные данные об изменении положения тела стрекоз в зависимости от направления солнечного света и ветра (рис. 1, В).²

1.2.А.2. *Изучение перемещений насекомых по моделям субстратов* в природе проводилось только применительно к муравьям. Однако принципы этих экспериментов могут быть широко использованы и для других групп насекомых. Перемещение муравьев и связанная с ним их исследовательская деятельность изучались с помощью щеткообразных хлорвиниловых конструкций, имитировавших низкий травостой, блоков с просверленными в них ходами, имитирующими скважины почвы, и т. д. Все эти модели были лишены пищевой привлекательности, однако количество учитываемых на них муравьев разных видов в единицу времени оказалось различным. Это дало возможность различить свойственные каждому виду места поиска пищи (рис. 1, Г).

Для выяснения специфики горизонтальных перемещений муравьев важное значение имеет изучение использования ими ориентиров. Ценные сведения на этот счет дают вкапываемые в землю невысокие барьера, вытянутые вдоль и поперек дорог этих насекомых. Первые из них заслоняют боковые визуальные ориентиры, вторые заставляют насекомых временно отклоняться от намеченного пути и вновь находить его. Весьма продуктивным оказалось и использование модельных ориентиров, выставляемых вблизи тех мест, где муравьи перед этим изо дня в день получали искусственную подкормку, возле которой они непрерывно учитывались (рис. 1, Д). Последующая перестановка ориентиров показала, что часть фуражиров находит место приманки по плоским, часть — по возвышающимся близким ориентирам, часть — по дальним, а остальные пассивно следуют за этими активными фуражирами.³ К этому же вопросу может быть отнесен и еще один, поставленный нами острый эксперимент. До начала суточной активности вся площадь кормового участка *E. pratensis* была засыпана слоем песка толщиной 2—3 см, а оставшиеся над ним растения срезаны. Несмотря на полную ликвидацию таким путем местных ориентиров, движение муравьев на линии прежних дорог восстановилось меньше, чем за час.

Все вышесказанное говорит о том, что, вероятно, существует некая ориентирная организация территории, которую в известной мере можно произвольно изменять и тем самым перераспределять муравьев по их кормовому участку.

Вертикальное перемещение муравьев удалось изучить с помощью вышеописанных моделей. При этом такие модели располагались на этажеркообразной установке. Она позволила выявить эффект положения модели.

Большую информацию дает использование углеводных приманок (ватные тампоны с сахарным сиропом), располагавшихся через определенные промежутки на вертикальных стержнях, а также у их подножия на земле во вкопанных в землю, но открытых пробирках и, наконец, в «штолнях» плексигласовых блоков, закапывавшихся в почву, но не сообщавшихся с поверхностью. Весь вертикальный комплекс имитирует потенциальное ярусное расположение тлей-прокормителей муравьев. Такие комплексы по сетке расставлялись на всей площади кормового участка и через равные промежутки времени на них подсчитывались муравьи разных видов (рис. 1, Е). Данные для каждой из высот обрабатывались изолиниями. Сопоставление серии карт дает картину временной динамики деления территории.

¹ Стержни могут иметь сменные наконечники разных свойств и разной формы.

² Розетки вращались на расстоянии с помощью намотанной на ось веревки.

³ В качестве моделей ориентиров служили картонные диски и бутылки, обтянутые однотонной бумагой, различные высокие вехи.

Данные, которые могут быть получены с использованием моделей субстратов, сопоставленные с данными регистрационных методов и полевых экспериментов предыдущей категории, позволяют уточнить, какие именно особенности внутренней архитектуры биотопа определяют распределение насекомых в покое и при движении, в том числе и при поиске пищи.

I.3. Моделирование добычи и изучение поиска пищи. Равномерная раскладка по кормовому участку муравьев углеводной (см. выше) и белковой приманок с последующим учетом числа муравьев на первой приманке и скорости исчезновения кусочков второй приманки позволила выяснить специализированные охотничьи и фуражировочные концентрические зоны кормового участка и их секторные комплексы. В качестве белковой приманки использовались, например, одноразмерные нимфы одного вида саранчовых или стандартные мясные шарики.

