

УДК 595.70 : 591.51

И. В. Стебаев

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

ВВЕДЕНИЕ

Несомненно, что как для ауто-, так и для синэкологических исследований изучение пространственно-временной динамики численности, биомасс, энергоемкостей и продукции популяций насекомых совершенно необходимо, но едва ли все это можно считать и достаточным. Адаптационная пластичность видов, быстрое заполнение экологических ниш и расселение, влияние на продуктивность и деструкцию фитомассы, а также на почвенные процессы, наконец, взаимная регуляция численности и синергизм, словом, все важнейшие адаптационные и биогеоценотические свойства насекомых в значительной мере определяются разнообразием их поведения, основанном на совершенстве сенсорных систем. Ауто- и синэкология вслед за эволюционной систематикой настоятельно требуют развития этологических аспектов энтомологии (Гиляров, 1971). Актуальность этого тем более очевидна, что ориентация и поведение в большей мере, чем трофоэнергетические процессы, носят регуляторный характер. Возможно, что именно комплекс ориентации, сигналов и поведенческих реакций насекомых одного биогеоценоза составляет главную часть управляющей системы последнего. В этом плане важно, что эта часть определяет ход энергоемких процессов круговорота и пространственной миграции веществ с помощью очень малоэнергоемких процессов, связанных с действием биологически активных веществ, что очень важно и в фитоценозах (Колесниченко, 1968; Рейс, 1978). Такая кибернетическая оценка роли поведенческих реакций насекомых в биогеоценозе впервые была поставлена на обсуждение экологом Качмарком (1975) в форме представления о так называемом «вторичном делении территории».

На наш взгляд, широкому использованию этологии в экологии насекомых в настоящее время мешают три негативных обстоятельства. Во-первых, несмотря на широкий интерес к поведению насекомых, его описание чаще носит субъективный характер и лишено количественных оценок, ставших теперь существенными в популяционной и ценотической биологии; некоторый сдвиг в этом направлении наметился лишь по части изучения пищевых реакций (Копанева, 1975; Осмоловский, 1975, и др.) и реакций, связанных с ауторегуляцией численности (Викторов, 1975; Громова, 1975). Во-вторых, при изучении поведения насекомых еще слабо применяется полевой эксперимент. Между тем эксперимент лежал у истоков и этологии насекомых (Фабр, 1906; Тинберген, 1970), и биогеоценологии (Морозов, 1949; Сукачев, 1959, 1960, 1962). В качестве примера сочетания этих двух сторон нужно особенно выделить известные

эксперименты Пачоского (1924, 1925, 1928), выполненные им еще в 1922 г. в Аскании-Нова на биогеоценотической цепи «хищник—травоядные—растительность—почва». В-третьих, применяемые методы не унифицированы для разных групп насекомых и не образуют единой системы.

Преодоление этих недостатков — первейший путь к построению этологической методической системы в методике экологии, системы, которая очень важна для агроценологии и рациональной организации защиты растений. Построение такой системы требует времени, участия специалистов по разным группам насекомых, а также обобщения больших, но разбросанных литературных данных.

Цель данной работы — на основании только собственного опыта предложить в качестве первой аппроксимации решения задачи вариант системы регистрационных и экспериментальных количественных методов полевого и сопутствующего ему лабораторного, в особенности экспериментального изучения поведения насекомых, которое производится для комплексной оценки адаптаций к среде, межвидовых взаимодействий и степени участия насекомых в биогеоценотических процессах.¹

Исследования автора и его сотрудников, обобщаемые здесь именно в методическом плане, проводились на группах насекомых, которые могут служить модельными объектами для подобных исследований над другими обитателями воздушной среды, травостоя, земной поверхности и почвы. Такowymi явились стрекозы (Заика, 1977; Заика, Воронова, 1977), саранчовые (Стебаев, Никитина, 1975а, б; Стебаев, Пшеницына, 1978; Стебаев и др., 1978; Муравьева, 1978; Никитина, 1978; Соболев, 1979), муравьи (Жигульская, Стебаев, 1971; Stebaev, Reznikova, 1972; Стебаев, Резникова, 1974, 1975, 1977; Резникова, 1974, 1975а, б, 1976, 1977; Резникова и др., 1977, 1978; Резникова, Самошилова, 1978; Резникова, Куликов, 1978; Резникова, Щадрина, 1978; Резникова, Шиллерова, 1978), ногохвостки (Stebaeva, 1967; Стебаева, Андреева, Резникова, 1977; Стебаева, Сухова, Щербаков, 1977).

Система взаимодополняющих методов этолого-экологических исследований насекомых, рассматриваемая в работе (см. таблицу), акцентирована в плане пространственно-временных взаимодействий и дает возможность ответить на вопросы не только что и как, но и где и когда производит одно насекомое или группа насекомых. Она может применяться к насекомым внутри одного элементарного биотопа² и в целой системе таких биотопов. Для ответа на вопрос, где производятся действия насекомых, арену жизни внутри одного биотопа целесообразно разделять на вертикальные ярусы и латерально расположенные микростанции.³ Количественная оценка биотопов и микростанций возможна через определение их площадных и объемных долей. Качественная оценка может быть многосторонней, но обязательно должна включать микроклиматическую ситуацию.

Характеристики поведения. Поведение насекомых целесообразно представлять как деятельность, слагающуюся из ряда главных действий,⁴ имеющих, с одной стороны, адаптационный (А), а с другой — биогеоце-

¹ Некоторые частные аспекты этой общей методической проблемы излагались нами в кратких публикациях (Стебаев, 1977; Стебаев, Никитина, 1975а; Стебаев и др., 1977; Заика и др., 1977).

² В природе применительно к изучавшимся насекомым такой биотоп целесообразно выделять на уровне элементарной ландшафтной единицы — фации, в ее понимании Солнцевым (1946).

³ Под микростанциями, например в степи, мы понимаем разнородные участки поверхности почвы между отдельными растениями, камнями, дерновинками, кустарничками и т. д., которые отражают расчлененность фациального биогеоценоза на внутрибиогеоценотические микроструктуры (Стебаев, 1979).

