

М. Брайен

Общественные насекомые

Экология и поведение

**Москва
«Книга по Требованию»**

УДК 57
ББК 28
М11

М11 **М. Брайен**
Общественные насекомые: Экология и поведение / М. Брайен – М.: Книга по Требованию, 2024. – 398 с.

ISBN 978-5-458-46591-5

В книге известного английского ученого изложены основные вопросы, связанные с обеспечением сообществ насекомых пищей, с гнездостроением, поддержанием микроклимата, процессами роста и созревания общины. Особое внимание уделено вопросам экологии различных общественных насекомых, в том числе сравнительной экологии видов в различных зональных ландшафтах.

ISBN 978-5-458-46591-5

© Издание на русском языке, оформление
«YOYO Media», 2024
© Издание на русском языке, оцифровка,
«Книга по Требованию», 2024

Эта книга является репринтом оригинала, который мы создали специально для Вас, используя запатентованные технологии производства репринтных книг и печати по требованию.

Сначала мы отсканировали каждую страницу оригинала этой редкой книги на профессиональном оборудовании. Затем с помощью специально разработанных программ мы произвели очистку изображения от пятен, клякс, перегибов и попытались отбелить и выровнять каждую страницу книги. К сожалению, некоторые страницы нельзя вернуть в изначальное состояние, и если их было трудно читать в оригинале, то даже при цифровой реставрации их невозможно улучшить.

Разумеется, автоматизированная программная обработка репринтных книг – не самое лучшее решение для восстановления текста в его первоизданном виде, однако, наша цель – вернуть читателю точную копию книги, которой может быть несколько веков.

Поэтому мы предупреждаем о возможных погрешностях восстановленного репринтного издания. В издании могут отсутствовать одна или несколько страниц текста, могут встретиться невыводимые пятна и кляксы, надписи на полях или подчеркивания в тексте, нечитаемые фрагменты текста или загибы страниц. Покупать или не покупать подобные издания – решать Вам, мы же делаем все возможное, чтобы редкие и ценные книги, еще недавно утраченные и несправедливо забытые, вновь стали доступными для всех читателей.

поедают значительное число похищенных куколок, представляется необоснованным. Это происходит либо в случае ошибочного нападения паразита на гнезда тех видов муравьев, которые не могут быть использованы в качестве „рабов“, либо при лабораторных опытах, когда неправильное кормление может привести к поеданию не только чужого, но и своего расплода.

К сожалению, автор, как и большинство других западных ученых, мало знаком с советской литературой, хотя исследования в этой области, касающиеся главным образом муравьев, весьма интенсивно ведутся в нашей стране. За последние 20 лет было опубликовано несколько сотен статей и 5 монографий, посвященных экологии и биологии общественных насекомых (см. приводимый ниже список дополнительной литературы). Хотя в книге и упомянуты работы всех ведущих советских мирмекологов, однако их данные в книге почти не отражены.

В первую очередь это касается вопросов биологии рыжих лесных муравьев (группа *Formica rufa*), в частности проблемы терморегуляции в гнездах. Эти муравьи составляют главный объект изучения наших мирмекологов. Цитируемая в книге работа Brandt хотя и была опубликована в 1980 г., лишь повторяет, причем на более низком уровне, исследования, проведенные Э. К. Гринфельдом в 30-х годах, а гипотеза Coenen-Straas et al. (1980) противоречит экспериментальным данным, полученным А. Мартином и мною в 70-х годах (Длусский, 1980). На самом деле поддержание высокой постоянной температуры в зоне выведения расплода происходит не за счет разложения материала гнезда, а за счет тепла, выделяемого муравьями при быстром расщеплении сахара.

Наибольших успехов советские исследователи достигли в изучении сложных форм обучения общественных насекомых (Лопатина, 1971; Мазохин-Поршняков, 1974; Длусский, 1981б; Резникова, 1983) и поведенческой структуры одновидовых сообществ муравьев (Захаров, 1972, 1980, 1981, 1984). Если первая область исследований лишь косвенно связана с основными проблемами, обсуждаемыми в книге, то вторая имеет к ним самое прямое отношение. Характер структуры поселения определяет способ использования кормового участка и в конечном счете — характер взаимодействия данного вида с другими элементами экосистемы.

При переводе этой книги мы столкнулись с рядом трудностей терминологического характера. Во-первых, стремясь, видимо, к большей простоте изложения, автор не всегда строго придерживается даже терминологии, принятой в англоязычной литературе, заменяя порой термины образными выражениями.