Для выяснения специфики обнаружения добычи белковая приманка помещалась в так называемые лабиринты, которые также расставлялись по всему участку. Лабиринты представляют собой серию концентрических картонных цилиндров с переходными отверстиями на противоположных сторонах. Сложность лабиринтов по числу цилиндров легко регулировать, (рис. 1, Ж). Картирование скорости обнаружения и растаскивания приманки позволило выяснить на кормовом участке зоны разной эффективности поиска и растаскивания добычи, дифференциацию полей деятельности видов и синергизм их взаимодействия, а также наличие эффекта обучения при переходе от простых лабиринтов к сложным.

Замена цилиндровых лабиринтов открытой системой радиальных секторов («ромашка») с приманкой лишь в одном из них позволила определить путем подсчета количества ошибочных заходов фуражира при повторных посещениях интенсивность запоминания места у разных видов и в разных частях кормового участка одного вида (рис. 1, З).

Для изучения атаки на добычу применение физических моделей известно у стрекоз (Макрушев, 1973). Названный автор, предлагая на конце удочки летающим стрекозам шарики разного размера и цвета, подсчитывал число атак. В модифицированном виде этот метод, видимо, применим к некоторым другим хищникам.

Мы использовали живые модели, примененные также и Сеймой (1978). Муравьям предлагались саранчовые разных жизненных форм, привязанные к траве длинным нитчатым поводком. Саранчевые имели возможность затаиваться в характерных для них микростациях. Число таких экземпляров было велико. Выяснилось, что относительно геофильные муравьи эффективнее уничтожают более геофильных саранчовых, менее же геофильные — фитофильных. В этом примере можно видеть переход к прямому экспериментальному изучению зооценотических связей жизненных форм.

Конечно, все описанные выше эксперименты с моделями специфичны для изучавшихся групп насекомых, но они создают реальную основу для разработки аналогичных экспериментов и с другими насекомыми: по изучению мест покоя и движения применительно к многим фитофагам, а по изучению поиска добычи и атаки на нее — с многими хищниками, особенно наземными. Здесь уместно вспомнить об экспериментах с чешуекрылыми и с другими насекомыми-антрофилами, описанными Тинбергеном (1970), не говоря уже об экспериментах по ориентации перепончатокрылых.

I.4. Изучение межсемейных и межвидовых отношений у муравьев с помощью «моделей» носит особый характер и затрагивает переплетающиеся антигонистические и мутуалистические отношения. Известно, что между кормовыми участками двух гнезд муравьев рода *Formica* существуют строго соблюденные нейтральные зоны. Показательно, что даже по возможности полное уничтожение тлей (источник углеводов) на кормовом участке не приводит к существенному нарушению этих зон. Продвижение вглубь них оказывается локальным и не-глубоким. Даже на непрерывной цепи сахарных приманок, пересекающих нейтральную зону, она вполне сохраняется, хотя немного и сужается. Эта зона устанавливается приблизительно в тех же пределах, что и на земле, даже на цепи приманок, расположенных на мостице, переброшенном через нее (рис. 2, II). Она была нарушена лишь в очень остром эксперименте. В нем на одном участке

границы с помощью большой приманки в течение нескольких дней было накоплено экстраординарно большое количество фуражиров. Когда приманка была снята, эти фуражиры ворвались на участок соседнего гнезда. Однако в течение двух дней после ожесточенных сражений границы вернулись почти в исходное состояние. Эксперимент убедительно показал, что нейтральные зоны, обнаруживаемые при съемке естественного распределения муравьев, действительно чрезвычайно стабильны.

Как ни странно, эта жесткая изоляция сочетается с взаимопроникновением специальных фуражиров, постоянно посещающих свою приграничную полосу.¹ Если таких фуражиров прикрепить коротким поводком, например, к предметным стеклам и перенести на чужую территорию, то все они остаются нетронутыми хозяевами. Если же в такую позицию поместить фуражиров, взятых из глубин территории, то они все немедленно уничтожаются хозяевами.