⁴ В природе первоначально приходится выделять много разных мелких действий (разные типы бега и ходьбы, покачивание тела, потирание глаз и т. д.), однако в ходе обработки их целесообразно объединять в главные типы, оставляя мелкие действия для последующего более детального анализа некоторых главных действий.

Методы исследования				Характеристика поведения				
				поведение особей и микропопуляций			взаимодействия насекомых	
				покой	вертикальные и горизонтальные перемещения	выбор и добывание пищи	внутри одного вида	
							особей разных полов	не сексуальные, в том числе внутри семьи
Регистрационно-экспериментальные	I. Регистрация действий насекомых	1. Прерывистые наблюдения за большим числом экземпляров	А. Внутри одного биотопа	=====				
		2. Непрерывные наблюдения за небольшим числом экземпляров	Б. В системе нескольких биотопов	=====				
			А. Хронометрирование	=====				
			Б. Регистрация индивид. траекторий		=====			
			В. Регистрация спаривания и яйцекладки				=====	
	II. Изучение результатов жизнедеятельности	1. Исследование экскрементов как следов		=====				
		2. Исследование состава экскрем., пищи				=====		
		3. Изучение поведения при роющей деятельности				=====		

Примечание. В схеме графически показаны группы насекомых, поведенческие характеристики которых автору и его сотрудникам удавалось исследовать теми или иными методами: *пунктирная линия* — стрекозы, *две линии* — прямокрылые, *одна линия* — муравьи, *прерывистая линия* — ногохвостки.

нотический смысл (Б). Например (см. таблицу): 1) покой как отдых, укрытие (А) и как время переработки пищи и откладки экскрементов, важных для почвообразования (Б); 2) горизонтальные и вертикальные перемещения (микромиграции), связанные с гигротерморегуляцией, с поисками мест питания, половых партнеров и мест яйцекладки (А), а также с участием в биогенной миграции веществ (Б); 3) выбор и добывание пищи и ее поедание как акция самоподдержания (А) и как воздействие на популяции и сообщества растений и животных, а также на процессы разложения и почвообразования (Б); 4) действия, связанные с размножением, обеспечивающие генетическую изоляцию видов, панмиксию внутри популяции и сохранение потомства (А), а также обуславливающие места временной концентрации особей, их яиц и личинок, что существенно для воздействия на потребляемую ими пищу и на деятельность преследующих их хищников (Б); 5) несексуальное взаимодействие особей одного и разных видов, влияющее на их адаптивные реакции (А) и на групповой территориализм, равно как и на интенсивность питания (Б).

Каждое действие может рассматриваться как осуществляющееся в серии прерывистых актов, перемежающихся с актами других действий. Количественная оценка действий возможна через определение их парциальной суммарной длительности, т. е. через процент времени от времени всех действий и через парциальное число актов, т. е. частоту действия. Отдельный интерес представляют, конечно, и закономерности чередования актов разных действий.

Методы исследования поведения насекомых могут образовывать ряд от регистрационно-экспериментальных в природе до строго экспериментальных в лаборатории. Регистрационные наблюдения опытов в природе ценны естественностью наблюдаемых реакций и содержат прямую информацию об их биогеоценотическом значении. В то же время они связаны с наблюдением воздействия сложных гамм факторов, с трудом обеспечивают должную однородную повторность, строгий контроль среды и физиологического состояния животных. Лабораторные наблюдения в меньшей мере несут недостатки первых, позволяют вычленить действие отдельных факторов, но грешат большим числом условных допущений. И те, и другие методы могут образовать ряд, представленный в таблице. Регистрационно-экспериментальные методы всегда должны быть базой этого ряда. В то же время ни они, ни какие-либо другие методы не могут обеспечить желаемого результата. Необходимо применение всего ряда.

В системе исследований, предлагаемой на основе нашего опыта (см. таблицу), некоторые ячейки еще пусты, но само их положение подсказывает характер возможного эксперимента. Тем более это относится к тем ячейкам, в которых мы приводим методы, пока применявшиеся только к одной из групп изучавшихся насекомых. Сам выбор характеристик и методов, конечно, должен быть расширен. Очевидно, начатое многими энтомологами изучение поведения насекомых даст возможность в скором времени коллективно выработать новые аппроксимации подобной системы, ценность которой для аутоэкологии, биогеоценологии и защиты растений не вызывает у нас сомнений.

РЕГИСТРАЦИОННО-ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЕ МЕТОДЫ

Эти методы предусматривают регистрацию времени и мест действий насекомых, а также результатов этих действий в биогеоценозе посреди естественного комплекса условий. Экспериментальный элемент состоит в сравнении этих характеристик в биотопах, различающихся по нескольким показателям. Только эти методы обеспечивают базу для планирования экспериментов. Можно различать изучение действий самих насекомых и изучение результатов их жизнедеятельности. Главнейшие атрибуты подобных исследований изображены на рис. 1.

I. Регистрация действий насекомых обеспечивает получение данных по непотревоженным насекомым в их естественной среде по отношению к естественным гаммам факторов. Негативная сторона состоит в стихийности изменения метеоусловий и некоторой неопределенности границ микростаций и биотопов. Следует различать следующие возможности: 1) прерывистые наблюдения сразу за большим числом насекомых; 2) непрерывные наблюдения за малым числом насекомых.

I. 1. Прерывистые наблюдения за большим числом экземпляров имеют разную применимость в пределах одного и нескольких биотопов.