Мы старались придерживаться стиля автора, но это удавалось не всегда. Во-вторых, в ряде случаев в советской литературе существует более детальная терминология. Но, используя отечественную терминологию в полном объеме, мы фактически приписали бы автору точку зрения, которая у него отсутствует. Поэтому было выбрано компромиссное решение. Хотя автор не различает выделяемых в нашей литературе уровней структурной организации поселений муравьев, английский термин „colony“ в большинстве случаев соответствует русскому „семья“; так он и переводился. Автор не делает различий между колониями и поликалическими семьями, называя и то и другое „polycalic colony“. В тех случаях, когда из текста было очевидно, что имеется в виду колония (система семей, которые связывает обмен расплодом, самками и молодыми особями, например у рыжих лесных муравьев), мы переводили это словосочетание как „колония“; во всех остальных случаях – как „поликалическая семья“ (т. е. семья, занимающая несколько гнезд). Автор не делает различий между понятиями „кормовой участок“ и „территория“, называя и то и другое „territory“. Поскольку из текста далеко не всегда ясно, что имеется в виду, обычно этот термин переводился как „кормовой участок“, и лишь в тех случаях, когда автор писал „protected territory“, мы переводили это как „охраняемая территория“. Любые постоянные дороги автор называет „tracks“, а временные дороги и пахучие следы одиночных фуражиров – „trails“. Соответственно „track“ переводилось как „дорога“, а „trail“ либо как „тропа“, либо, если речь шла о следе, оставляемом одиночными фуражирами или небольшими группами, – как „пахучий след“. Английский термин „population“ в зависимости от контекста переводился как „население“ (colony population – население гнезда), „совокупность“ (worker population – совокупность рабочих особей) и лишь в тех случаях, когда речь явно шла о большой группе семей, населяющих определенную территорию, – как „популяция“. Для обозначения каст общественных перепончатокрылых в англоязычной литературе используется более детальная терминология, чем в русской. Применяются термины „females“ (самки по полу, т. е. собственно самки и рабочие особи), „gynes“ (самки, способные к репродукции) и „queens“ (оплодотворенные самки). В русской литературе о муравьях используются только термины „рабочая особь“ (английское worker или neuter), „самка“ и „самец“ (английское male), а в литературе о пчелах – соответственно „рабочая пчела“ („работница“), „матка“ и „трутень“. По ряду соображений мы не хотели менять принятой в нашей литературе терминологии и поэтому термин „female“ обычно переводился как „женская особь“, а „gyne“ и „queen“ как „самка“ для муравьев и

термитов или „матка“ для пчел и ос. В случае необходимости добавлялись соответствующие определения:

„самка-основательница“, „оплодотворенная самка“ и т. д.

В заключение хотелось бы отметить, что книга М. Брайена рассчитана на подготовленного читателя, знакомого с биологией общественных насекомых хотя бы на уровне серьезной научно-популярной литературы. В качестве такой литературы можно порекомендовать книгу А. А. Захарова „Муравей, семья, колония“ и книги И. А. Халифмана об общественных насекомых.

В целом книга М. Брайена безусловно представляет важный шаг в изучении общественных насекомых. Мы надеемся, что собранный в ней обширный фактический материал, четкое выделение неясных и нерешенных проблем, множество новых, хотя и не всегда бесспорных идей привлекут внимание советских читателей. Не вызывает сомнений, что эта книга будет способствовать дальнейшему развитию экологии общественных насекомых в нашей стране и окажется полезной многим зоологам и экологам.

Г. М. Длусский

Список дополнительной литературы

Длусский Г. М. Муравьи рода *Formica*.—М.: Наука, 1967.

Длусский Г. М. Температурный режим в гнездах некоторых видов и пути эволюции терморегуляции у муравьев рода *Formica*. В кн.: Физиологическая и популяционная экология животных. Изд. Саратовского университета, 1980, с. 13–36.

Длусский Г. М. Муравьи пустынь.—М.: Наука, 1981.

Длусский Г. М. Принципы коммуникации у муравьев. В кн.: Чтения памяти Н. А. Холодковского.—Л.: Наука, 1981, с. 34–58.

Жужиков Д. А. Термиты СССР.—М.: изд. МГУ, 1978.

Захаров А. А. Внутривидовые отношения у муравьев.—М.: Наука, 1972.

Захаров А. А. Муравей, семья, колония.—М.: Наука, 1978.