Межвидовые отношения, например, между *F. pratensis* и *F. cunicularia* также носят двойственный характер. Это подтверждается следующими экспериментами. Если на участке, совместно используемом этими видами, вкопать вертикальные дощечки, то выясняется, что до появления на этом участке доминантного *F. pratensis* субдоминантные *F. cunicularia* их почти не посещают (рис. 1, II). При появлении первого вида дощечки делаются постоянным местом пребывания второго. На любых приманках путем хронометрирования легко установить, что *F. cunicularia*, всегда обнаруживающий их первым, очень быстро вытесняется с них *F. pratensis*. В то же время подсчет исчезновения гранул белковой приманки из цилиндрических лабиринтов там, где действует один доминантный *F. pratensis*, показал, что без участия субдоминанта *F. cunicularia* время обнаружения приманки у него чрезвычайно увеличивается. Подсчеты посещения муравьями моделей типа «ромашки» (см. выше) доказали наличие у *F. pratensis* способности к дистанционному обучению у *F. cunicularia*.

Специальный опыт выяснил, что первый вид визуально четко отличает второй от всех других видов муравьев. Если поместить несколько *F. cunicularia* вместе с их коконами в U-образную трубку из стекла и попеременно затемнять один из концов, можно, заставляя их как бы прятать коконы, вынудить бегать непрерывно (действие запаха здесь иключено). Такая трубка с муравьями или без них (контроль) может окружать приманку. Оказалось, что такие приманки растаскиваются *F. pratensis* гораздо быстрее, чем приманки, расположенные возле пустых трубок или трубок, в которые помещены другие виды муравьев. Достоверность подтверждена картированием данных по многим трубкам на всем кормовом участке (рис. 1, K).

Подобные эксперименты показывают, что учет деления арены жизни на биотопы, а этих последних — на микростанции и ярусы, созданного почвенно-растительным покровом и рельефом, недостаточен и что, помимо этого, существует чисто зоогенное разделение территории между семьями и видами на хорошо разграниченные нейтральными зонами узловые локусы, функционирующие на сигнальной основе, и наоборот, локусы усиленных контактов той же природы. Это и есть вторичное деление территории по Качмареку (1975).

I.5. Изменение плотности популяций. Этот вопрос имеет важное значение не только сам по себе, но и как методическая основа учета девиации результатов, возможной при массовом выпуске насекомых при других экспериментах в связи с ролью плотности как регулирующего фактора.

Выпуск на полигоне большого числа саранчовых из одного садка показал, что в первый момент наблюдается их радиальное расселение. Однако в результате такого вполне допустимого здесь внутрипопуляционного давления границы характерного для вида биотопа все же нарушаются. Радиальность расселения не более чем через час исчезает, а центр тяжести группы начинает смещаться односторонне по местному градиенту условий в естественную для вида сторону. Существенных различий скоростей расселения в первой и второй фазах не обнаруживается. Экстраординарное локальное повышение плотности муравьев-фуражиров может приводить, как это было описано выше, к нарушению зоогенного деления территории, но и оно оказывается непродолжительным.

¹ Такая группа была выяснена с помощью групповой метки.

Таким образом, помехи в целом не могут быть сочтены существенными, особенно на достаточно большом полигоне.

Совсем по иному сказывается повышение плотности на длительный срок. Так, увеличение численности семьи *F. uralensis* Ruzsky с помощью внесения в муравейник дополнительного количества коконов привело к коренной реорганизации кормового участка и к появлению в его структуре элементов, до того вообще известных только у других видов. Это показывает, насколько осторожным нужно быть в оценке видоспецифичности поведенческих систем, так как они могут быть результатом местной плотности популяции, а также видового окружения. Так, *F. cunicularia* в отсутствие *F. pratensis* сооружают нехарактерные для них в других местах купольные постройки.

Полевые эксперименты в целом в виде системы, охватывающей все основные характеристики поведения и повсюду опирающиеся на данные регистрационных методов, могут привести к достаточно завершенной оценке адаптационных и биогеоценотических аспектов поведения. В них может быть вычленено и усилено действие почти всех природных факторов: от абиотических, включая, по-видимому, и рельеф, до интимных популяционных, биосоциальных и межвидовых. При этом очень важно следующее: 1) унификация видоизменений природной среды и ее моделей, применяемых для оценки разных характеристик поведения; 2) разработка таких экспериментов, которые обеспечивали бы одновременное получение данных по нескольким взаимодействующим и конкурирующим видам. Это обеспечит дальнейший переход от автоэкологического подхода к биогеоценотическому. В этой связи особенно важными должны оказаться эксперименты по оценке результатов деятельности насекомых в биогеоценозе, которые еще ждут своей разработки. При полном достижении этой цели лабораторные эксперименты могут приобрести лишь вспомогательное значение.