I. 1. А. В пределах одного биотопа прерывистые наблюдения легче всего выполнимы над мелкими (а следовательно, могущими

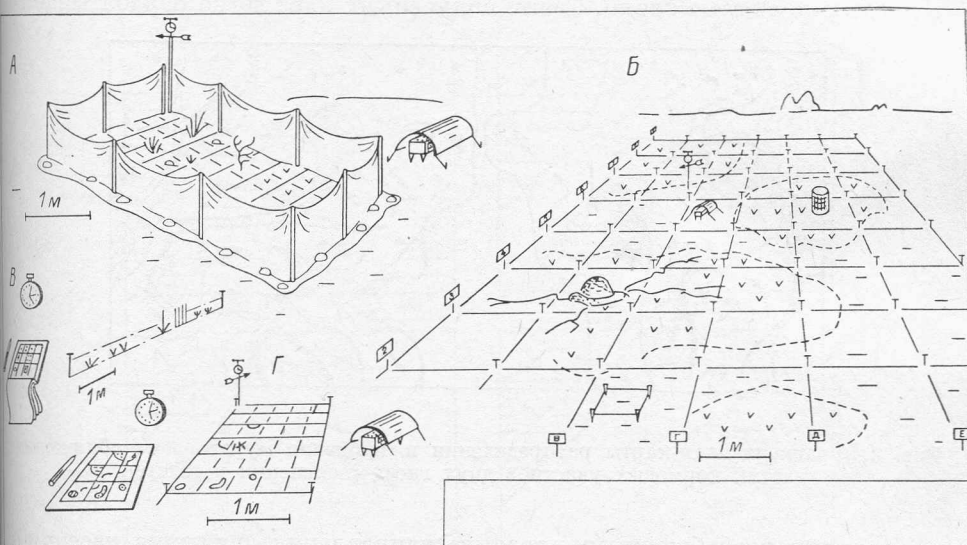


Рис. 1. Атрибуты регистрации поведения насекомых в природе (пояснения в тексте).

А — вольерный полигон для саранчовых; Б — большой открытый полигон для изучения передвижений насекомых в системе нескольких биотопов (показаны муравейник с дорогами, шнуровая сеть и учетная рамка, садок для выпуска саранчовых и метеоприборы); В — атрибуты хронометрирования (справа — один из трансектов); Г — малый открытый полигон для изучения индивидуальных траекторий и его план.

давать в поле зрения большую плотность), но заметными и хорошо отличимыми от других видов насекомыми. Хорошим примером такого рода методики могут служить исследования Сеймы (1972) над муравьями.

Большое разграфленное стекло закреплялось нижним краем в неглубоком почвенном разрезе. Через него время от времени фиксировалось число муравьев, занятых той или иной деятельностью в разных ярусах травостоя и почвы. Сеточка, поднесенная к глазам, дает возможность вести аналогичные наблюдения на большом расстоянии, особенно на фоне неба, за стрекозами, а иногда и за саранчовыми, например, на ветвях кустарника.

Продуктивным также оказался опыт наблюдения за 20—50 экз. самцов и самок фитобионтных видов саранчовых, которые помещались в марлевый вольер 3×2 м с высотой ограждения 40 см. Внутри него проводилось картирование микрорельефа и всех экземпляров растений, а также регистрировался гидротермический режим. Изменение положения особей повторно фиксировалось на сетке из шнуров, натянутых на поверхности почвы (один квадрат $10 \text{ см} \times 10 \text{ см}$, рис. 1, А). В остальном методика была подобна той, которая подробно изложена в следующем разделе. Для оценки результатов этого опыта потребовался, однако, более сложный статистический аппарат, который описан в специальной публикации (Соболев, 1979).

I. 1. Б. В системе нескольких биотопов, т. е. при большем поле зрения наблюдателя исследование легче всего осуществ-

вимо над открыто живущими, заметными и постоянно подвижными обитателями поверхности почвы, над такими, например, как чернотелки рода *Anatolica*. Мы разработали эти методы для муравьев. Кормовой участок гнезда разбивался вешками или шнуром на квадраты ($1/8-4 \text{ м}^2$). По ним картировались границы биотопов (рис. 1, Б). Наблюдатели, двигаясь каждый по своему ряду квадратов, переносят из одного в другой учетную рамку ($25 \times 25 \text{ см}$), в каждом положении которой в течение 2-5 минут фиксируется число и направление движения пересекающих ее муравьев. В разреженном травостое оказался возможным учет муравьев сразу на всем даже четырехметровом квадрате. Для того чтобы рассматривать отсчеты как одномоментные, важно заканчивать всю съемку в предельно сжатые сроки. Серия полученных карт легко обрабатывается

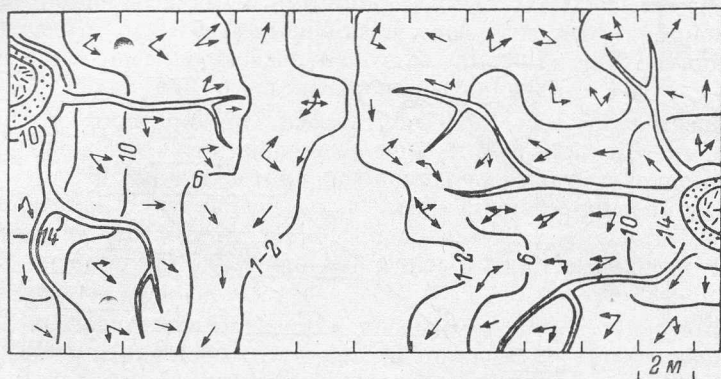


Рис. 2. Фрагмент план-карты распределения и движения муравьев на сближенных частях кормовых участков двух гнезд (пояснения в тексте).

изолиниями и обобщенными «розами» направления движения насекомых (рис. 2). Так выясняется пространственно-временная структура кормового участка, охватывающего несколько биотопов.

Сходная методика употребима и для определения локализации летающих стрекоз, а возможно, и некоторых других насекомых в воздухе. При этом также, как и через учетные рамки, наблюдение велось через прорези в кусках картона, нацеленных на разные участки воздушной среды, лучше на фоне неба. Подобная методика ранее применялась в армии на так называемых постах воздушного наблюдения, оповещения и связи.

Наблюдения за менее заметными обитателями поверхности почвы и травостоя, например за саранчовыми, производились с применением достаточно большого количества заранее отлавливаемых и помечаемых масляной краской насекомых, которые выпускались на подготовленный полигон и могли наблюдаться в течение нескольких дней. Впервые этот метод наблюдения за мечеными насекомыми был применен в Англии (Richards, Waloff, 1954). Число выпускаемых насекомых и размеры полигона могут зависеть от подвижности последних, пестроты биотопического фона и необходимых задач. На полигоне площадью 850 м^2 оказался достаточным выпуск 100 экз., а на площади в 3000 м^2 — 200-300 экз. саранчовых. На протяжении около 10 суток удавалось наблюдать не менее 30-40% выпущенных саранчовых. Опыты на полигонах, огороженных марлевой завесой (высота 40 см) с закрепленным на земле нижним краем, показали, что большинство насекомых не гибнет, главное — временная потеря их заметности. При использовании достаточно большого числа меченых особей удаление естественных насельников полигона из того же вида совсем не обязательно, но на малых полигонах оно желательно. Выпуск может производиться в одном, двух или многих местах. Первый способ дает особенно наглядную картину расселения. Неизбеж-

ные помехи, вызванные повышенной скученностью в месте выпуска, оказались незначительными и сказывающимися в радиусе не более 2—3 м, и то только в течение 1—2 ч.

