

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ВСЕСОЮЗНОЕ ЭНТОМОЛОГИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

1—2
4

ЭНТОМОЛОГИЧЕСКОЕ ОБОЗРЕНИЕ

ТОМ LVII

1978

ВЫПУСК

1



ЛЕНИНГРАД
«НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

УДК 595.796 : 591.53+591.553

Ж. И. Резникова и А. В. Куликов

**ОСОБЕННОСТИ ПИТАНИЯ И ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ
РАЗНЫХ ВИДОВ СТЕПНЫХ МУРАВЬЕВ
(HYMENOPTERA, FORMICIDAE)**

[ZH. I. REZNIKOVA AND A. V. KULIKOV. PECULIARITIES
OF FEEDING AND INTERSPECIFIC RELATIONS OF STEPPE ANTS
(HYMENOPTERA, FORMICIDAE)]

Муравьи играют огромную роль в круговороте веществ большинства наземных биогеоценозов. Общеизвестно их значение как вторичных консументов (Galle, 1972). Особенno это касается видов рода *Formica* — наиболее крупных и активных хищных муравьев в фауне Голарктики (Длусский, 1967). Однако хищническая деятельность муравьев изучена главным образом для лесных сообществ, где они являются важным фактором, регулирующим численность вредителей. В травянистых экосистемах питание этих насекомых исследовалось в основном в высокотравных лугах, где доминируют виды рода *Myrmica* (Breymeyer и др., 1966; Petal и др., 1971, 1972; Kajak и др., 1972). Работы Петал (Petal, 1974) на примере луговых степей определили важное место муравьев рода *Myrmica*, а также *Lasius niger* L. в круговороте веществ при восстановлении степных пастбищ.

В аридных степных областях, где как раз и преобладают муравьи рода *Formica*, их роль как энтомофагов практически не изучена.

Мы выбрали для исследований сообщества, включающие многие виды муравьев в южночernоземной степи с колками (Озерный Карасукский стационар Биологического института СО АН СССР). Здесь по типу использования кормовых участков, а также по численности и биомассе особей доминируют *Formica pratensis* Retz. (луговой муравей) и *F. cunicularia* Latr. Это самые крупные из обитающих здесь муравьев, обладающие наиболее длительным периодом суточной активности и разнообразными поведенческими реакциями (Стебаев и др., 1967, 1971; Резникова, 1974, 1975). Остальными компонентами ассоциации муравьев являются *Myrmica scabrinodis* Nyl., *Tetramotium caespitum* L. (дерновый муравей) и *Lasius alienus* Först. Ранее было выявлено тесное территориальное взаимодействие этих видов и зависимость их суточных циклов, ярусного распределения и поведенческих реакций от особенностей межвидовых отношений (Стебаев, Резникова, 1974; Резникова, 1975). В данной работе значение этих аспектов будет прослежено в трофической деятельности муравьев.

МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЯ

У крупных лесных видов с большими семьями и множеством дорог принято определять вес и состав белковой пищи с помощью 5—15-минутных визуальных учетов ежечасно. Учеты проводятся на одной дороге, и затем данные пересчитываются на общее их число (Eidmann, 1930; Wallenstein, 1952). Для каждой дороги может быть

вычислен переводной коэффициент, связанный с активностью муравьев (Тарбинский, 1966). В условиях степных биоценозов оказались неприемлемыми кратковременные учеты на одной дороге. Здесь нет источников массовой однородной пищи, добыча муравьев гораздо разнообразнее и непостояннее, чем в лесах. Весьма существенны и различия в составе пищи, приносимой по разным дорогам. Поэтому нами отбиралась вся животная пища, принесенная фуражирами в жвалах. Это делалось для того, чтобы определить по возможности точный видовой состав добычи, который для степных муравьев Сибири не изучен. Сравнение количества добычи, отобранный наблюдателем у муравьев и зарегистрированной им, визуально показало, что эти величины при прочих равных условиях (температура, длительность периода активности) практически одинаковы (табл. 1).

Пищу, приносимую муравьями в зобиках, не учитывали, так как в степных биоценозах трудно различить муравьев, транспортирующих жидкую белковую пищу, и муравьев, приносящих падь тлей и корневых цикадок, многочисленные подземные колонии которых рассеяны по всему кормовому участку семьи. Такое огрубление было допустимо, так как нас интересовали не абсолютные показатели охотничей деятельности муравьев, а сравнительная характеристика разных видов.

Ввиду необходимости определять видовой состав добычи, что нередко требует фиксации в жидкостях, мы использовали не воздушно-сухой, а сырой вес. Чтобы избежать колебаний веса за счет потери воды, до взвешивания пища сохранялась в холоде, в плотно закрытых блоксах, и взвешивалась в них же, не позднее, чем через 3 часа после сбора.

Сбор добычи производился каждые 10 дней в течение всего периода суточной активности муравьев, по 30 минут, с 15-минутными перерывами. Для этого гнезда муравьев окружались загородкой, направляющей поток фуражиров в ворота, шириной 50 см.

Визуальный учет добычи производился у входа в огороженное гнездо по 15 мин. с 10-минутными перерывами в течение всего периода суточной активности муравьев.