II. ЛАБОРАТОРНЫЕ ЭКСПЕРИМЕНТЫ

Лабораторные эксперименты особенно чреваты денатурализацией обстановки и исследуемого организма, особенно в плане его биогеоценотической деятельности. Наибольшую опасность здесь представляет эффект закрытого пространства, иногда срывающий эксперимент и требующий специального исследования. Преимущество лабораторных исследований перед полевыми состоит в возможностях одновременного наблюдения за большим числом экземпляров с индивидуальной меткой, физиологического контроля и произвольного изменения факторов, а также в вычленении сугубо отдельных факторов. В этом плане они могут быть подразделены на два типа: 1) эксперименты, моделирующие природную среду; 2) эксперименты, моделирующие ее отдельные факторы.

II.1. **Эксперименты с моделированием природной среды** можно назвать стендовыми. По сравнению с полевыми в них возможен полный контроль за средой, но сохраняется действие гамм факторов. В отличие от следующей категории они могут быть более длительными и потому применимыми и к оценке биогеоценотической деятельности насекомых. Им вполне поддаются даже такие крупные и подвижные насекомые, как саранчовые рода *Bryodema*, не говоря уже о более мелких.

Здесь оказались вполне применимыми сборные террариумы из стекла, плафон и фанеры ($0.25-2 \text{ м}^3$).¹ В наших опытах они располагались вблизи места отлова насекомых под навесом с подвижной крышей, позволяющей менять затененность и защищенность от ветра (рис. 2, A). Гидротермика в местах отлова, под навесом и внутри террариумов контролировалась самописцами. В каждом террариуме одновременно испытывалось от 5 до 20 экз. саранчовых. Кроме того, был возможен повторный выпуск тех же насекомых. Пища из этих опытов исключалась. Насекомые предварительно кондиционировались в сетчатых садках.

Удалось проследить использование разных субстратов, ориентированных горизонтально и вертикально. В первом случае дно террариума планками де-

¹ Во избежание движения саранчовых по стеклу и плексигласу поверхности террариума противились тальком.

лилось на клетки, заполнившиеся песком, щебенкой определенного размера, а также другими материалами. Клетки разного типа располагались по принципу наибольшей перемешанности. Во втором случае в однородное песчаное дно втыкались оклеенные песком планки разного наклона и модели стеблей из натурального и синтетического материала. В этой обстановке удалось выяснить достоверные различия между гео- и петробионтами, а также между факультативными и облигатными фитофилами. Очевидно, что и для других насекомых в подобных опытах лучше, чем в обычных садках, могут испытываться сочетания различных растений, употребляемых в пищу, убежищ и т. д. Освещенность, влажность и т. д. могут не только регулироваться, но и создаваться (рис. 2, А).

Удаются подобные эксперименты и с педобионтами, однако легче всего с микроарктоподами, например с *Collembola*. Для этого из обычного электора Тульгрена насекомые поступают не во флакон, как обычно, а в центр кристаллизатора, заполненного секторными монолитами разных горизонтов почвы,

