

УДК 595.796

**ПОВЕДЕНИЕ
CAMPONOTUS JAPONICUS ATERRIMUS EM.
(HYMENOPTERA, FORMICIDAE)
НА КОРМОВОМ УЧАСТКЕ**

Ж. И. Резникова

Camponotus japonicus aterrimus Em. принадлежит к числу практически неизученных видов в мирмекофауне СССР. В то же время этот вид широко распространен в долинных ландшафтах сухих степей Казахстана и Тувы, является доминирующим в многовидовых сообществах муравьев и играет существенную роль в биоценозах. Кроме того, этот вид представляется нам удобным объектом для изучения экологии и особенностей поведения крупных муравьев-некрофагов. Цель нашей работы — выявление характера использования кормового участка, закономерностей фуражировочной активности и способов организации групповой фуражировки у *C. japonicus aterrimus*.

Исследования проводились в июне—августе 1978 г. в сухих полынно-кустарничковых степях Тувы (юго-западный склон хребта Танну-Ола, окрестности с. Самагалтай).

Методы исследования

Численность семей определялась путем послойной раскопки гнезд. В течение сезона в 6 повторностях определялась интенсивность движения муравьев по фуражировочным дорогам и подсчитывалось количество приносимой ими добычи. Учеты велись во время периодов фуражировочной активности муравьев, по 30 мин, с 15-минутными перерывами. Наблюдения проводились одновременно за тремя гнездами. Распределение фуражиров на кормовом участке выявлялось с помощью учетов динамической плотности особей на полигоне площадью 900 м², разбитом на квадраты со стороной 0,5 м. Измерения проводились несколькими наблюдателями одновременно, с экспозицией 2 мин в каждом квадрате. Предварительно было помечено по 300—500 особей в каждом гнезде. Мечение проводилось цветными нитролаками, различными групповыми метками для разных гнезд. Поведение муравьев при обнаружении пищи исследовалось с помощью приманок с сахарным сиропом, помещаемых на разном расстоянии от гнезда. Индивидуальное поведение муравьев изучалось путем хронометрирования их поведения на кормовом участке; при этом на плане полигона вычерчивалась подробная траектория движения муравьев. Всего наблюдалось 60 рейдов разных особей.

Результаты и их обсуждение

Как показали маршрутные учеты, гнезда *C. japonicus aterrimus* приурочены к надпойменным террасам горных рек. На подгорных равнинах и горных склонах этот вид мы не обнаружили. Численность составляла 3—4 семьи на 1 га. В большинстве случаев семьи поликалические и включают 2—4 подземных гнезда, которые находятся на расстоянии до 10 м одно от другого и связаны обменными дорогами

на поверхности почвы. Раскопки гнезд показали, что они имеют секционную структуру и сходны с гнездами пустынного *Camponotus xerxes* For. (Длусский, 1974). Каждое гнездо состоит из 1—3 секций, включающих 2—3 подземных ствола глубиной до 1,2 м. Население каждой секции составляет 600—1000 особей. Обследованные нами 4 семьи оказались моногинными. Расплод вследствие обменов распределяется в разных гнездах.

Характер использования кормового участка и фуражировочная активность

Кормовой участок *C. japonicus aterrimus* имеет площадь около 800 м². Фуражировочные дороги заглублены в почву на 1—1,5 см. Они ведут к кустам караганы с колониями цикадок или спускаются в пойму, к деревьям (черемуха, тополь) с колониями тлей. В средней зоне кормового участка располагаются немногочисленные колонии тлей и цикадок в корнях растений (кормовые пещерки).