Захаров А. А. Экология муравьев. В кн.: Итоги науки и техники. Зоология беспозвоночных.—М.: ВИНТИ, 1980, т. 7, с. 132–202.

Захаров А. А. Поведенческая организация семьи у муравьев. В кн.: Чтения памяти Н. А. Холодковского.—Л.: Наука, 1981, с. 34–58.

Захаров А. А. Специфика организации сообществ у социальных перепончатокрылых. В кн.: Системные принципы и этологические подходы в изучении популяций. Пущино, 1984, с. 91–107.

Лопатина Н. Г. Сигнальная деятельность в семье медоносной пчелы.—Л.: Наука, 1971.

Мазохин-Поршняков Г. А. Проблема опознания образов и зрительное поведение насекомых. В кн.: Чтения памяти Н. А. Холодковского.—Л.: Наука, 1974, с. 3–17.

Мариковский П. И. Муравьи пустынь Семиречья.—Алма-Ата.: Наука, 1979.

Резникова Ж. И. Межвидовые отношения муравьев.—Новосибирск.: Наука, 1983.

Предисловие

Эта книга – руководство по экологии общественных насекомых. Она предназначена для экологов и энтомологов, а также для студентов и тех, кто только приступает к изучению общественных насекомых; однако даже опытному исследователю может оказаться интересным сравнение различных групп этих своеобразных организмов.

Автор старался избегать специальной терминологии, пользуясь, насколько это возможно без ущерба для точности, общепонятным языком, однако без научных названий обойтись нельзя. Читатели постепенно привыкнут к этим названиям (хотя они не всегда смогут представить себе стоящее за каждым из них насекомое) и поймут, что из всей массы существующих видов до сих пор изучены лишь очень немногие! Ссылки на оригинальные работы тоже необходимы: они дадут возможность углубиться в обширнейшую научную литературу, которая с каждым месяцем увеличивается. В тех случаях, когда я цитирую какого-нибудь автора, ссылаясь на работу другого автора, это означает, что я не читал оригинальной работы и ответственность за точность изложенных данных несет этот второй автор.

Создавать эту книгу мне помогали многие – и головой, и руками. Я благодарю всех своих коллег, бывших и нынешних, за их терпеливую, хотя и критическую поддержку. Особенно приятно мне выразить признательность E. J. M. Evesham за выполнение схематических рисунков; J. Free, D. J. Stradling и J. P. E. C. Darlington – за предоставление фотографий; D. Y. Brian и R. A. Weller – за тщательную литературную обработку текста; G. Frith и R. M. Jones – за проверку библиографии.

Введение

Термин „экология“ используется в этой книге в широком смысле, включающем также популяционную генетику, рост, развитие и дифференцировку популяций, поведение животных и их общение друг с другом, взаимоотношения внутри вида и между видами и структуру сообществ. Термин „общественные насекомые“ используется в узком смысле – для обозначения только настоящих общественных форм, т. е. тех, у которых один или оба пола делятся на касты. Это означает, что здесь будут рассматриваться только термиты и осообразные, к которым я отношу также муравьев и пчел; общественных жуков, клопов, бабочек и пауков я, к сожалению, вынужден исключить. Для насекомых, при всем изяществе их строения, характерны малая величина отдельных особей; они никогда не достигают таких размеров, как некоторые моллюски и позвоночные, в особенности динозавры и млекопитающие. Этому есть веские физиологические причины. В качестве компенсации насекомые скооперировались и образовали организованные группы индивидуумов, превратившиеся в процессе эволюции в сообщества (семьи), которые интегрированы в столь высокой степени, что это уже, в сущности, новые индивидуумы – сверхорганизмы. Успех, достигнутый общественными насекомыми, не вызывает сомнений. В настоящее время они распространены по всей суше и достигают высокой экологической активности. Термиты (или равнокрылые, Isoptera), будучи довольно примитивными насекомыми, образуют огромные и высокодифференцированные