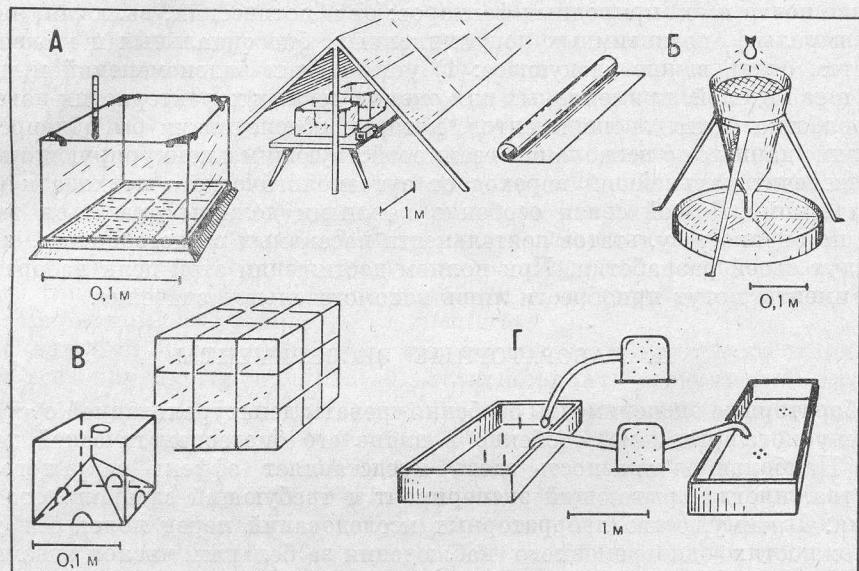


Рис. 2. Атрибуты стендовых и лабораторных экспериментов по изучению поведения насекомых (пояснения в тексте).

А — устройство сборного террариума и полевого стендса (справа — наготове брезент от дождя); Б — электорный циклоградиент для изучения избирательности ногихвосток (*Collembola*) к различным субстратам; В — ориентационная плексигласовая установка и устройство одной из ее ячей (справа — ажурные установки для изучения поведения); Г — арены и формикарии для изучения взаимодействия видов муравьев (*Formicidae*) в лаборатории.

разных почв или одинаковыми монолитами, но смоченными водными вытяжками из разных почв (рис. 2, Б). Количество распределение сразу нескольких видов по таким монолитам оказалось совпадающим с таковым в природе. Такой эксперимент позволяет устанавливать связь педобионтов с так называемыми элементарными почвенными процессами в том смысле, как это трактуется Мордковичем (1978) и с отдельными физико-химическими факторами. По-видимому, подобного типа эксперименты вообще весьма перспективны для внутрисубстратных обитателей (инфрауна).

П.2. Эксперименты с моделированием отдельных факторов среды или собственно лабораторные эксперименты могут служить для уточнения выводов из экспериментов предыдущего типа, но чреваты неизбежной краткосрочностью и особенно большой условностью. В то же время именно здесь следует видеть возможность наиболее обобщенного, точнее говоря, инвариантного характера некоторых действий насекомых. Так, для характеристики движения саранчовых, а тем более для менее крупных и подвижных обитателей надземного яруса, оказалось возможным использование ориентационной установки, которая весьма абстрактно отражала микропространственную структуру среды обита-

ния. Она представляет собой плексигласовый куб, поделенный на 49 кубических ячеек со стороной 10 см. Все ячейки сообщались. Из каждой из них для насекомых был открыт путь для движения в 4 стороны по горизонтали, а по хлорвиниловым пруткам — вверх и вниз (рис. 2, В). Насекомые свободно «расселялись» по кубу, причем каждый шаг перемещения каждого экземпляра из ячейки в ячейку легко наблюдался. Именно такой переход вбок или вниз как акт выбора считался единицей оценки траектории. Каждый экземпляр за опыт делал много таких выборов. Они давали возможность вычертить «суммарный вектор» группы особей. У геобионтов он оказался горизонтальным, у фитобионтов — вертикальным, у факультативных гео- и фитобионтов — в разной степени наклонным. При этом угол наклона мог служить мерой фитобионтности. В эксперименте участвовало одновременно до 20 экз., причем оказалось возможным одновременное испытание двух и более видов, что улучшает условия их сравнения.

Для фитобионтов оказалось возможным и анализ значения типов ветвлений растений, а также степени изогнутости одной ветви. В этом случае ориентационная установка может представлять собою ажурную конструкцию из хлорвиниловых прутков (рис. 2, В).

Для педобионтов возможно использование сети каналов разного диаметра в гипсовом блоке, в котором могут создаваться градиенты тепла и влажности, как это имело место в испытанном циклотермоградиенте, показавшем, например, наличие последовательных волн расселения популяционной группы *Collembola*.