Учеты распределения предварительно помеченных муравьев показали, что участки, используемые каждым гнездом одной

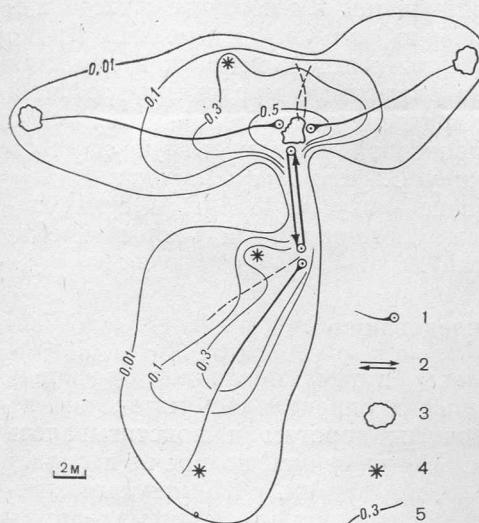


Рис. 1. Кормовой участок поликалической семьи *Camponotus japonicus aterrimus*:
1 — вход в секцию и фуражировочные дороги; 2 — обменная дорога; 3 — деревья и кусты с колониями тлей; 4 — кормовые пещерки; 5 — изолинии динамической плотности особей на участке (особь/дм²/мин); пунктир — границы кормовых участков секций

поликалической семьи, не перекрываются. Если гнезда состоят из нескольких секций, то участки, посещаемые муравьями каждой секции, также разграничены (рис. 1). Такая структура кормового участка описана А. А. Захаровым (1976) для *Tetramorium schneideri* Em. и, вероятно, типична для видов с секционными гнездами.

Как показали наблюдения за индивидуальным поведением активных фуражиров, они действуют не на всем кормовом участке, а главным образом на расстоянии до 10 м от гнезда и обычно пользуются дорогой только для транспортировки пищи в гнездо. Поэтому в периферийной зоне пространство между дорогами, ведущими к колониям тлей, почти не посещается муравьями. Характер поведения активных фуражиров связан с некрофагией: они двигаются «челноком», охватывая довольно широкий сектор территории, и подбирают трофеи насекомых или ловят мелкую добычу (слоников, травяных клопов, цикадок и т. п.). Для ориентировки муравьи часто забираются на высокие предметы — камни, стебли. На один рейд у активного фуражира уходит 10—40 мин. Трофобионты пользуются дорогой и по пути к колониям тлей, и при возвращении. На каждый рейд у них уходит около 2 ч. Периоды фуражировочной активности у *C. japonicus aterrimus* короткие, не более 7 ч в 1 сут. Максимум активности приходится на ранние утренние (6—9 в июне—июле и 8—10 в августе) и вечерние

(18—20) часы. Среднемаксимальная интенсивность движения фуражиров на дорогах — 50 экз. за 10 мин. Средний сырой вес приносимой в гнездо добычи составляет $2,8 \pm 0,2$ мг, что в 4,5 раза меньше среднего веса фуражира. За день муравьи одной семьи численностью 6 тыс. особей приносят в среднем 55 экз. добычи (165 мг сырого веса).

Организация групповой фуражировки

Процесс привлечения фуражиров к пище происходит по-разному, в зависимости от зоны кормового участка, в которой она находится, и от динамической плотности особей в этой зоне. На расстоянии 4—6 м от гнезда динамическая плотность особей составляет до 0,30 на 1 дм² в 1 мин. Здесь разведчик быстро находит пищу и, насытившись, возвращается к гнезду, не используя дорогу. Он кормит встреченных у входа муравьев и несколько раз на 1—2 мин заходит в гнездо. При этом происходит активация фуражиров: до 50 особей выходят из гнезда и скапливаются в пригнездовой зоне. Единичные муравьи следуют к кормушке непосредственно за разведчиком, когда он возвращается к пище. В дальнейшем происходит быстрое накопление на кормушке фуражиров (рис. 2). Поскольку большинство из них приходит туда самостоятельно, мы предположили, что разведчик оставляет запаховый след. Однако применение закопченного стекла, на котором разведчик может оставлять следы, показало, что на ровном субстрате следов не остается. Более того, стекло, положенное на пути к кормушке, препятствовало накоплению на ней муравьев.