«Автоматический» сбор добычи применялся для получения данных одновременно на нескольких гнездах *F. pratensis*. В конструкции установки для сбора пищи использован принцип Шовена (Chauvin, 1966): фуражиры должны попасть в муравейник через отверстия такого диаметра, чтобы добыча сквозь них не проходила и оставалась в ящике-ловушке. Установка Шовена и ее модификации (Leplant, 1966; Finnegan, 1969) нами изменены применительно к особенностям поведения степных муравьев. Гнездо окружалось тонкой пластиковой загородкой из блоков: стеки, стеки со входом и углы. Так можно было собрать загородку на гнездо любого размера и ориентировать входы на каждую дорогу. Во входах прикреплялись ящики-ловушки, отверстием наружу (рис. 1). Фуражиры с добычей поднимались по карнизу и спрыгивали внутрь ловушки. Назад они выйти не могли. Пройдя в гнездо сквозь щели, муравьи оставляли добычу в ловушке. Часть мелких объектов (тлей, личинок цикад) муравьи протаскивали сквозь щели. Поэтому результаты оценивались с поправкой, исходя из сравнения с визуальными учетами.

ОСОБЕННОСТИ КОРМОВОЙ БАЗЫ МУРАВЬЕВ В СТЕПНЫХ БИОЦЕНОЗАХ

Вследствие чередования открытых степных участков и бересковых колков, Западно-Сибирская колочная степь вполне сравнима в экологическом плане с южной лесостепью европейской части СССР. По литературным данным, население беспозвоночных плакорных лугово-степных ландшафтов южной лесостепи отличается большим разнообразием (Гиляров, 1960; Арнольди и Гиляров, 1963). Общая биомасса беспозвоночных достигает 35 г/м² (Чернов, 1967). Биомасса одних саранчовых в степных биоценозах равняется примерно 30 кг/га, причем большинство из них обитает в толще травостоя (Стебаев, Никитина, 1975). Значительный удельный вес и фауни-

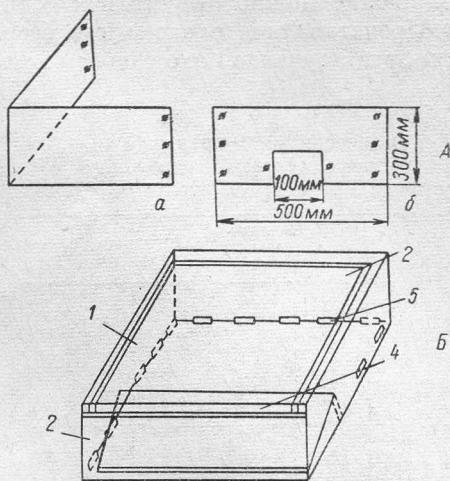


Рис. 1. Установка для автоматического сбора добычи лугового муравья.

А — блоки сборной загородки: угол (а) и стена со входом (б); Б — ящик-ловушка: 1 — корпус из винипласта, 2 — крышка из оргстекла, 3 — передняя стена из оргстекла, 4 — входной карниз, 5 — щели для выхода из ловушки.

стическое богатство фитофагов надземного яруса особенно характерны для южных районов, с их дефицитом влаги и обедненным подстильным комплексом (Чернов, 1967, 1975).

Вместе с тем, хищники как герпето-, так и стратобионты в степных биоценозах процветают. Например, только жужелиц в степях Барабы насчитывается 150 видов. Это может объясняться обилием в их пище обитателей смежных ярусов, попадающих на почву в результате суточных и погодных миграций (Мордкович, Волковинец, 1974). Видимо, это предположение можно отнести и к добыче муравьев.

Представление о населении беспозвоночных травяного яруса на участке, где изучалась охотничья деятельность муравьев, дает серия укосов, проведенных в течение лета 1974 г. (рис. 2). Наиболее многочисленны двукрылые, среди которых основную массу составляют виды семейств *Chamaemyiidae* и *Chloropidae*, цикадки, особенно характерный степной вид *Graphocratus ventralis* Fall., и клопы (в большинстве *Myrmecophyes alboornatus* Stall., *Leptopterna ferrugata* Fall. и *Trigonotylus* spp.). В течение сезона изменяется состав и количество обитателей травостоя. Например, в июне наиболее многочисленны цикадки *G. ventralis* и клопы *M. alboornatus* и *Trigonotylus* spp. Саранчовые представлены в основном нимфами. В середине июля доля клопов и цикадок в укосах уменьшается, появляются имаго саранчовых и возрастает общее разнообразие систематических групп. В августе исчезает большинство саранчовых, появляются нимфы

Таблица 1
Сравнение количества добычи лугового муравья, выявленного путем сбора и при визуальном учете

Дата	Количество пищевых объектов		Погодные условия	
	сбор добычи	визуальный учет	среднесуточная температура	относительная влажность воздуха (%)
6 VII	121		24°	55
10 VII		110	22.5	60
16 VII	274		25	63
19 VII		316	23.5	61
6 VIII	415		17.8	68
10 VIII		390	19	66
20 VIII	210		15.5	70
25 VIII		180	18	72

цикадок и клопов позднелетних видов. Общее количество беспозвоночных травостоя уменьшается от 380 экз./м² в июне до 120 — в июле и 66 экз./м² — в августе.

В целом население беспозвоночных исследуемого биоценоза представляет богатую, но непостоянную и разнородную кормовую базу для муравьев.

ПИЩЕВЫЕ СПЕКТРЫ МУРАВЬЕВ РАЗНЫХ ВИДОВ

Исследовалось питание *F. pratensis*, *F. cunicularia*, *M. scabrinodis*. При этом определяли состав добычи, ее состояние (свежая, сухая), а также принадлежность к различным ярусам биогеоценоза.