сообщества. Они – главные преобразователи веществ в почве от тропиков до зоны пустынь; они разрыхляют и перемешивают почву и с помощью бактерий, простейших и грибов разрушают волокна целлюлозы, возвращая их компоненты в общий круговорот веществ. Муравьи, пчелы и осы (перепончатокрылые, Hymenoptera) произошли в процессе эволюции от более высокоорганизованных насекомых с более тонкой структурой и более развитыми органами чувств, не боящихся света и способных использовать его и распространенных ныне от экватора до полярных областей. Они тоже начинали как „мусорщики“ и охотники, но в дальнейшем вступили в множество разнообразных мутуалистических взаимоотношений с растениями и с другими насекомыми, выступая в роли хищников, „мусорщиков“, потребителей пади, опылителей и переносчиков семян. Их сообщества могут быть крошечными или огромными, подвижными или стационарными, высокоинтегрированными и с сильно развитым обменом информацией. И тем не менее насекомые, не образующие семей, продолжают существовать в экологических нишах между семьями общественных насекомых или даже вступают с ними в ассоциации, так что вновь и вновь встает вопрос: почему возник общественный образ жизни и почему он до сих пор достиг полного развития только у термитов и в группе жалящих перепончатокрылых? Почему не у ложноскорпионов, пауков, клопов, жуков или бабочек, которые все в довольно значительной степени

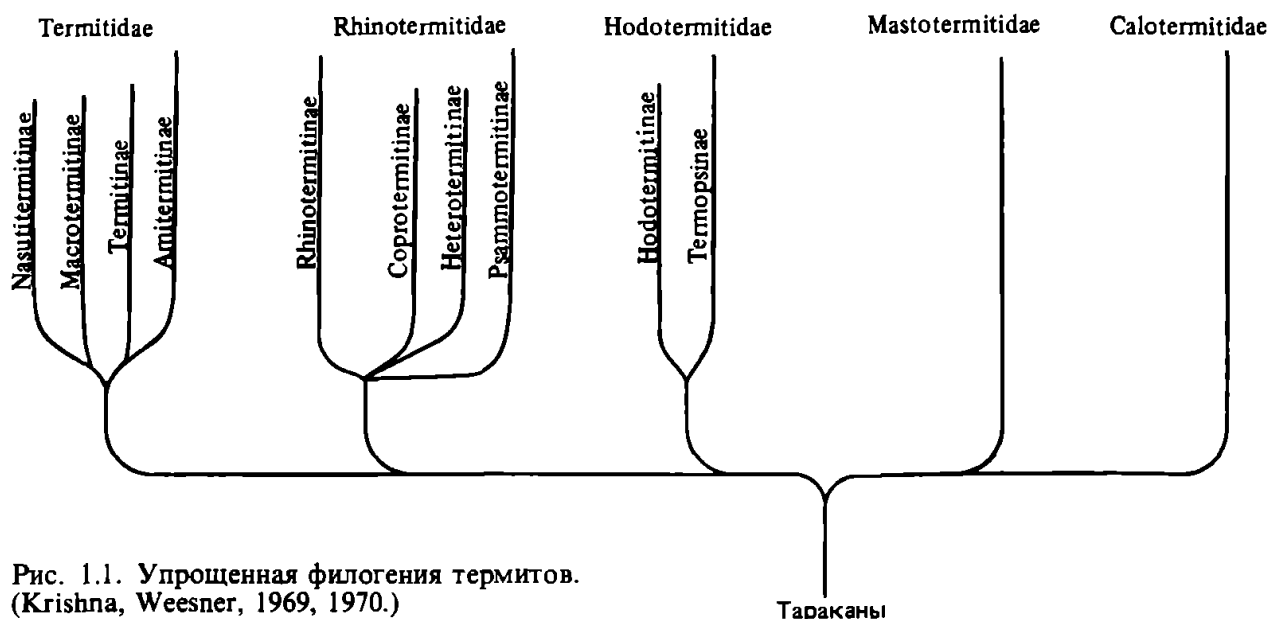


Рис. 1.1. Упрощенная филогения термитов.
(Krishna, Weesner, 1969, 1970.)

проявляют заботу о потомстве, но опекают его не так долго и не так тщательно? Казалось бы, остается еще немало простора для развития новых общественных форм.

Термиты происходят от тараканоподобных насекомых, относившихся к Eкоpterygota. У всех у них имеются нитевидные усики и грызущие мандибулы (жвалы); к груди прикреплены две пары больших крыльев со сложным жилкованием, при помощи которых термиты совершают неуклюжий и медленный полет при расселении. Грудь незаметно переходит в трубчатое брюшко. Термиты образуют пары на всю жизнь. Вылупляющиеся из яиц личинки имеют вид взрослых особей в миниатюре, отличаясь от них лишь отсутствием крыльев и репродуктивной системы. Рост сопровождается линьками; к концу роста из наружных зачатков развиваются крылья и половые органы. Ювенильные особи выполняют разные работы в гнезде; у эволюционно наиболее продвинутых семейств покровы личинок отвердевают, а окраска темнеет, и они могут выходить из гнезда, но за

это им приходится расплачиваться перманентной стерильностью. Все термиты диплоидны, пол у них определяется хромосомами X и Y, общественный образ жизни и полиморфизм характерны для обоих полов, хотя у высших термитов генетический пол определяет, к какой касте будет принадлежать данная особь. Термиты делятся на пять семейств, состоящих исключительно из общественных видов (рис. 1.1). Самое примитивное семейство Mastotermitidae, наиболее сходное с тараканами, в эоцене было распространено по всему земному шару, однако ныне представлено лишь одним видом *Mastotermes darwiniensis*, обитающим в Австралии.