Суть исследования состоит в фиксировании положения меченых особей через определенные промежутки времени. Здесь требуется большая тщательность в подготовке полигона и методе отсчета (рис. 1, Б). Полигон должен быть размечен шнуром на сеть квадратов, размер которых (от 0.25 до 16 м²) определяется площадью биотопов и извилистостью их границ. По этой сети заранее производится съемка границ растительных

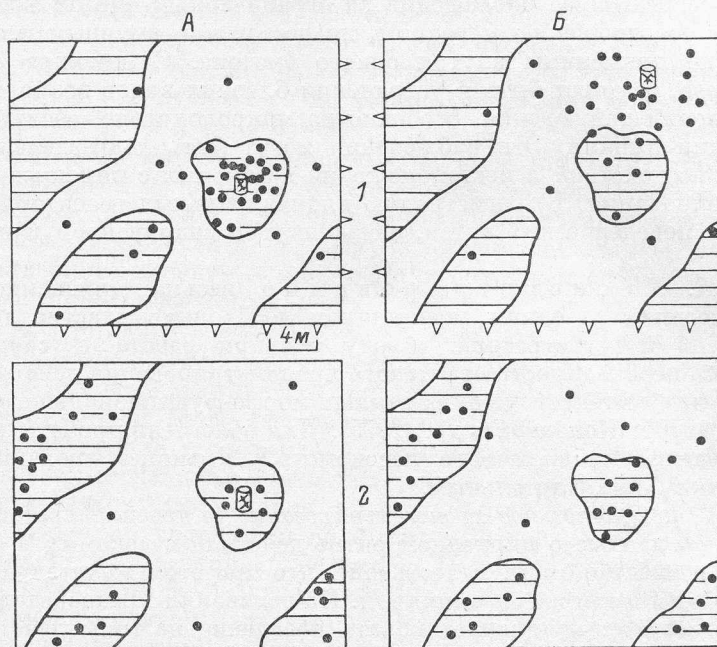


Рис. 3. Карт-планы мест нахождения экземпляров саранчовых на большом открытом полигоне в начале (1) и в конце времени наблюдения (2), в случае выпуска насекомых в благоприятном для вида биотопе (А) и в неблагоприятном (Б). Пояснения в тексте.

ассоциаций и изолиний рельефа (высота сечения 5—10 см). Важна строгая ориентация плана по странам света. На полигоне выставляются самописцы и ведется регистрация силы и направления ветра. Малые полигоны хороши тем, что отсчеты можно вести, не входя в их пределы. На больших полигонах необходимо одновременное движение по параллельным рядам квадратов нескольких наблюдателей (необходимо избегать вытаптывания травы). Вспугивание насекомых должно быть сведено к минимуму. Во избежание сгона их в одну сторону направление движения наблюдателей при переходе на следующую полосу должно меняться на противоположное.

Экспериментальный элемент такого регистрационного исследования состоит в том, что выпуск насекомых может производиться в биотопах, благоприятных для них в разной степени. Степень благоприятности может предварительно определяться с помощью простых учетов по экологическому ряду биотопов по соседству с полигоном.

Получаемые описанным путем серии карт последовательно временного положения насекомых содержат уже на визуальном уровне анализа большую информацию о скоростях, направлениях и каналах расселения, местах временных и постоянных скоплений и, конечно, степени благоприятности биотопов (рис.3). Они, однако, еще требуют обработки изолиниями и статистической интерпретации с помощью критерия χ^2 (Стебаев и др., 1978).

На небольших полигонах с помощью индивидуальных меток удается выяснить в грубых чертах и индивидуальные траектории. Такая методика, примененная также к муравьям, дала возможность выяснить степень приуроченности особей к разным частям кормового участка и сменяемость использующих их муравьев-фуражиров.

В целом прерывистые наблюдения приносят данные хотя и дискретные по своему характеру, но позволяющие судить о динамике популяционных групп или, по Флинту (1977), мерусов в относительно большом масштабе пространства и времени.

1. 2. **Непрерывные наблюдения за ограниченным числом экземпляров** возможны по отношению к редким, но достаточно крупным и заметным видам. Они применимы внутри одного биотопа. С помощью подсадки экземпляров, а может быть и устранения близких видов возможно улучшение условий наблюдения, особенно на микрополигоне, обслуживаемом несколькими лицами. Эти наблюдения могут быть подразделены на А) регистрацию действий и местоположения насекомых с помощью простого хронометрирования, Б) регистрацию индивидуальных траекторий; В) регистрацию поведенческих актов, связанных со спариванием и яйцекладкой.

1. 2. А. **Хронометрирование** весьма трудоемко. Даже при наблюдении за одним экземпляром необходимо участие двух лиц: наблюдателя и регистратора. Между тем при работе с саранчовыми выяснилась необходимость отдельного хронометрирования действий самца и самки, что вытекает уже из данных морфо-функционального анализа (Стебаев, 1970б; Копанева и др., 1975). Для облегчения работы возможно легкое мечение наблюдаемого насекомого.¹ Хронометрирование может быть кратким или длительным.

1. 2. А. а. **Длительное хронометрирование** (в течение светового дня) обеспечивает данные о циркадном ритме действий насекомых и его изменениях при смене погоды. Естественно, что при этом желательно наблюдение за одним и тем же экземпляром. На основании предварительных наблюдений необходимо дискретизировать поведение на типы действий и их группы, а среду — на ярусы и микростанции. Запись длительности актов и их топографической приуроченности экономично вести с помощью символов (например: → движение; — остановка; ↘ прыжок и т. д.).