Таблица 2
Количественные показатели потребления белковой пищи муравьями в период их максимальной сезонной активности

Вид	Средний вес добычи (мг)	Добыча, приносимая за день		Добыча, приносимая за сезон	
		количество	вес (мг)	количество	вес (мг)
<i>Formica pratensis</i>	6.5 ± 0.5	154 ± 16	1240	47 480	2 754 000
<i>F. cunicularia</i>	1.4 ± 0.3	128 ± 18	150	15 580	2 990
<i>Myrmica scabrinodis</i>	1.1 ± 0.2	72 ± 8	83	5 000	450

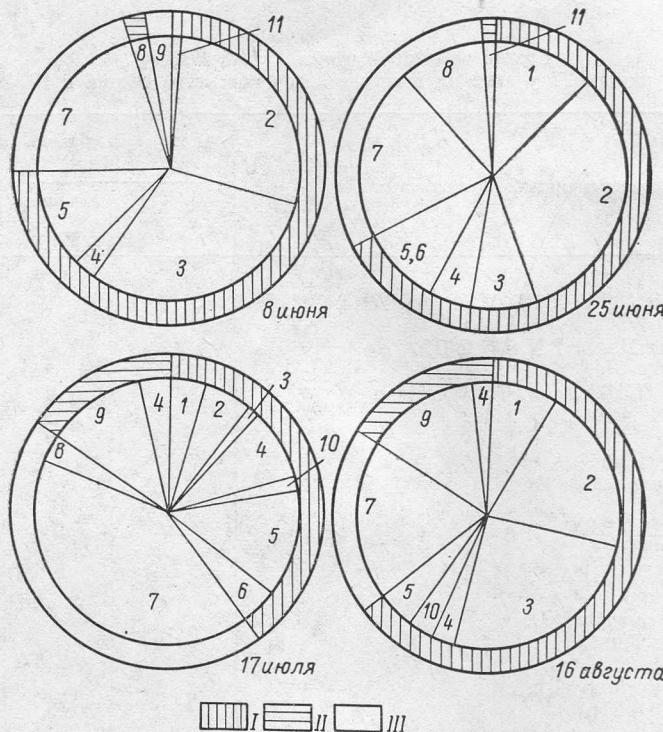


Рис. 2. Соотношение различных групп беспозвоночных — обитателей травостоя — на кормовых участках муравьев, в разное время сезона (1974 г.).

Экологические группы беспозвоночных: I — хортобионты, II — представители герпетобия, попавшие в укосы, III — активно прыгающие и летающие формы; основные систематические группы: 1 — тли, 2 — цикады, 3 — клопы-мириды, 4 — пауки, 5 —долгоносики, 6 — листоеды, 7 — имаго двукрылых и перепончатокрылых, 8 — саранчовые, 9 — клопы-лиганды, 10 — гусеницы чешуекрылых, 11 — чернотелки и жужелицы.

У муравьев разных размерных категорий соответственно различается и средний вес добычи. Это показано Длусским (1975) для пустынных муравьев и Веселиновым и Хорстманном (Wesselinoff, Horstmann, 1968) для лесных видов рода *Formica*. Среди исследуемых нами видов у *F. cunicularia* и *M. scabrinodis* этот показатель почти одинаковый, а у самого крупного вида — *F. pratensis* — примерно в 4.5 раза больше (табл. 2). Количество пищевых единиц, потребляемых в день, почти одинаково у муравьев рода *Formica*, несмотря на большую разницу в численности семей. В то же время в течение сезона семья лугового муравья потребляет примерно в 3 раза больше пищевых объектов, чем *F. cunicularia*, и в 9 раз больше, чем *M. scabrinodis*. Это можно объяснить позднелетним повышением фуражировочной активности, характерным

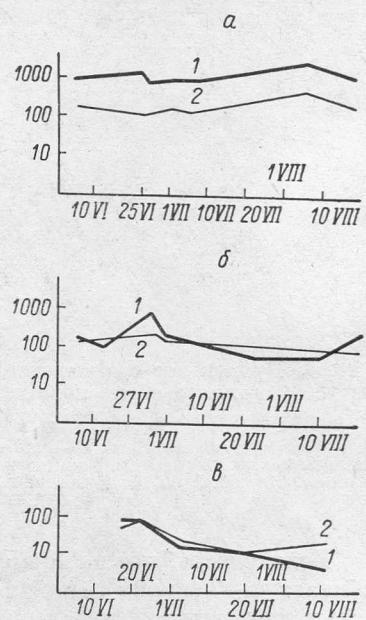


Рис. 3. Сезонные изменения веса (1) и количества добычи (2) у муравьев разных видов.

а — *Formica pratensis* Retz., б — *F. cunicularia* Latr., в — *Myrmica scabrinodis* Nyl. Графики построены в логарифмическом масштабе.

только для *F. pratensis* и связанным с осенним выплодом крылатых половых особей. У *F. cunicularia* сезонный ход фуражировочной активности

Таблица 3

Состав добычи *Myrmica scabrinodis* Nyl.
(по данным 27 учетов на 1 гнезде в течение всего сезона в 1974 г.)

Группы и виды беспозвоночных	Количество экземпляров		Всего (в процентах от общего числа свежих беспозвоночных)
	имаго	и ювенильная фаза	
Класс ARACHNIDA, отряд ARANEI		2	1.4
Класс INSECTA			
Отряд ORTHOPTERA, сем. Tettigoniidae		2	1.4
Отряд HOMOPTERA			
Сем. Aphididae	3	15	
Сем. Dictyopharidae			
<i>Dictyophara pannonica</i> Germ.		5	
Сем. Cicadidae		10	23.2
Отряд HETEROPTERA	6	40	11.3
Отряд COLEOPTERA	7	6	9.2
Отряд HYMENOPTERA			
Сем. Formicidae			
<i>Tetramorium caespitum</i> L.	4		
<i>Lasius alienus</i> Först.	2		
<i>Formica pratensis</i> Retz.	35		
<i>F. cunicularia glauca</i> Ruzs.	45		39.4
Отряд LEPIDOPTERA	2	3	3.5
Отряд DIPTERA	15		10.6
Всего свежих беспозвоночных	142		100
Сухие фрагменты насекомых	35		

довольно ровный, а у *M. scabrinodis* наблюдается спад этой активности к концу лета (рис. 3).