К отличительным признакам этого семейства относятся пятичлениковая лапка, наличие на задних крыльях анальной лопасти и наличие яйцевой капсулы. Другое притимивное, но широко распространенное семейство – Calotermitidae (суходревесные термиты); эти насекомые выгрызают ходы в бревнах, лежащих на земле под открытым небом. Семейство

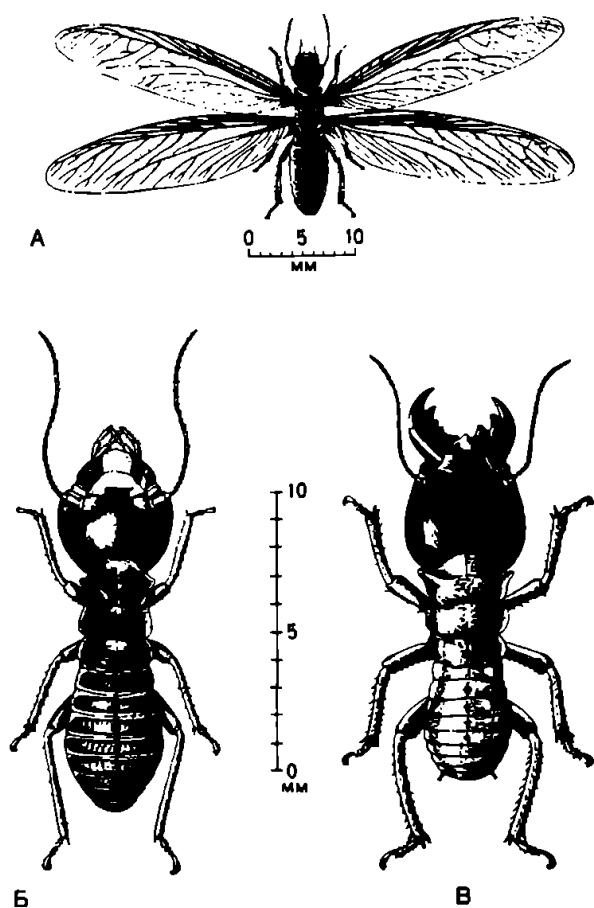


Рис. 1.2. Термит-жнец *Hodotermes mossambicus*. А. Крылатая репродуктивная особь. Б. Рабочая особь. В. Солдат. (Haggis, 1961.)

Nodotermitidae, ископаемые представители которого известны из среднемеловых отложений Лабрадора, сохраняет ряд примитивных признаков. Оно делится на два подсемейства: *Termopsinae* – обитатели гниющей сырой древесины (влажнодревесные термиты), и *Nodotermitinae* (термиты-жнецы), которые срезают траву и запасают ее в своих гнездах (рис. 1.2). Следующее семейство, *Rhinotermitidae*, получило свое название в связи с наличием у этой группы „носатых“ солдат с выростом на голове, через который они выбрасывают на противника струю отпугивающей жидкости. К самому высокоорганизованному семейству