Уже определение только долей общего объема времени и числа актов, происходящих на каждое действие, дает хорошо различающиеся спектры действия разных видов, полов, а у муравьев и внутрисемейных форм.²

Еще большую ценность имеют наблюдения над ярусной и микроstationальной приуроченностью видов и особенно их поведения. Для этого необходимо определение встречаемости микроstationий по протяженности их в природе на месте хронометрирования. Оно производится на серии пересекающихся линейных трансектов на высоте разных ярусов и принимается за теоретическое из допущения неизбирательного отношения к микроstationиям равномерно двигающегося через них насекомого. Далее с помощью χ^2 определяется достоверное отклонение от этой величины той эмпирической встречаемости, которая получается при хронометрировании. Естественно, что при этом оказывается возможным сравнение и данных по одному и разным видам, полученных в различных биотопах. Сопоставление подобных данных, полученных в разные отрезки дня и коррелируемых с данными самопишущих гигро- и термографов, содержит большую информацию о циркадно-погодных вариантах поведения, имеющих адаптационную природу, но в то же время определяющих место и время участия насекомых в различных биоценологических процессах.

¹ Пойманный для метки экземпляр выпускается и подвергается подготовительному наблюдению. Обычно через 3—10 минут ясно можно видеть снятие стрессового состояния, позволяющее начать хронометраж.

² Очень важный материал по саранчовым, но, к сожалению, содержащий досадные методические недочеты, приведен в работе Зайцева (1976а, б).

1. 2. А. б. *Краткосрочное хронометрирование* (скажем, по 15 мин) одного экземпляра дает возможность в пределах определенного предварительно вычлененного циркадно-погодного этапа восполнить недостаток повторностей, неизбежный при длительном хронометрировании.

Особым вариантом подобного протоколирования, хотя и нарушающим принцип непотревоженности насекомого, является метод вспугивания, особенно удобный для наблюдения за саранчовыми. Он позволяет за короткий срок на хорошем количественном уровне уточнить места затаивания этих насекомых. Непременное условие опыта — вспугивание только одного экземпляра, что достигается с помощью тонкого прута. При этом после малоразборчивого броска насекомое обычно отбегает в сторону и затаивается в хорошо выбираемой им микростанции. Один экземпляр может вспугиваться до 15 раз, после чего обычно наступает или торможение, или перевозбуждение.

Оба способа хронометрирования вместе, несмотря на их лишь отчасти компенсирующиеся недостатки, обеспечивают этологические данные для характеристики различия этологической специализации видов, в частности в циркадном аспекте, но еще не вполне достаточны для оценки пространственного аспекта — для этого необходимы особые методы изучения траекторий насекомых.

1. 2. Б. *Регистрация индивидуальных траекторий* может производиться внутри одного биотопа и при пересечении насекомыми его границ. Конечно, она наиболее эффективна в приземистом и разреженном травостое, но, как показывает опыт, возможна регистрация траекторий и на вертикальной плоскости, например в кроне куста. Насекомые должны иметь индивидуальную метку, а полигон — координатную сеть, по которой на плане вычерчивается траектория. Размер ячей сети определяется подвижностью насекомого. Достаточную информацию несут траектории уже длиной 1—1.5 м с продолжительностью движения насекомого 3—5 мин. В минимуме достаточно определения крейсерской скорости и формы траекторий. На такой основе уже удастся выделить поведенческие типы муравьев-фуражиров одного вида. Вполне возможно и определение конкретных скоростей, взаиморасположение на траектории актов поведения, а также привязка их к микростанциям и границам биотопов. Для этого необходимы разбивка и зарисовка траектории на плане, например, на минутные отрезки, разметка на нем мест остановок, питания и т. д. и, что особенно важно, съемка полной горизонтальной проекции микростанций и границ биотопов, которая легко осуществима по той же сетке (рис. 1, Г). Из экономии времени такую съемку можно проводить только в полосе квадратов, пересеченных траекториями. В кроне куста «картированию» поддаются ветки и пучки листьев. Для уточнения выводов, делаемых уже на визуальном уровне, оказывается достаточным в той же полосе на зарисованном плане по линейным секторам определить теоретическую встречаемость микростанций так, как это делалось нами и при длительном хронометрировании на местности. Если такую встречаемость сопоставить с эмпирической на траектории, то можно с помощью χ^2 определить избирательность прокладывания траекторий насекомыми внутри биотопа через микростанции.

Данные о траекториях летающих стрекоз могут быть получены сходным образом через сетки, расположенные у глаз наблюдателя на фоне неба или стенообразной границы леса, кустарников, тростников и т. д. В этом случае через сетку производится обобщенная перспективная съемка, известная из элементарной топографии.

Анализ траекторий позволяет судить о видоспецифичности подвижности, о проходимости для насекомых разных растительных ассоциаций, о возможном направлении микромиграций и трофических атак на растения и на других насекомых, не говоря уже о значении знания траекторий для изучения зоогенной миграции веществ в биогеоценозе.

В целом непрерывные наблюдения, несмотря на малое число возможных повторностей, создают основу для толкования пространственной динамики популяционных групп на уровне механизмов индивидуального поведения.

1. 2. В. Регистрация поведенческих актов, связанных со спариванием и яйцекладкой, в ходе обычного хронометрирования малоэффективна, так как число подобных актов среди других очень невелико. Необходим поиск и специальное протоколирование соответствующих пар и групп особей (в некоторых случаях применим бинокль). Так как подобные акты сменяют друг друга очень быстро, словесная запись делается особенно затруднительной и необходим переход к этограммам. Это делается возможным, так как отдельные элементы поведения у разных видов оказываются сходными. Наиболее

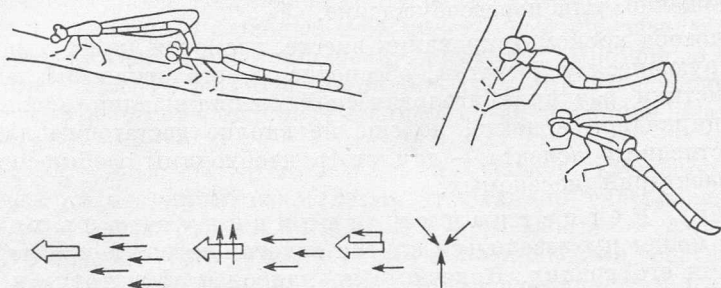


Рис. 4. Примеры схематических этограмм стрекоз и прямокрылых для анализа сексуального поведения, на примере стрекоз *Sympicna brauori* Bianchi, *Coenagrion armatum* Charp и фазы ухаживания кобылки *Bryodema tuberculatum* F. (тонкие стрелки — самцы).