Наблюдение за поведением разведчика, возвращающегося к гнезду, показало, что по пути он несколько раз взбирается на травинки и проводит по ним задним концом брюшка. Возникло предположение, что он таким образом маркирует высокие предметы с помощью следового феромона. Для того чтобы проверить это, мы провели следующий эксперимент: на квадрате 5×5 м, на дальнем конце которого располагалась кормушка, была тщательно удалена вся растительность и густо расставлены спички (на расстоянии 0,5 см одна от другой). Когда разведчик возвращался с кормушки в гнездо, каждая спичка, на которую он взбирался, заменялась новой, а спички, предположительно помеченные разведчиком, мы расставляли в ложном направлении — под углом 90° по отношению к линии, соединяющей гнездо и кормушку (рис. 3). Таких спичек было 7—10 на пути разведчика к гнезду и 2—3 — возле самой кормушки.

Оказалось, что при повторном выходе из гнезда разведчик начинает петлять, затрачивает на поиски приманки значительно больше времени, чем в обычной ситуации, но не идет в ложном направлении и находит кормушку. Напротив, активированные им фуражиры, выйдя из гнезда, идут в том направлении, где расставлены помеченные разведчиком спички (см. рис. 3). В четырех повторностях, когда помеченные спички были расположены то в правой, то в левой стороне от кормушки, мы наблюдали продвижение в этом направлении групп численностью от 8 до 15 особей. Поскольку муравьи в этих случаях не находят пищу, они рассеиваются на участке, возвращаются в гнездо и затем идут уже по верному следу, заново проложенному разведчиком. След действует недолго: спустя 30—40 мин фуражиры, побывавшие на кормушке, часто отклоняются от прямого пути, но зато бегут быстрее. На этом этапе перестановка спичек, помеченных разведчиком при первых рейдах, уже не приводит к дезориентации фуражиров.

Можно полагать, что разведчик уже при первом рейде пользуется не только запаховым следом, но и зрительными ориентирами. Фуражиры, выходящие из гнезда, вначале пользуются запаховым следом или идут за разведчиком, а затем запоминают и другие ориентиры.

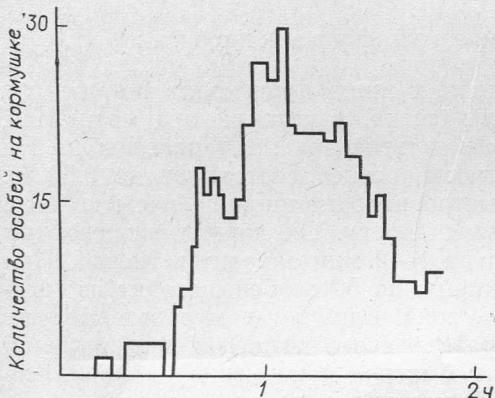


Рис. 2. Кривая динамики плотности муравьев *Camponotus japonicus aterritimus* на кормушке в 6 м от гнезда. На абсциссе — время после выставления кормушки

Применение запахового следа для привлечения фуражиров в пище описано для многих видов рода *Camponotus* Мауг. (Baroni-Urbani, 1969; Hölldobler, 1971; Hölldobler et al., 1974). Почти во всех этих работах указывается, что следовой феромон выделяется у муравьев этого рода из задней кишки. Во всех этих случаях, так же как и у множества других видов муравьев, пользующихся запаховым следом, разведчик *Camponotus* оставляет след на ровном субстрате. Отмеченный нами у *C. japonicus aterritimus* способ маркировки отдельных высоких предметов на пути к пище ранее у муравьев не наблюдался.

Иной способ привлечения фуражиров к пище используется, если кормушка находится далеко от гнезда (на расстоянии 7—10 м). Динамическая плотность особей здесь составляет 0,15—0,08 на 1 дм² в 1 мин. В этом случае разведчик, возвращаясь к гнезду, пользуется дорогой. По дороге же он приводит из гнезда группу фуражиров (до 6 особей). Они движутся «гуськом», причем постоянно касаются антеннами брюшка впереди идущего муравья. Такие цепочки муравьев мы неоднократно наблюдали на фуражировочных дорогах и вне опыта: обычно это связано с приводом новых фуражиров к дальним колониям тлей. Этот способ мобилизации отличается от «тандемного бега», описанного для *C. sericeus* и некоторых других видов (Hölldobler et al., 1974). В последнем случае муравьи движутся парами. В опыте с кормушкой накопление на ней муравьев происходит медленно: за один период фуражировочной активности (3—4 ч) разведчик успевает привести не более двух групп фуражиров. Муравьи, приведенные разведчиком, сами никого не мобилизуют.