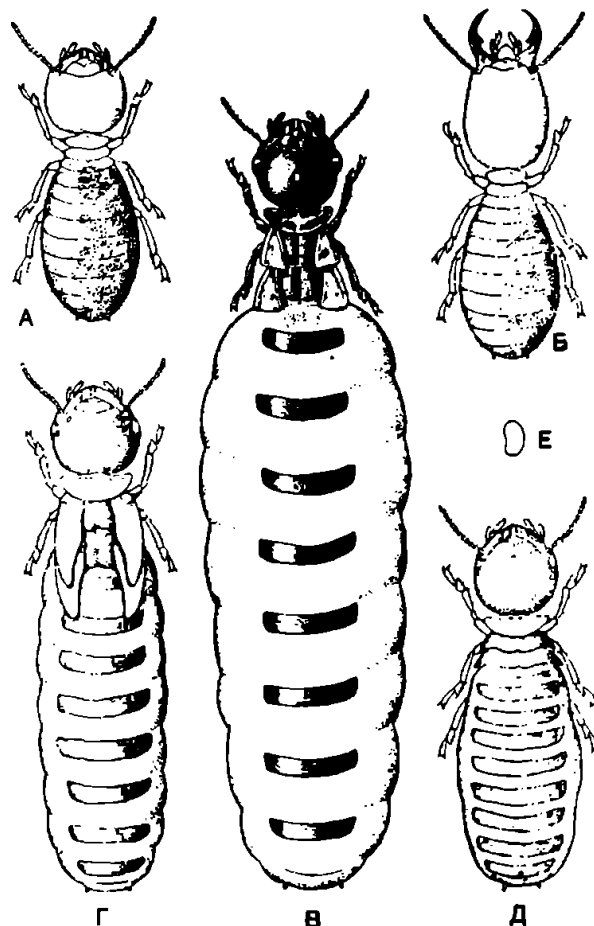


Рис. 1.3. Разные формы термита *Amitermes hastatus* (*Amitermitinae*). А. Рабочая особь. Б. Солдат. В–Д. Три типа репродуктивных самок: бескрылая нормальная (В), неотеническая, образовавшаяся из нимфы (Г), и неотеническая, образовавшаяся из личинки (Д). Е. Яйцо, изображенное в том же масштабе. Длина тела рабочей особи 5 мм. (Skaife, 1954.)

Termitidae относится множество видов, у которых бесполое особи имеют пигментированные и склеротизированные покровы. Наиболее примитивное подсемейство – *Amitermitinae* (рис. 1.3). *Termitinae*, происходящие из Эфиопской области, примечательны тем, что у их солдат имеются мощные защелкивающиеся мандибулы; *Macrotermitinae* разводят грибы в специальных грибных камерах, а у *Nasutitermitinae* солдаты выбрызгивают

струи ядовитого и клейкого вещества. Дальнейшие подробности о биологии термитов можно найти у Krishna, Weesner (1970) и Hegmann (1979–1982). В настоящее время повсюду, кроме областей с недостаточно теплым климатом, термиты – главная группа животных, разрушающих растительные остатки. Они проникли глубоко в почву и поднялись до верхушек деревьев. Они отыскивают любые остатки целлюлозы везде, где только можно, и переносят их в запечатанные холмики с постоянными условиями температуры и влажности, где целлюлоза разлагается с выделением энергии. Вуд и Сэндс (Wood, Sands, 1978) представили роль термитов в экосистемах в виде схемы, приведенной на рис. 1.4.

Пока у термитов в меловое или домеловое время начиналось развитие общественного образа жизни, у других насекомых – жуков, мух и жалящих Hymenoptera – в процессе их эволюции возникли более пластичные одиночные формы с хорошо развитыми органами чувств и более энергичным и маневренным полетом. Отряд Hymenoptera все еще в значительной мере состоит из одиночных видов, очень искусно откладывающих свои яйца в ткани растений или беспозвоночных (или на поверхность их тела), а также форм, которые роют или строят ячейки, помещают в них мелких животных или пыльцу и откладывают в каждую из них яйцо, оставляя его на произвол судьбы. Самка достигает поразительно высокого искусства в том, чтобы откладывать свои яйца в защищенную естественную или специально созданную питательную среду (одиночные осы и пчелы).

В отличие от этого самцы специально приспособлены к тому, чтобы находить самок и спариваться с ними. Так как самка может запастись спермой в количестве, которого ей хватает на всю

жизнь, самец после копуляции гибнет. Самцы гаплоидны и развиваются партеногенетически из неоплодотворенных яиц, а самки диплоидны и обычно получают из оплодотворенных яиц. Произойдет ли оплодотворение или нет, откроется ли семеприемник или останется закрытым, – это зависит от условий среды и от состояния данной самки, которая таким образом способна регулировать пол потомства как у паразитических, так и у общественных Hymenoptera.

„Искусство“ откладки яиц обусловлено большой подвижностью сочленений между частями тела самки, чрезвычайно точными двигательными реакциями и компактной центральной нервной системой, получающей сигналы от весьма совершенных органов чувств. Членистые усики, кончики которых могут сводиться вместе, обследуют пространство; ротовые части (у пчел) вытянуты в сосущую трубочку; „шея“ способна изгибаться; передние и задние крылья скреплены при помощи крючков и действуют в унисон; на ногах имеются гребни для чистки усиков и лапок и корзиночки для пыльцы (у пчел); передние сегменты брюшка сужены, образуя как бы „талию“, и насекомое может, подгибая брюшко между ногами, дотянуть его до рта. Кольца сегментов парализующего яйцеклада телескопически втягиваются, и насекомое использует его для защиты, вводя с его помощью яд врагу. Яйца просто выталкиваются из полового отверстия и подхватываются челюстями. Искусство самок, в дополнение к их способности регулировать пол потомства, дает им возможность создавать однополые сообщества.