объективная азбука этограмм составляется на основе многих фотографий. Унификация таких элементов исследователем позволяет легче подойти к сравнительной характеристике видов. Кроме того, наблюдение за половой конкуренцией самцов, а также поисками самок и атаками на них, равно как и за процессом яйцекладки, позволяет выявить важные составляющие пространственно-временной динамики особей в мерусах. Эта методика оказалась весьма продуктивной применительно к стрекозам (Заика, 1977) и особенно к саранчовым (Муравьева, 1978), причем у последних многие детали поведения легко уточняются в садках. В качестве примера подобных данных мы приводим этограммы полового поведения двух видов стрекоз и саранчовых (рис. 4).

Данные, которые могут быть получены совокупностью всех методов регистрации действий насекомых, позволяют проанализировать адапционную сущность поведения особей и популяционных групп, а также перейти к биоценологическим его аспектам.

II. Изучение результатов жизнедеятельности насекомых, весьма важное в биогеоценологическом аспекте,¹ существенно дополняет также аутоэкологические адаптационные характеристики в отношении: 1) уточнения мест длительной локализации насекомых по их экскрементам как следам, 2) выяснения трофических адаптаций, 3) установления поведенческих механизмов и организации семьи и популяции в гнездах и норах.

II. 1. Исследование экскрементов как следов оказалось применимым к саранчовым и чернотелкам, так как экскременты этих насекомых хорошо сохраняются в местах затаивания и отдыха.

Экскременты саранчовых обладают видоспецифичной формой и фактурой (Gangwere, 1962; Stebaev et al., 1968). Это позволяет с помощью

¹ Эти вопросы интенсивно исследуются в почвенной зоологии (Курчева, 1974; Мордкович, Тилли, 1978).

налобной лупы проводить микросъемку их распределения по микростадиям. Она легко осуществляется через проволочную сеточку (25×25 см) со стороной ячеей 5 см, по которой производится и съемка микростадий. Экскременты из каждой ячейки или ее четверти складываются в отдельный бумажный патрон (например папиросные гильзы). Так выясняется расположение микрофокус скопления экскрементов и как очагов участия насекомых в разложении и почвообразовании,¹ и как мест их наиболее длительного покоя, так как на основании хронометрирования известно, что дефекация связана с покоем. Сравнительное изучение расположения мест скопления экскрементов позволяет оценивать зональную и ландшафтную смену микростадий насекомыми (в понимании этого явления Бей-Биенко, 1966).

II. 2. Изучение состава экскрементов и пищи. Для саранчовых уже существует опыт анализа ботанического содержимого их зобов (Стебаев, Гукасян, 1963). Однако с равным успехом для той же цели оказалось возможным использовать и экскременты (Brusven et al., 1960; Стебаев, Гукасян, 1963; Launois-Luong, 1976), материалы по которым способны обеспечивать большую повторяемость. В основе этой возможности лежит слабая механическая и ферментативная переработка пищи саранчовыми (Uvarov, 1966).

В суточный период наиболее активного питания (он устанавливается при хронометрировании) насекомые отлавливаются в определенном биотопе и помещаются по видам в садки без пищи. Через несколько часов со дна садка собираются экскременты, хорошо сохраняющиеся в сухом виде для последующего анализа. Одновременно в том же биотопе в спирте фиксируются разные вегетативные части растений. Микроскопирование препаратов растений и экскрементов дает возможность определять ботанический состав последних с точностью до 5% их массы. Суммирование с учетом отклонений дает спектр встречаемости растений в экскрементах (спектр диеты). Определение разности этого спектра и спектра встречаемости растений на трансектах (см. выше) с учетом достоверности различий (критерий Фишера) дает спектр трофической избирательности. Такие спектры могут беспрепятственно сравниваться не только для разных видов, но и для разных биотопов. В частности, так выясняется смена избирательности питания от биотопа к биотопу.

Еще более точные данные могут быть получены при сопоставлении спектра диеты со спектрами встречаемости растений на индивидуальных траекториях. Кроме того, это позволяет вычленив в пищевой избирательности этологическую составляющую, связанную с выбором насекомыми направления движения внутри биотопа. Зная структуру растительной ассоциации и спектры трофической избирательности обитающих в ней видов насекомых, можно определить общий пресс фитофагов на разные части ассоциации и подойти таким образом к этолого-фитоценоотическим методам выявления селектирующего действия насекомых на травостой, которое может быть очень большим (Куркин, Стебаев, 1959; Campbell et al., 1974).

У муравьев, особенно имеющих дороги, весьма реально изучение их белковой диеты. Для этого целесообразно окружить муравейник барьером (например из текстолита) с отдельными воротцами. При этом сбор добычи через определенные промежутки времени производится пинцетом. Для непрерывного отбора добычи мы, кроме того, применяли модифицированные «ящики Шовена». Вход в эти ящики и выход из них были возможны только в одну сторону, причем выход — через узкую щель, в которую большая часть добычи, начиная с крупных цикад (*Cicadetta*), не проходила. В наших исследованиях трудность состояла в получении спектра встречаемости

¹ Доказано, что экскременты саранчовых (и чернотелок) являются микроочагами активности почвенной микрофлоры, а также продуцирования витаминов группы В (Стебаев, 1970б).

добычи в природе. Для этого необходимо применение усовершенствованных биоценометров и так называемых изоляторов (Ryszkowski, Karg, 1977), а также некоторых экспериментальных методов, которые изложены ниже.