Лабораторные эксперименты удобны и для выделения в чистом виде специфики межвидовых отношений, что особенно важно для изучения муравьев. В наших опытах *F. pratensis* и *F. cunicularia* долго жили в формикариях и получали корм на отдельных лабораторных аrenaх. При этом второй вид использовал приманки, расположенные только на дне арены, не обращая внимания на другие (рис. 2, Г). Немедленно после того, как на эту арену был открыт доступ для *F. pratensis*, *F. cunicularia* без стычек с пришельцами переключались на приманки, расположенные на столбиках. Это окончательно доказало, что ярусность деятельности муравьев, а возможно и других насекомых, может быть результатом одного присутствия иного вида. Возникает вопрос, не удастся ли таким путем выявить подобные, по-видимому, сигнальные, взаимодействия в элементарных моделях системы хищник — жертва.

В целом лабораторные эксперименты с моделированием отдельных факторов среды могут быть весьма специфичными для разных групп, но, пожалуй, здесь самое существенное — стремиться в дальнейшем к разработке таких «абстрактных» установок, которые могли бы с равной мерой условности использоваться для разных видов. Это необходимо для усиления возможностей сравнительного метода как важнейшего метода биологии (Беклемишев, 1964).

Все лабораторные методики должны завершать серию полевых экспериментов, отличаться детальностью проработки влияния отдельных факторов в первую очередь на избранные формы жизнедеятельности (или характеристики) и на модельных, но не просто удобных, а репрезентативных для биогеоценологии видах. Здесь особенно широко должно использоваться применение искусственных режимов, в том числе и инвертированных, например, свет — снизу, влажность — сверху, и, конечно, физиологический контроль, равно как и направленное кондиционирование насекомых. В то же время здесь максимальной должна быть бдительность в отношении артефактов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Вся система экспериментальных методов изучения поведения насекомых должна строиться, исходя из следующего. Ни один эксперимент не должен использоваться изолированно, необходим комплекс экспериментов. Все они должны опираться на регистрационно-экспериментальные данные, для медиации с которыми ведущую роль должен играть полевой эксперимент с изменением природной обстановки. В то же время иногда, когда жизнь насекомого в природе представляется очень сложной, или трудн наблюдаемой, инициальную роль может играть именно острый лабораторный эксперимент, но в последующем

первая последовательность должна соблюдаться. Важнейшими задачами развития этих методов следует считать их унификацию применительно к разным группам насекомых, разработку способов одновременного испытания нескольких видов с разными взаимоотношениями и, конечно, разработку методов экспериментальной (в том числе и лабораторной) оценки биогеоценотических эффектов деятельности насекомых. Наконец, углубленному исследованию должны подвергнуться причины возможного получения артефактов.

В первом сообщении (Стебаев, 1981) было рассмотрено применение набора методов для ответов на вопросы: каковы главные типы действий насекомых, каким образом и где они производятся, с какими свойствами среды они связаны, каков их адаптационный и биогеоценотический смысл.

Хронометрирование способно выявить господствующие и подчиненные формы деятельности, а также факторную обусловленность и адаптационное значение этих действий. Анализ пространственной локализации самих действий и их последствий в среде, а также связи передвижений с границами биотопов позволяет оценить биогеоценотическое значение этих действий для круговорота и миграции веществ.

Полевые эксперименты с изменением природной среды позволяют уточнить, с какими именно гаммами среды связаны характерные действия насекомых.

Эксперименты с внесением в среду физических моделей дают возможность выяснить, с какими наиболее общими (в основном физическими) свойствами природных объектов существует наиболее четкая взаимосвязь действий насекомых, а также, на чем основывается взаимодействие некоторых видов насекомых. Эксперименты, названные нами стендовыми, способны на хорошей количественной основе и с небольшой мерой денатурализации среды уточнить данные полевых экспериментов.

Наконец, лабораторные эксперименты могут также на хорошей количественной основе и, что особенно важно, физиологической базе уточнить роль отдельных внешних и внутренних факторов. Система таких опытов способна снизить огрубленность результатов каждого из них.

Все экспериментальные методы имеют одно очень важное свойство. В них, особенно в стендовых, вследствие обострения условий среды подчас проявляются поведенческие реакции, которые не удается наблюдать в местной природе. Такова охота за неподвижными предметами у некоторых стрекоз и в замкнутых подземных камерах у муравьев, фитобионтные реакции некоторых петробионтных саранчовых и т. д. Такие факты позволяют прогнозировать изменения поведения при экстраординарных изменениях местной среды и при ее варьированиях на периферии ареала вида.