Различают три группы общественных Hymenoptera. Это, во-первых, Sphecoidea – группа роющих ос, которые охотятся за определенной жертвой, жалят

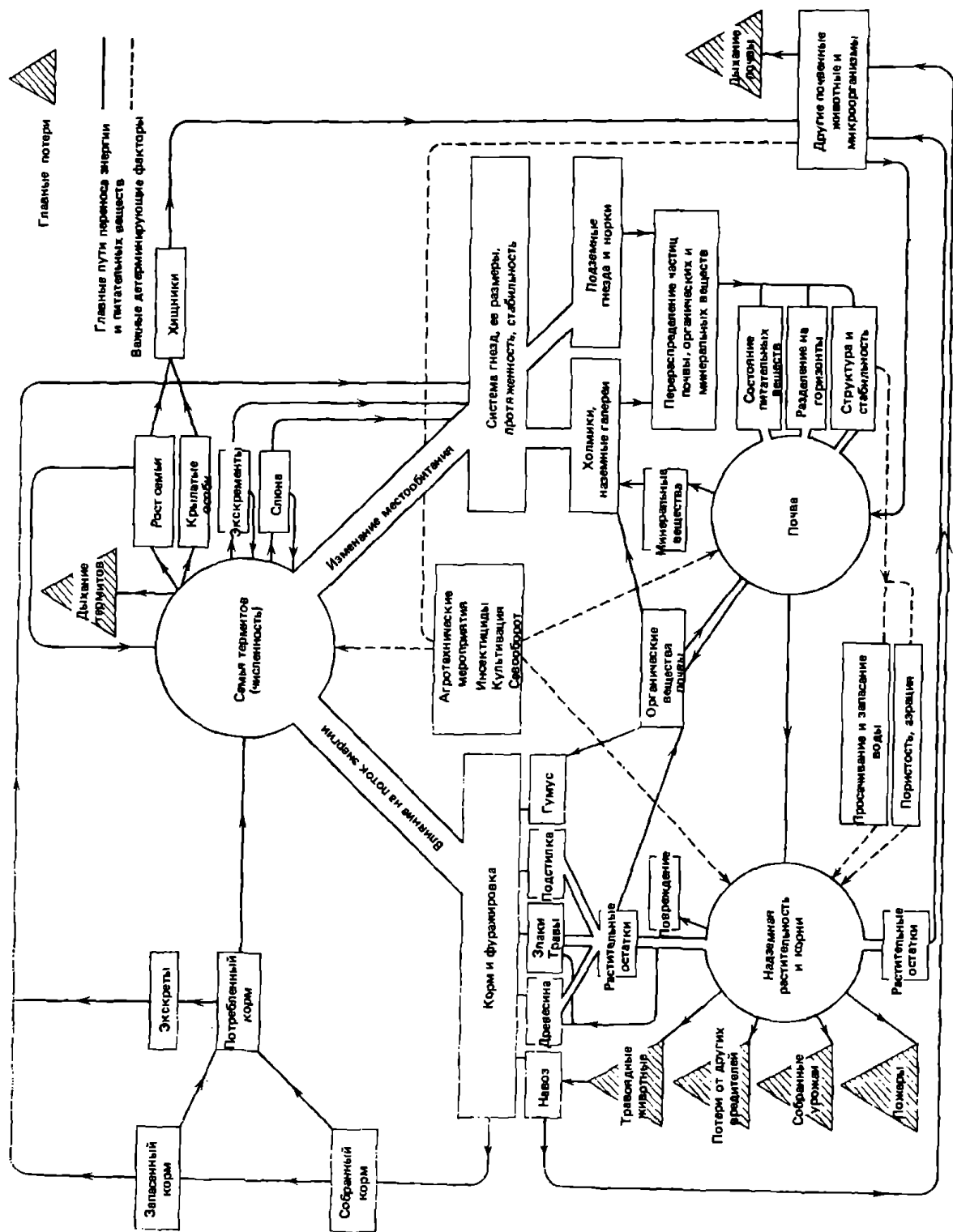


Рис. 1.4. Роль термитов в экосистемах. Схематически показаны все воздействия термитов, связанные с постройкой гнезда и переработкой пищи. (Wood, Sands, 1978.)