Гамма методов изучения результатов деятельности может быть сильно расширена, в первую очередь за счет новых групп насекомых, а также с помощью разработки методов прямой количественной оценки изменения под влиянием фитофагов состава травостоя и взаимодействия между растениями. Как нам представляется, здесь есть перспектива построения единой системы методов в соответствии с принципами Пачоского (Paczoski, 1896, 1947; Пачоски, 1921, 1925), которую, пользуясь его терминологией, можно было бы назвать фитозоосоциологической.

II. 3. Изучение поведенческих реакций роющей деятельности и пространственной организации семьи. Здесь особенно важно проводить непрерывный учет (суточный и сезонный) почвенной массы, выбрасываемой из гнезд таких муравьев, как *Formica picea* Nyl., и из норок роющих жуков (Жигульская, 1966; Мордкович, 1973), что оказывается особенно эффективным в осушной зоне озер. Изучение строения гнезд подобных муравьев (например, *Cataglyphis aenescens* Nyl.) с помощью послойной раскопки и заливки ходов расплавленным свинцом, если оно проводится в разных видовых комплексах и биотопах, позволяет подойти к изучению поведенческих механизмов и факторов роющей деятельности, которая, как известно, очень эффективна в отношении почвообразования (Воронов, 1950). В связи с этим весьма перспективным представляется исследование еще слабо изученного взаимодействия муравьев и растений. Изучение строения гнезда позволяет, как было показано в наших исследованиях, выяснить роль муравейника как «организатора» пространственной структуры популяций почвенных микроартропод (в частности ногохвосток) и микроорганизмов. В рамках регистрационных методов здесь хорошо проявляется возможность перехода от аут- к синэкологическим аспектам исследования.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Предлагаемые в данном сообщении полевые регистрационные методы позволяют оценивать поведение насекомых на количественном уровне, сопоставимом с таковым биогеоценологических исследований. Количественный подход вызывает, к сожалению, неизбежное дискретирование поведения на акты, а арены жизни — на микростаии. Важно, что эти методы обеспечивают оценку поведенческих реакций одновременно как адаптации к среде и как формы воздействия на среду.

Рассмотренный ряд регистрационных полевых методов позволяет изучать поведение от популяционных групп в целом ландшафтном комплексе биотопов до отдельных особей внутри одного элементарного биотопа. Развитие методов требует усиления экспериментального элемента, что, однако, чревато увеличением условности обстановки.

ЛИТЕРАТУРА

- Бей-Биенко Г. Я. Смена местообитаний наземными организмами как биологический принцип. — Журн. общ. биол., 1966, 37, 1, с. 5—21.
- Беклемишев В. Н. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных животных. М., «Наука», 1964. 432 с.
- Викторов Г. А. Роль поведения в регуляции плотности популяции насекомых. — В кн.: Поведение насекомых как основа для разработки мер борьбы с вредителями сельского и лесного хозяйства. Киев. «Наукова думка», 1975, с. 26—33.
- Воронов А. Г. Влияние животных на почву и растительность степной зоны. Животный мир СССР, М.—Л., Изд. АН СССР, 1950, III, с. 527—570.
- Гиларов М. С. Экологические и этологические признаки в систематике и филогенетике насекомых. — Журн. общ. биол., 1974, 1, с. 13—33.
- Громова К. Н. Влияние плотности популяций на активность питания самцов колорадского жука *Leptinotarsa decemlineata* Say (Coleoptera, Chrysomelidae). —