Иерархичность методов позволяет планировать исследования нескольких уровней. Главные из них, на наш взгляд, следующие: 1) только регистрационно-экспериментальные, 2) предыдущий и уровень полевого эксперимента, 3) первый и второй, а также стендовый и лабораторный эксперименты. При этом нам кажется, что целесообразнее сначала исследовать все действия нескольких видов или даже групп насекомых на одном из уровней, а не одно из действий на всех уровнях. Это целесообразно не только с логической точки зрения, но и в целях экономной организации работ, особенно небольшими силами.

Важное значение имеют и пространственные аспекты организации работ. При этом целесообразно стремиться к тому, 1) чтобы один и тот же полигон использовался возможно многократнее и для наибольшего числа видов; 2) чтобы пункты инструментального контроля среды могли обслуживать несколько полигонов; 3) чтобы транспортировка насекомых была наименьшей; 4) чтобы предельно были сокращены реакционные нарушения среды, связанные с работой исследователей. В сжатой форме пространственные аспекты организации работы показаны на схеме (рис. 3).

Требованием, важным и в методическом и в практическом планах, является предельно возможная унификация всех атрибутов, начиная с формы записей наблюдений и кончая физическими моделями субстратов, а также сборных элементов террариумов. Для этого необходимо, чтобы возможно большее количество атрибутов оборудования могло собираться на основе разной комбинации нескольких элементов. Существенна также взаимозаменяемость на-