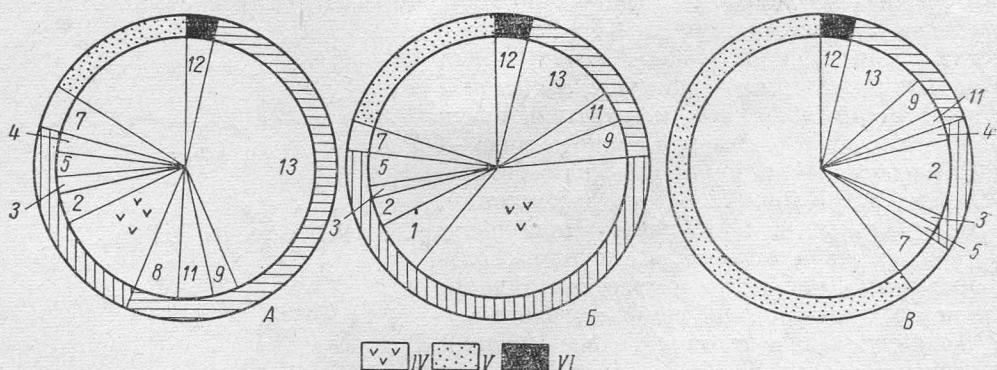


Рис. 4. Процентное соотношение разных групп беспозвоночных в добыче муравьев. За 100% принято общее количество особей беспозвоночных, зафиксированных в добыче муравьев в течение всего сезона.

A — *Formica pratensis* Retz., B — *F. cunicularia* Latr., В — *Myrmica scabrinodis* Nyl. IV — мелкие насекомые-хортибонты (личинки тлей и цикад), V — сухие фрагменты беспозвоночных, VI (12) — почвообитающие беспозвоночные; 13 — муравьи. Остальные обозначения те же, что на рис. 2.

Если учесть, что на кормовом участке каждой семьи лугового муравья обитает 4—7 семей *F. cunicularia* и 10—12 *M. scabrinodis*, не считая семей остальных видов, то следует ожидать весьма острую пищевую конкуренцию. В связи с этим важно сравнить состав добычи муравьев разных видов.

Пищевой спектр *M. scabrinodis* отличается от других тем, что основной частью добычи у этого вида являются сухие остатки беспозвоночных (69%). Видовое разнообразие свежей пищи очень ограничено. Из 20 видов, зафиксированных нами в добыче *M. scabrinodis*, постоянно приносятся в гнездо лишь 8, из которых преобладают нимфы цикад и клопов. Остальные виды в добыче *M. scabrinodis* можно считать единичными (табл. 3; рис. 4).

В пище муравьев рода *Formica* свежие беспозвоночные составляют 80%. Пищевой спектр *F. pratensis* гораздо разнообразнее, чем у *F. cunicularia*. В добыче этих муравьев нами обнаружено соответственно 115 и 40 видов беспозвоночных. При этом у *F. pratensis* половина пищи приходится на мелких обитателей травяного яруса, а у лугового муравья они составляют лишь 22%. Чаще всего *F. cunicularia* приносят в гнездо муравьев своего и других видов, саранчовых, а также насекомых наземного и почвенного яруса или их сухие остатки (табл. 4, 5; рис. 4).

Большинство беспозвоночных, добытых муравьями рода *Formica*, находилось на ювенильной стадии. Например, среди саранчовых нимфы составляли 65%, среди чешуекрылых 75% — гусеницы или куколки; пауки-бокоходы и многие виды цикад в добыче муравьев представлены

Таблица 4

Состав добычи *Formica cunicularia glauca* Ruzs.
(по данным, 42 учетов на 1 гнезде в течение всего сезона в 1974 г.)

Группы и виды беспозвоночных	Количество экземпляров		Всего (в процентах от общего числа свежих беспозвоночных)
	имаго	ювенильная фаза	
Класс A R A C H N I D A, отряд ARANEI	2	5	1.9
Класс I N S E C T A			
Отряд ORTHOPTERA, сем. Acrididae		3	0.8
Отряд HOMOPTERA			
Сем. Dictiopharidae	1	3	
Сем. Cicadidae	3	17	6.4
Отряд HETEROPTERA			
Сем. Miridae	6	1	
Сем. Lygaeidae (<i>Emblethis brachynotus</i> Horv., <i>Nysius ericae</i> Schill., <i>Geocoris gryllioides</i> L.)	12	16	9.3
Отряд COLEOPTERA			
Сем. Curculionidae (<i>Sitona callosus</i> Gyll., <i>S. puncticollis</i> Steph., <i>Pleuro- cleanus</i> spp., <i>Otiorrhynchus</i> spp., <i>Cycloderes pilosus</i> F., <i>Eusomus beckeri</i> Tourn.)	14		
Прочие (чернотелки, кожеды, листоеды)	4		4.8
Отряд HYMENOPTERA			
Сем. Formicidae			
<i>Tetramorium caespitum</i> L.	1		
<i>Myrmica</i> spp.	15		
<i>Lasius alienus</i> Först.	30		
<i>Formica pratensis</i> Retz.	1		
<i>F. cunicularia glauca</i> Ruzs.	13		15.9
Отряд LEPIDOPTERA			
Сем. Psychidae	12		
Прочие	2	4	4.8
Отряд DIPTERA (Преимущественно виды сем. Culicidae и Chloropidae)	22		5.8
Мелкие насекомые (тли, нимфы цикадок, ногохвостки и пр.)	190		50.5
Всего свежих беспозвоночных	377		100
Сухие фрагменты насекомых	154		

Состав добычи *Formica pratensis* Retz.
(по данным, 303 учетов на 6 гнездах в течение всего сезона в 1974 г.)