- В кн.: Поведение насекомых как основа для разработки мер борьбы с вредителями сельского и лесного хозяйства. Киев, «Наукова думка», 1975, с. 39—42.
- Жигульская З. А. Муравьи *Formica rissa* Nyl. как фактор почвообразования на каштановых и солончаково-солонцовых почвах юго-восточного Забайкалья. — В кн.: Проблемы почвенной зоологии. М., «Наука», 1966, с. 54—55.
- Зайка В. В. Поведение стрекоз северной Кулунды в репродуктивный период. — В кн.: Этологические проблемы экологии насекомых Сибири. Новосибирск, Изд. Новосибир. гос. ун-в., 1977, с. 106—125.
- Зайка В. В., Воронова И. А. Поведение стрекоз в озерной степи Западной Сибири. — В кн.: Этологические проблемы экологии насекомых Сибири. Новосибирск, Изд. Новосибир. гос. ун-в., 1977, с. 82—105.
- Зайка В. В., Стебаев И. В., Резникова Ж. И. Опыт изучения поведения насекомых в связи с ярусной структурой биогеоценоза (*Odonata*, *Acridoidea*, *Formicidae*). — В кн.: Этология насекомых и клещей. Томск, Изд. Томск. гос. ун-в., 1977, с. 7—397.
- Зайцев А. И. Некоторые особенности поведения двух видов нестадных саранчовых (*Orthoptera*, *Acrididae*). — В кн.: Фауна и экология беспозвоночных, ч. 1. М., Изд. Моск. гос. педагог. инст. им. В. И. Ленина, 1976а, с. 140—157.
- Зайцев А. И. Дневная активность и особенности поведения саранчовых (*Orthoptera*, *Acrididae*) разных жизненных форм. — Автореф. канд. дис., М., 1976б. 14 с.
- Колесниченко М. В. Биохимические взаимодействия древесных растений. «Лесная промышленность», М., 1976. 150 с.
- Копанева Л. М. Внутривидовая изменчивость и особенности поведения при выборе пищи сибирской кобылки. — В кн.: Поведение насекомых как основа для разработки мер борьбы с вредителями сельского и лесного хозяйства. Киев, «Наукова думка», 1975, с. 66—73.
- Копанева Л. М., Калинин О. М., Васильев С. В., Колодяжный С. Ф. Методические подходы в изучении жизненных форм саранчовых на примере подсемейства *Oedipodinae* (*Acrididae*). — Зоол. журн., 1975, 54, 5, с. 701—704.
- Качмарек В. Методические основы исследования экосистем. — Материалы школы «Продуктивность экосистем и экологическая биоэнергетика». Варшава, Изд. РА, 1975, с. 1—14.
- Куркин К. А., Стебаев И. В. Вспышка массового размножения нестадных саранчовых в Барабе и ее влияние на луговую растительность. — Бюлл. МОИП, отд. биол., 1959, XIV, 1, с. 51—60.
- Курчева Г. Ф. Роль почвенных животных в разложении и гумификации растительных остатков. М., «Наука», 1971. 155 с.
- Мордкович В. Г. Зоологическая характеристика примитивных почв в осушенных зонах соленых озер юга Сибири. — Зоол. журн., 1973, 42, 9, с. 1321—1329.
- Мордкович В. Г., Тилли А. С. Степень и форма воздействия имаго жуков-чернотелок (*Coleoptera*, *Tenebrionidae*) на подстилку степных биогеоценозов. — В кн.: Проблемы почвенной зоологии. Минск, «Наука и техника», 1978, с. 159—160.
- Морозов Г. Ф. Учение о типах леса. М.; Л., Гослесбумиздат, 1949, 453 с.
- Муравьева В. М. Репродуктивное поведение и кубышки саранчовых разных жизненных форм горно-котловинных степей юго-восточного Алтая. — В кн.: Вопросы экологии (вид, популяция, сообщество). Новосибирск, Изд. Новосибир. гос. ун-в., 1978, с. 116—128.
- Никитина С. И. Сравнительная этологическая характеристика малой крестовички и белополосой кобылки (*Dociostaurus brevicollis* Ev., *Chorthippus albomarginatus* Deg.) на лугах западно-сибирской степи. — В кн.: Вопросы экологии (вид, популяция, сообщество). Новосибирск, Изд. Новосибир. гос. ун-в., 1978, с. 60—69.
- Осмоловский Г. Е. Поведение некоторых листогрызущих вредителей овощных культур и система сигнализации оптимальных сроков борьбы с ними. — В кн.: Поведение насекомых как основа для разработки мер борьбы с вредителями сельского и лесного хозяйства. Киев, «Наукова думка», 1975, с. 108—111.
- Пачоский И. К. Основы фитосоциологии. Студенческий комитет сельскохозяйственного техникума. Херсон, 1924. 260 с.
- Пачоский И. К. Наблюдения над целинным покровом в Аскании-Нова в 1923 году. Вісті Держ. степ. запов. «Чаплі», 1924, III.
- Пачоский И. К. Социальный принцип в растительном царстве. — Журн. русск. бот. общ., 1925. 25 с.
- Пачоский И. К. Наблюдения над растительным покровом степи Аскании-Нова в 1922 году. — Изв. гос. степ. запов. Аскания-Нова, 1928, 2.
- Райс Э. Аллелопатия. М., «Мир». 1978, 392 с.
- Резникова Ж. И. Механизмы территориального взаимодействия семей лугового муравья. — Зоол. журн., 1974, 53, 2, с. 212—223.
- Резникова Ж. И. Неантагонистические взаимоотношения муравьев, занимающих сходные экологические ниши. — Зоол. журн., 1975, 54, 7, с. 1020—1031.
- Резникова Ж. И. Ярусная структура многовидовых сообществ муравьев в центральной и южной частях ареала доминирующего вида. В сб.: Роль животных в функционировании экосистем. М., 1975, с. 178—182.

- Стебаев И. В., Соболев Н. Н., Лопаткин А. В. Анализ стацальной
верности и расселения популяционных групп саранчовых по микроландшафтам
с помощью полевого эксперимента (в связи с вопросом о микроландшафтной
ориентации насекомых и о пространственно-временной структуре популяций
на примере *Dociostaurus brevicollis* Ev. и *Chorthippus albomarginatus* De G. в ко-
лочной степи Западной Сибири. — В сб.: Вопросы экологии. Новосибирск,
Изд. Новосибир. гос. унив., 1978, с. 70—115.
- Стебаева С. К., Андреева И. С., Резникова Ж. И. Население микро-
организмов и ногохвосток (*Collembola*) в гнездах лугового муравья. — В кн.:
Этологические проблемы экологии насекомых Сибири. Новосибирск, Изд.
Новосибир. гос. унив., 1977, с. 7—38.
- Стебаева С. К., Сухова Т. И., Щербаков Д. Ю. Отношение ного-
хвосток (*Collembola*) различных жизненных форм к градиенту температур. —
Зоол. журн., 1977, 56, 7, с. 1021—1029.
- Сукачев В. Н. Новые данные по экспериментальному изучению взаимоотношений
растений. — Бюлл. МОИП, отд. биол., 1959, 64, 4, с. 35—46.
- Сукачев В. Н. Из истории возникновения и развития советской фитоценологии.
Анналы биологии. — Изд. МОИП, 1960, 1, с. 111—123.
- Сукачев В. Н. Экспериментальная фитоценология и ее отношение к эксперимен-
тальной биогеоценологии. — Тез. докл. научной конф. по вопросам экспер.
геоботаники. Казань, Изд. Каз. унив., 1962, с. 3—4.
- Тинберген Н. Осы, птицы, люди. М., «Мир», 1970. 333 с.
- Фабр Ж. А. Инстинкт и нравы насекомых. 2-е изд., I, II. СПб., Изд. А. Ф. Маркса,
1906. 1197 с.
- Флинт В. Е. Пространственная структура популяций мелких млекопитающих.
М., «Наука», 1977, 182 с.
- Campbell J. B., Arnett W. M., Lambley J. L., Jantz O. K.,
Knutson H. Grasshoppers (Acrididae) of the Fluit Hills Native Tallgrass
Prairie in Kansas. — Agricultural experiment station. Kansas state university,
1974. 144p.
- Gangwere S. K. A study of the feculae of Orthoptera, their specificity and the role
which the insects' mouthparts, alimentary canal, and food habits play in their
formation. — Eos, 1962, 38, 2, p. 247—262.
- Launois-Luong H. L'alimentation du criquet migrateur *Locusta migratoria capito*
(Sauss.) en phase solitaire à Madagascar: règimes et effets. Thèse doct. sci. natur.
Univ. Paris-Sud, 1975, 1. 202p.
- Paczoski. Życie gromady roślin. — Wszechświat, 1896, XVI, 26—28.
- Paczoski. Bioindukcja w państwie roślinnym. — Prace Komisji matematyczno-
przyrodniczej. Pozn. Tow. Przyjaciół Nauk, 1947, ser. B, X, 1.

Новосибирский
государственный университет.