В том случае, когда кормушка находится в периферийной зоне

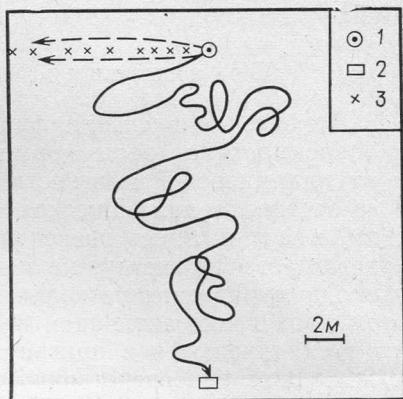


Рис. 3. Схема опыта по выявлению запахового следа у *Camponotus japonicus aterritimus*: 1 — гнездо; 2 — кормушка; 3 — спички, предположительно маркированные разведчиком и расположенные нами в ложном направлении; сплошной линией обозначена траектория движения разведчика после того, как были переставлены спички; пунктирной — траектория движения активированных фуражиров

(10—15 м от гнезда), мобилизация на пищу не происходит. Динамическая плотность фуражиров здесь составляет не более 0,03 на 1 дм² в 1 мин. Каждая особь действует на кормовом участке самостоятельно.

Можно полагать, что мобилизация фуражиров на пищу типична для муравьев рода *Camponotus*, но необходимым условием является достаточно высокая плотность фуражиров на участке. Видимо, противоречие между сведениями П. И. Мариковского (1958), наблюдавшего массовую мобилизацию у *C. herculeanus* L., и А. А. Захарова (1972), который зафиксировал ее отсутствие, объясняется очень низкой динамической плотностью особей в последнем случае (менее 0,01 экз./дм² мин).

В целом *C. japonicus aterrimus* используют различные пути привлечения собратьев к пище и способы ориентации в зависимости от условий, в которых действуют разведчики, и, видимо, от состояния мобилизуемых рабочих.

BEHAVIOR OF *CAMPONOTUS JAPONICUS ATERRIMUS* EM. (HYMENOPTERA, FORMICIDAE) IN THE FORAGING AREA

Zh. I. Reznikova

Summary

Families of *Camponotus japonicus aterrimus* which build sectionned underground nests, were studied in the steppes of Tuva. The organization of foraging varies depending on the distance between the nest and the source of food. Near the nest the scout leaves a scent mark on separate high objects, for instance on grass stalks. In an experiment in which the grassland was removed from the plot with the lure and replaced by matches the activated foragers followed the direction indicated by the matches marked by the scout. In the middle zone of the feeding area a scout leads the group of foragers to the food, while in the peripheral zone each individuals acts independently without being attracted to the food.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Длусский Г. М. 1974. Строение гнезд у пустынных муравьев.—Зоол. журн., т. 53, № 2. Захаров А. А. 1972. Внутривидовые отношения у муравьев. М. Захаров А. А. 1976. Экология и структура семьи *Tetra morium schneideri* (Нутрапортера, Formicidae).—Зоол. журн., т. 55, № 2. Мариковский П. И. 1958. К вопросу о сигнализации у муравьев.—Энтомол. обзор., т. 37, № 3. Вагопи-Ургапи С. 1969. Trail sharing between *Camponotus* and *Crematogaster*: some comments and ideas.—Proc. VI Congr. IUSSI, Bern. Hölldobler B. 1971. Recruitment behaviour in *Camponotus* species.—Z. vergl. Physiol., Bd 75, N 2:123—142. Hölldobler B. et al. 1974. Communication by tandem running in the and *Camponotus sericeus*.—J. compar. Physiol., vol. 90, N 2.

Поступила в редакцию
11.07.79