Группа и виды беспозвоночных	Количество экземпляров		Всего (в процентах от общего числа свежих беспозвоночных)
	имаго	ювенильная фаза	
Класс A R A C H N I D A, отряд ARANEI			
Сем. Salticidae		5	
Сем. Lycosidae	10	41	
Сем. Thomisidae		23	
Прочие		6	2.1
Класс I N S E C T A			
Отряд ORTHOPTERA			
Сем. Acrididae			
<i>Stenobothrus</i> spp.	12	2	
<i>Dociostaurus brevicollis</i> Ev.	5	27	
<i>Chorthippus</i> spp.	3	7	
Прочие	14	8	
Фрагменты саранчовых		67	
Отряд HOMOPTERA			
Сем. Dictyopharidae	10	15	
Сем. Cicadidae			
<i>Graphocraerus ventralis</i> Fall.	30		
<i>Clossocratus foveolatus</i> Fieb.	5	2	
<i>Psammotettix comitans</i> Em.	3		
Прочие	5		2.7
Отряд HETEROPTERA			
Сем. Miridae			
<i>Leptopterna ferrugata</i> Fall.	5	3	
<i>Adelphocoris lineolatus</i> Gz.	15	2	
<i>Myrmecophyes alboornatus</i> Stål.	3		
<i>Trigonotylus</i> spp.	3		
Сем. Rhopalidae			
Сем. Lygaeidae	5	7	
<i>Nysius ericae</i> Schill.	20		
<i>Emblethis brachynotus</i> Horv.	43	11	
<i>Geocoris gryloides</i> L.	12	2	
Сем. Coreidae	5	3	
Сем. Reduviidae			
<i>Coranus subapterus</i> Deg.	1	2	
Сем. Pentatomidae	5	1	
Сем. Scutelleridae			
<i>Odontoscelis byrrhus</i> Seid.	2		
Прочие	4		5.9
Отряд COLEOPTERA			
Сем. Carabidae			
(<i>Pterostichus sericeus</i> F.-W., <i>Harpalus fuscipalpis</i> Sturm., <i>H. calathoides</i> Motsch.)	6		
Сем. Tenebrionidae			
<i>Crypticus quisquilius</i> Pk.	11	26	
<i>Pedinus femoralis</i> L.	3	8	
Сем. Elateridae			
Сем. Cerambycidae			
<i>Plagionotus floralis</i> Pall.	6		
Сем. Chrysomelidae			
<i>Hypocassida subferruginea</i> Schrn.	25		
Прочие			
Сем. Curculionidae			
<i>Sitona</i> spp. (<i>S. suturalis</i> Steph., <i>S. lineellus</i> Bonsd., <i>S. callosus</i> Gyll., <i>S. puncticollis</i> Steph.)	30		
Прочие (<i>Otiorrhynchus</i> spp., <i>Cycloderes pilosus</i> F., <i>Eusomus beckeri</i> Tourn.)	18		5.8

Таблица 5 (продолжение)

Группа и виды беспозвоночных	Количество экземпляров		Всего (в процентах от общего числа свежих беспозвоночных)
	имаго	ювенильная фаза	
Отряд NEUROPTERA			
Сем. Chrysopidae	5	14	0.72
Отр. HYMENOPTERA			
Сем. Chalcididae	2		
Сем. Braconidae (<i>Vipio</i> spp., <i>Polydegmon</i>)	7		
Сем. Ichneumonidae (<i>Hemiteles</i> spp.)	2		
Сем. Sphecidae	2		
Сем. Apidae <i>Halictus</i> spp.	9		
<i>Andrena</i> spp.	7		
Прочие	4		
Сем. Formicidae			
<i>Tetramorium caespitum</i> L.	13		
<i>Myrmica</i> spp.	27		
<i>Lasius alienus</i> Först.:			
самцы	50		
самки	203		
рабочие	380		
<i>Formica pratensis</i> Retz.	680		
<i>F. cunicularia glauca</i> Ruzs.	260		
Прочие	10		63.0
Отряд LEPIDOPTERA			
Сем. Psychidae	45		
Сем. Geometridae	1	12	
Сем. Noctuidae			
(<i>Agrotis exclamans</i> L., <i>Euxoa tritici</i> L., <i>E. islandica</i> Stgr.)	2	30	
Прочие (моли-огневки, листовертки, хохлатки)	5	12	4.2
Отряд DIPTERA			
Сем. Culicidae	36		
Сем. Bombyliidae	8		
Сем. Chloropidae (<i>Meromyza</i> spp.)	5		
Сем. Tachinidae	7		
Прочие (слепни, ложнокомары, жужала)	22	18	3.7
Мелкие насекомые (тли, нимфы цикадок, ногохвостки и др.)	180		6.9
Всего свежих беспозвоночных		2633	100
Сухие фрагменты насекомых	220		

исключительно ранними стадиями развития. Все крупные жуки-чернотелки (*Pedinus femoralis* L. и *Crypticus quisquilius* Pk.) и жужелицы (*Harpalus* sp.), пойманные муравьями, имели мягкие покровы и, видимо, только что перелиняли. Сходное явление в луговых биоценозах было описано Каак и соавторами (Каак и др., 1972): муравьи рода *Myrmica* уничтожают до 40% отрождающихся цикадок — самых многочисленных фитофагов этого биоценоза.

Возникает вопрос — ловят ли муравьи рода *Formica* живых и активных беспозвоночных, или подбирают, когда те частично или полностью утратили подвижность?