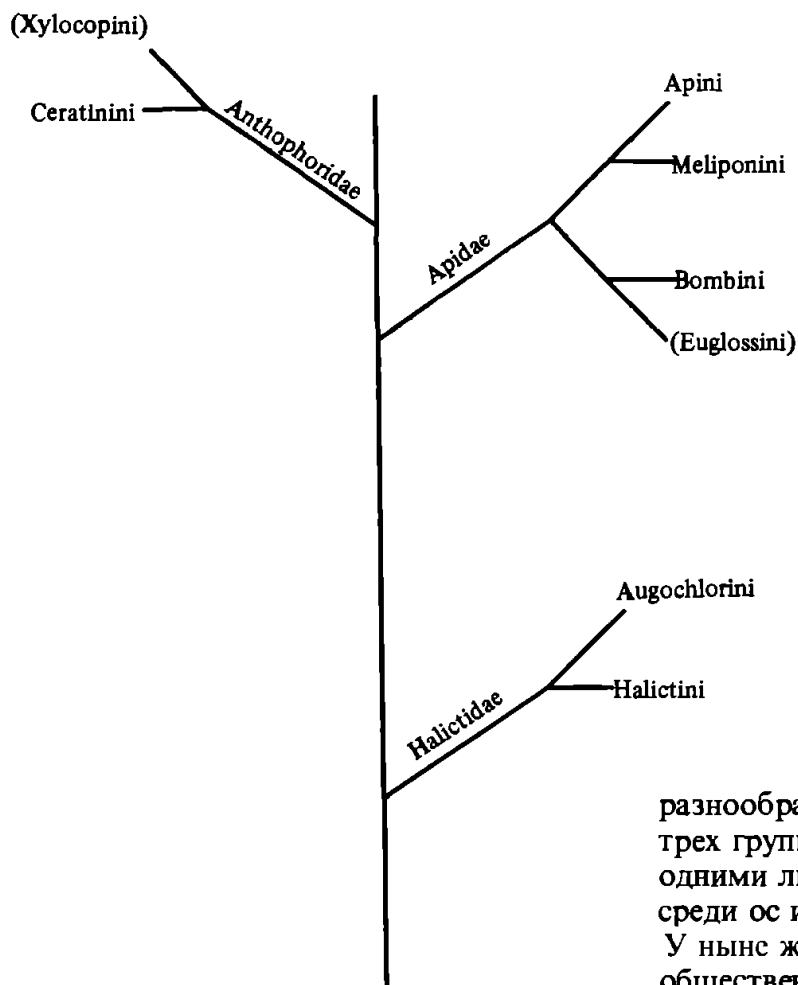


Рис. 1.5. Филогения общественных пчел. Указаны только те трибы, в которых есть общественные виды; родственные трибы, в которых нет общественных видов, взяты в скобки. (Michener, 1974.)

ее и утаскивают в свои подземные норки; наивысшие представители этой группы – покрытые волосками пчелы, питающиеся пыльцой (Apoidea). Во-вторых, Vespoidea – насекомые с более прочной грудью, переносящие жертву в ячейки, которые часто находятся над землей и у эволюционно наиболее продвинутой группы (сем. Vespidae) построены из картона. В-третьих, Formicoidea (одно семейство – Formicidae), происходящие от эктопаразитических ос группы Tiphioidea, представители которой находят в земле личинок насекомых, парализуют их и откладывают на них яйца; в процессе эволюции от этих ос произошли

разнообразные муравьи. Из названных трех групп только муравьи представлены одними лишь общественными видами, а среди ос и пчел много одиночных видов. У ныне живущих пчел (Apoidea) общественный образ жизни характерен для трех семейств. В семействе Halictidae (рис. 1.5) имеется широкий диапазон различных уровней общественной организации вплоть до настоящих сообществ; большинство видов роет подземные гнезда и строит ячейки, помещая в них комочки пыльцы. В семействе Anthophoridae, которое тоже в основном представлено одиночными формами, есть одна триба (Ceratinini) общественных пчел; они, что необычно для пчел, строят гнезда без ячеек в полостях растений. Большинство Apidae – общественные насекомые. К ним относятся важные опылители Bombinae (шмели) и Apinae, среди которых есть одна триба (Meliponini) безжалых пчел, обитающих в тропиках,