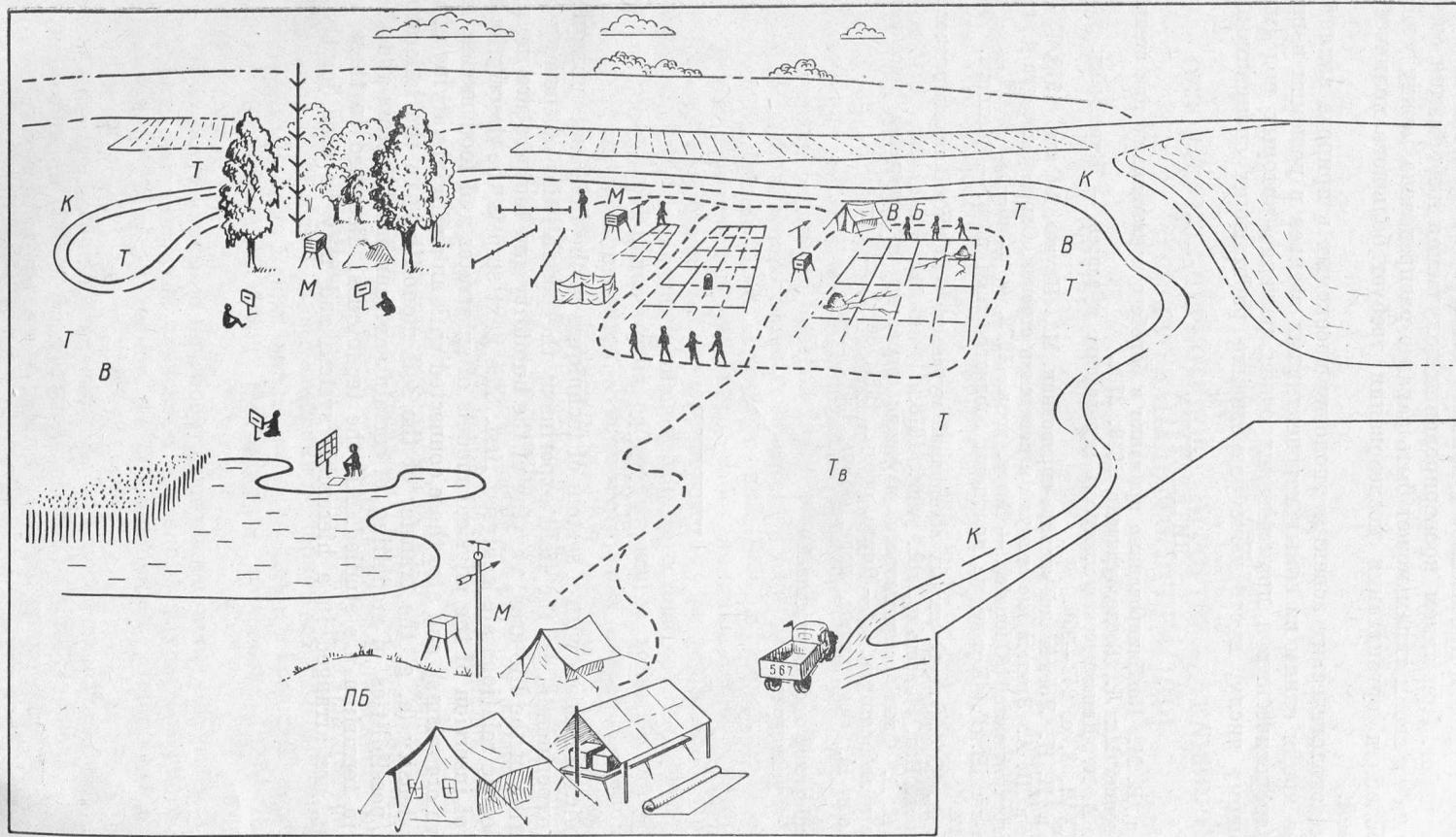


Рис. 3. Схема пространственной организации комплекса исследовательских работ по изучению поведения насекомых на примере лесостепного стационара (выполнена условно).

В — вехи для пастухов, пасущих скот в окрестностях полигона; *В.Б.* — временная база; *К* — постоянная колея экспедиционной машины; *М* — метеостанция; *ПБ* — постоянная база; *Т* — тропы.

блудателей, которая позволяет одновременно концентрировать их всех на одном виде работ. Для этого необходима предварительная тренировка в игровых ситуациях и оценка применимости каждого члена коллектива для того или иного вида работ. При таком кооперировании получаемая информация очень велика, и она по своим типам может быть заранее распределена между участниками. Подобная организация исследования требует большого количества наблюдателей.

Изучение этологических аспектов экологии насекомых в природе является в настоящее время одним из самых перспективных звеньев в решении первоочередных теоретических и практических задач, решение которых под силу лишь большому числу, пусть даже разрозненно работающих специалистов.

ЛИТЕРАТУРА

- Б е р е з и н а В. М. Комбинированные приманки в борьбе с чернотелками при степном лесоразведении. М.; Л., Гослесбумиздат, 1949. 27 с.
- З а х а р о в А. А. Динамическая плотность и поведение муравьев. — Журн. общ. биол. 1975, XXXVI, 2, с. 243—250.
- К о н д а к о в Н. И. Логический словарь-справочник. М., «Наука», 2-е изд., 1975. 720 с.
- М о к р у ш е в П. А. Зрительные стимулы в поведении стрекоз. Охота и посадка у стрекозы четырехпятнистой (*Odonata*). — Вестн. зоол., 1972, 4, с. 46—51.
- М о р д к о в и ч В. Г. Некоторые принципы зоодиагностики почв. — Экология, 1978, 4, с. 5—12.
- С е й м а Ф. А. О структуре лесных ассоциаций муравьев. — В кн.: Вопросы экологии. Новосибирск, Изд. Новосибир. гос. Univ., 1978.
- С т е б а е в И. В. Опыт сопряженного изучения экологии и поведения насекомых в природе и лаборатории. Г. — Энтом. обозр., 1981, 6е, 1, с. 77—91.
- Т и н б е р г е н Н. Осы, птицы, люди. «Мир», 1970. 333 с.

Новосибирский государственный
университет.

SUMMARY

The publication deals with a system of techniques of the field and subsequent laboratory experiments. In the field experiment the possibilities of the appropriate discretion of the life area, varying of the humidity and temperature regimes and interspecific relations are analysed first. The next step is the description of techniques of insertion of the physical models of substrates and food models (including alive organisms), and also those connected with an artificial varying of the population density (e. g. the transfer of the soil monoliths). In the laboratory experiment possibilities of modelling of certain environmental factors and their complexes in terrarium are studied. All the techniques, discussed in these two publications, are arranged in a hierarchic system and may be used jointly at one site.