Для ответа на этот вопрос в полевом эксперименте муравьям были предложены свежие и подсушенные трупы саранчовых, а также живые насекомые, привязанные тонкими нитками к пронумерованным покровным стеклам. Живые саранчовые сохраняли подвижность в течение всех 3—4 часов наблюдения. В каждом отдельном опыте использовалась однородная приманка. Наблюдения проводились на 20 площадках, расположенных на расстоянии 2—4 м одна от другой, в 3—5 м от концов дорог *F. pratensis*, или в 3—4 м от гнезда *F. cunicularia*. Оказалось, что фуражиры

F. cunicularia не способны в одиночку справиться со столь крупными живыми насекомыми, как саранчовые *Chorthippus albomarginatus* и *Dociostaurus brevicollis* Ev. *F. pratensis*, нападают на живых саранчовых, действуя группами. Однако в течение 4 часов наблюдений только в 7 случаях из 20 были зафиксированы *F. pratensis*, схватившие живую приманку. В опыте с умерщвленными саранчовыми фуражиры обоих видов забирали приманку на всех площадках уже через 20—30 минут.

Среди неподвижных саранчовых свежие привлекали большее количество фуражиров обоих видов, чем подсушенные. Различие статистически достоверно: $t=3.62$ у *F. pratensis* и 3.28 — у *F. cunicularia* (при $L=8$). Все это позволяет полагать, что муравьи предпочитают свежую добычу, но охотятся в те периоды, когда жертвы малоподвижны — или подбирают только что погибших.

Поведение муравьев должно быть связано с реакциями их жертвы. В связи с этим интересно взаимодействие этих хищников с различными жизненными формами саранчовых, обладающих разными стереотипами поведения (Стебаев, Никитина, 1976).

В опыте, проводимом по той же схеме, что и предыдущий, муравьям *F. pratensis* (табл. 5) были предложены в качестве приманки живые фитофилы (белополосая кобылка — *Ch. albomarginatus*) и подпокровные геофилы (крестовичка малая — *D. brevicollis*).

Оказалось, что при ограничении подвижности саранчовых (их привязывали на короткие нитки), т. е. когда искусственно подавлялось различие в их поведении, оба вида оказывались одинаково привлекательными для муравьев. Если же подвижность саранчовых почти не ограничивалась (их привязывали на длинные нитки), они вели себя по-разному: особи *Ch. albomarginatus* взбирались на растения и прижимались к стеблю, а *D. brevicollis* оставались на поверхности почвы. Это различие в поведении жертв обусловило заметную разницу в реакциях муравьев. Подпокровные геофилы как добыча доступнее, чем фитофилы. Различие в количестве муравьев, использующих эти живые приманки, статистически достоверно ($t=3.01$, $P=95\%$).

Таким образом, луговой муравей предпочитает охотиться на малоподвижных насекомых наземного яруса.

Питание *T. caespitum* и *L. alienus* нами специально не исследовалось. Известно, что это сравнительно малоактивные хищники, особенно дерновый муравей *T. caespitum*, собирающий семена растений. Среди животной пищи обоих видов преобладают мелкие педобионты: многоножки и личинки жуков, особенно щелкунов и долгоносиков (Brian и др., 1965).

В целом, пищевые спектры основных членов многовидовой ассоциации муравьев дополняют друг друга, но достаточно широко перекрываются, особенно у муравьев рода *Formica* — наиболее активных хищников. Это должно привести к их конкуренции. В то же время известны своеобразные мутуалистические отношения этих видов: присутствие *F. cunicularia*, наоборот, повышает эффективность поиска пищи у лугового муравья (Резникова, 1971, 1975).

МЕЖВИДОВОЕ ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ МУРАВЬЕВ РОДА FORMICA И ИХ ОХОТНИЧЬЯ АКТИВНОСТЬ

Вопрос о соотношении конкурентных и мутуалистических отношений муравьев рода *Formica* и о влиянии этих отношений на охотничью деятельность можно разрешить путем поочередной изоляции гнезд того и другого вида. Если трофические отношения сводятся только к конкуренции, то в отсутствие конкурентов фуражиры каждого вида должны приносить больше добычи.

Для проверки этого предположения на кормовом участке одной из семей лугового муравья было огорожено 12 гнезд *F. cunicularia*. В течение

двух дней изоляции муравьев этого вида проводились учеты белковой пищи, потребляемой семьей лугового муравья. На третий день утром ограды были сняты, и вечером того же дня огорожено гнездо *F. pratensis*. На следующий день учитывалась добыча самой крупной семьи *F. cunicularia*, после чего на полигоне восстановили прежнюю ситуацию. Поскольку семьи обоих видов, участвующие в эксперименте, находились под наблюдением в течение всего сезона, а контрольные учеты проводились непосредственно до и после эксперимента, можно было зафиксировать все изменения охотниччьей деятельности муравьев.

Оказалось, что при изоляции гнезда лугового муравья охотничья активность *F. cunicularia* резко повысилась. Количество принесенной пищи возросло примерно вдвое, а общий вес ее — более чем в 3 раза (рис. 5).

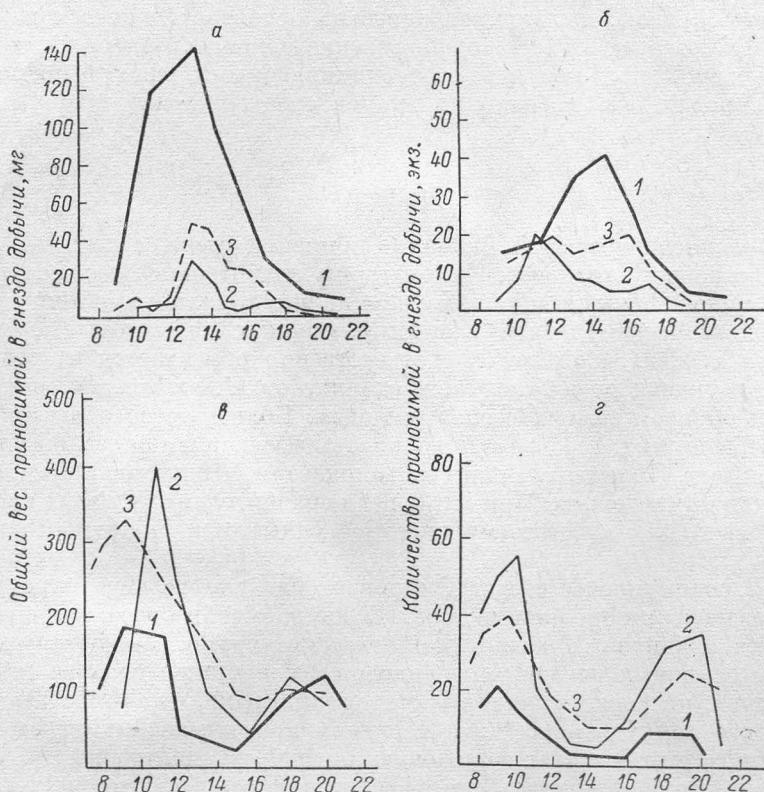


Рис. 5. Изменение трофической активности муравьев при изоляции гнезд конкурирующего вида.

α, б — данные учетов добычи *Formica cunicularia* Latr., во время изоляции гнезд *F. pratensis* Retz., *в, г* — данные учетов добычи *F. pratensis* во время изоляции гнезд *F. cunicularia*. 1 — охотничья активность в то время, когда гнезда конкурента огорожены; 2 — то же, до опыта; 3 — после опыта. По оси абсцисс — время суток.

Средний вес добычи увеличился с 1.4 до 3.06 мг. Фуражиры приносили более крупных насекомых, которые в обычное время являются добычей лугового муравья. Изменился даже пищевой спектр *F. cunicularia*, он стал разнообразнее, и в нем увеличилась доля обитателей наземного яруса. Последнее всегда было характерно для *F. pratensis*.

Это позволяет думать, что пищевой спектр *F. cunicularia* определяется не только спецификой этого вида, но и воздействием конкурента. При этом луговой муравей снижает охотничью активность *F. cunicularia* до определенного уровня.

Можно полагать, что устранение такого конкурента, как *F. cunicularia*, приведет к увеличению количества пищи, добываемой луговым муравьем. Однако, при изоляции гнезда *F. cunicularia* семья лугового

муравья стала потреблять меньше добычи, и общий вес приносимых объектов сократился примерно вдвое. Примечательно, что это проявилось в течение утреннего периода активности, т. е. когда *F. pratensis* обычно действует на кормовом участке одновременно с *F. cunicularia*. Вечером охотничья активность *F. pratensis* сохранилась на прежнем и притом низком уровне (рис. 5). Это можно объяснить тем, что в вечернее время муравьи этого вида не только в экспериментальной, но и в обычной ситуации действуют без *F. cunicularia*. Общее уменьшение количества добычи лугового муравья не привело к изменению пищевого спектра: его отличия в день эксперимента укладываются в пределы обычных колебаний.

Видимо, в отсутствие *F. cunicularia* характер охотничьей деятельности фуражиров лугового муравья остается прежним, но ее эффективность заметно снижается.

Таким образом, выявленное ранее на основе этологических экспериментов (Резникова 1971, 1975) повышение поисковой активности доминирующих видов при контакте с субдоминантными видами подрода *Serviformica* рода *Formica*, находит прямое отражение в обеспечении семьи муравьев белковой пищей.

ВЫВОДЫ

1. В южночernоземной Западно-Сибирской степи с колками для открытых степных ландшафтов характерны значительное видовое разнообразие и существенные сезонные изменения потенциальной добычи муравьев.

2. У степных муравьев разных размерных категорий (*F. pratensis*, *F. cunicularia*, *M. scabrinodis*) соответственно различается и средний вес добычи. Муравьи рода *Formica*, в отличие от *M. scabrinodis*, потребляют главным образом свежих беспозвоночных. Большинство объектов, учтенных в добыче этих муравьев, находилось на ювенильной стадии или сразу после линьки. Полевые эксперименты показали, что муравьи предпочитают малоподвижную добычу. При этом среди сравнительно крупных насекомых (саарчевые) для лугового муравья доступны лишь обитатели наземного яруса.

3. В совокупности степные муравьи обладают весьма широким спектром воздействия на биогеоценоз. В их добыче встречается свыше 130 видов беспозвоночных разных экологических групп. По составу пищевые спектры основных членов многовидовой ассоциации муравьев дополняют друг друга, но перекрываются достаточно широко, чтобы создать предпосылки для конкуренции. В то же время присутствие муравьев подрода *Serviformica* стимулирует поисковую активность доминанта *F. pratensis* и необходимо для нормального обеспечения семей этого вида белковой пищей.

4. Многовидовая ассоциация муравьев действует как единая система, в которой основную роль играют сигнальные связи. Ее воздействие на биогеоценоз не равно сумме воздействия отдельных видов. Исследования межвидовых отношений муравьев в связи с их трофической активностью дают возможность планировать оптимальные сочетания разных видов в ассоциациях муравьев при различных естественных и антропогенных изменениях ландшафтов.

ЛИТЕРАТУРА

- Гиляров М. С. 1960. Почвенные беспозвоночные как показатели особенностей почвенного и растительного покрова лесостепи. Тр. Центральночernозем. заповед., VI.
- Длусский Г. М. 1967. Муравьи рода *Formica*. М., «Наука» : 1—236.
- Длусский Г. М. 1975. Муравьи саксауловых лесов дельты Мургаба. В кн.: Насекомые как компоненты биогеоценоза саксаулового леса, М., «Наука» : 159—185.
- Мордкович В. Г., В. В. Волковинцев. 1974. Особенности животного населения почв. В сб.: Структура, функционирование и эволюция системы биогеоценозов Барабы. Новосибирск : 18—23.

- Резникова Ж. И. 1971. Взаимодействие муравьев разных видов, обитающих на одной территории. В сб.: Муравьи и защита леса. IV, М. : 62—65.
- Резникова Ж. И. 1974. Механизмы территориального взаимодействия семей *Formica pratensis* (Hymenoptera, Formicidae). Зоол. журн., 53, 2 : 212—223.
- Резникова Ж. И. 1975. Неантагонистические взаимоотношения муравьев, занимающих сходные экологические ниши. Зоол. журн., 54, 7 : 1020—1031.
- Стебаев И. В., В. Н. Ямковой, В. Степанова, И. М. Миловицова, А. В. Тарасенко. 1967. Некоторые особенности взаимодействия муравьев одного и разных видов рода Формика в степных ландшафтах Сибири. В сб.: Муравьи и защита леса. III, М. : 45—48.
- Стебаев И. В., С. И. Никитина. 1975. Ярусная структура степных и луговых биогеоценозов и роль поведения морфологических групп саранчовых в управлении деструктивными потоками веществ. В сб.: Роль животных в функционировании экосистем. М. : 62—64.
- Стебаев И. В., С. И. Никитина. 1975. Особенности поведения саранчовых разных жизненных форм из степей и полупустынь Тувы. I. Зоол. журн., 54, 5 : 688—700.
- Стебаев И. В., Ж. И. Резникова. 1974. Система пространственно-временных взаимоотношений в многовидовом поселении степных муравьев. Зоол. журн., 53, 8 : 1200—1212.
- Тарбинский Ю. С. 1966. Полиэтазм и распределение на кормовом участке «Фуражиров» лугового муравья (*Formica pratensis* Retz., Hymenoptera, Formicidae). Зоол. журн., 45, 1 : 68—75.
- Чернов Ю. И. 1967. Некоторые особенности структуры животного населения Европейской лесостепи на примере беспозвоночных. В сб.: Структура и функционально-биогеоценотическая роль животного населения суши, II, М. : 24—26.
- Чернов Ю. И. 1975. Природная зональность и животный мир суши. М. : 1—221.
- Arnoldi K. V. u. M. S. G hil a go v. 1963. Die Wirbellosen im Boden und in der Streu als Indikatoren der Besonderheiten der Boden- und Pflanzendecke der Waldsteppenzone. Pedobiologia, 2, 3 : 183—222.
- Breyer-Brandwijk A. 1966. Relations between wandering spiders and other epigeic predatory Arthropoda. Ecol. Polska, Ser. A, 14, 2 : 1—45.
- Brian M. V., J. Hibble, D. J. Stradling. 1965. Ant pattern and density in a Southern English heath. J. Anim. Ecol., 34 : 545—555.
- Galle L. J. 1972. Formicidae populations of the ecosystems in the environs of Tiszafüred. Tisia, 7 : 59—68.
- Eidmann H. 1930. Die forstliche Bedeutung der Ameisen. Mitt. Forstwirt. u. Forstwiss. (Hannover), 1 : 515—525.
- Chauvin R. 1966. Un procédé pour recolter automatiquement les proies que les Formica polyctena rapportent au nid. Insectes Sociaux, 13, 1 : 59—68.
- Finnegan R. J. 1969. Assessing predation by ants on insects. Insectes Sociaux, 16, 1 : 61—65.
- Leplant J. P. 1966. Répartition systématique des proies rapportées par les fourmis et récoltées dans l'appareil automatique de Chauvin. Insectes Sociaux, 13, 3 : 203—215.
- Kajak A., A. Breyer-Brandwijk J. Petal, E. Olechowicz. 1972. The influence of ants on the meadow invertebrates. Ecol. Polska, 20, 17 : 163—171.
- Petal J., L. Andrzejewska, A. Breyer-Brandwijk, E. Olechowicz. 1971. Productivity investigation on two types of meadows in the Vistula Valley. X. Role of the ants as predators in a habitat. Ecol. Polska, 19 : 213—222.
- Petal J. 1974. Analysis of a sheep pasture ecosystem in the pieniny Mountains (the Carpathian). XV. The effect of pasture management of ant population. Ecol. Polska, 22, 3/4 : 679—692.
- Wellenstein G. 1952. Zur Ernährungsbiologie der rote Waldameise (*Formica rufa* L.). Z. Pflanzenkrankh., 59 : 430—451.
- Wesselinoff G., K. Horstmann. 1968. Vergleichende quantitative Untersuchungen über die Beute der Ameisenarten. Waldhygiene, 7, 7—8 : 220—222.

Новосибирский государственный
университет.

SUMMARY

The hunting activity of steppe ants species was studied by way of observation and taking away their food by hand or with traps. In field experiments the food in different condition was offered to ants. The steppe ants association, acting as an integrate system, stretches its activity upon various vegetation layers and effects on invertebrates of various size and ecological groups (more than 130 species in total). Comparatively large inhabitants of the ground surface and soil predominate in the diet of *Formica pratensis*, small inhabitants of the grass — in that of *F. cunicularia*, and dead invertebrates — in *Myrmica scabrinodis*. Experiments with alternating isolation of the nests of different ants species have shown their hunting activity to be closely corresponded with territorial interrelations.
