

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

14

ЭКОЛОГИЯ

№ 1

ОТДЕЛЬНЫЙ ОТТИСК

1981

УДК 595.796 : 591.5

РОЛЬ МУРАВЬЕВ КАК ХИЩНИКОВ В СТЕПНЫХ БИОГЕОЦЕНОЗАХ

Ж. И. Резникова, Н. М. Самошилова

В степях Барабы, Восточного Казахстана и Тувы исследовалась хищническая деятельность муравьев и их воздействие на население беспозвоночных. Выявлено значительное перекрывание пищевых спектров разных видов. В периоды максимальной сезонной активности наиболее многочисленные виды муравьев в сумме потребляют около 1,5% биомассы беспозвоночных, которые могут входить в состав их добычи.

Муравьи являются важной составной частью большинства наземных биогеоценозов. Они действуют на численность беспозвоночных и мелких позвоночных животных, стимулируют почвообразовательные процессы, участвуют в расселении многих видов растений. Поэтому изучение муравьев — обязательная часть комплексных биогеоценотических исследований. Функциональная роль муравьев как хищников исследовалась в пустынях (Длусский, 1975) и в лесах (Длусский, 1967; Дмитриенко, Петренко, 1976; Holt, 1955; Wellenstein, 1957 и др.), а также на луговых пастбищах (Каяк е. а., 1972; Petal, 1974). В степных биогеоценозах исследования в этом плане начаты лишь недавно и проведены только на одном сообществе муравьев с доминированием *Formica pratensis* Retz. (Резникова, Куликов, 1978). Цель настоящей работы — оценка воздействия доминирующих видов муравьев на население степных беспозвоночных.

Исследования проводились в 1974—1978 гг. в юго-западной части Барабинской долиной разнотравно-типчаковой луговой степи (по Горшенину, 1955) на Озерном стационаре Биологического института СО АН СССР, в сухих типчаково-полынинных степях на каштановых почвах в Туве (юго-западный склон хребта Танну-Ола) и в Восточном Казахстане (среднее течение р. Аягуз). Изучались основные компоненты сообществ муравьев: в первом районе — *F. pratensis* Retz., *F. cunicularia glauca* Ruzs., *Myrmica scabrinodis* Nyl., во втором — *Formica uralensis* Ruzs., *F. picea* Nyl., *Campnothous japonicus aterrimus* Em., в третьем — *Cataglyphis aenescens* Nyl. В течение сезона, в 6—10 повторностях, проводились учеты интенсивности движения муравьев и приносимой ими добычи. Учет проводился в течение 30 мин, на протяжении всего периода фуражировочной активности муравьев с 15-минутными перерывами, а у мелких видов — непрерывно. Подробно методика этих учетов описана нами ранее (Резникова, Куликов, 1978).

Динамическая плотность особей на всем кормовом участке измерялась в метровых квадратах с экспозицией 2 мин. Численность семей определялась путем послойной раскопки гнезд. Для оценки численности беспозвоночных в Барабинской степи в средние декады июня, июля и августа проводились уксы энтомологическим сачком в шести повторностях в течение суток: в 6, 9, 12, 15, 18 и 21 ч (каждый учет в трех повторностях по 25 взмахов). По каждой группе беспозвоночных использовались среднемаксимальные данные за сутки. В Туве население беспозвоночных учитывалось с помощью биоценометров. Вследствие разреженности травостоя животные были хорошо заметны, и учет начинался с наиболее подвижных. Отдельно обследовалось население травостоя, поверхности почвы и верхнего почвенного слоя до глубины 5 см. Было заложено 25 биоценометрических проб по 1 м² в середине июля — в период максимальной сезонной активности муравьев. Не учитывались эндофитные насекомые и почвенные микроподартоиды. В Казахстане оценка численности беспозвоночных не проводилась.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЙ СОСТАВ ДОБЫЧИ МУРАВЬЕВ

Добыча муравьев всех видов характеризуется значительным систематическим разнообразием. Например, как было показано ранее (Резникова, Куликов, 1978), в пище *F. pratensis* встречается 115 видов бес-

позвоночных. В добыче всех муравьев заметную роль играют саранчовые, цикадки и тли, злаковые мухи, мелкие жуки — преимущественно чернотелки и слоники (табл. 1). Все это, судя по данным укусов и биоценометров, наиболее массовые насекомые степных ландшафтов. В пище относительно крупных муравьев — герпетобионтов (*F. pratensis*, *F. uralensis*, *C. japonicus*) преобладают обитатели наземного и почвенного ярусов, в частности чернотелки, саранчовые — геофилы (*Myrmeleotettix palpalis* Zub., личинки р. *Bryodema*), почвообитающие личинки. У муравьев, связанных с обследованием травостоя (*F. cunicularia*, *F. picea*, отчасти — *C. aenescens*), в добыче преобладают цикадки, тли, злаковые мухи, мелкие травяные клопы. Обращает на себя внимание в добыче фуражиров значительная доля муравьев своего и других видов. В пище доминантов — *F. pratensis* и *F. uralensis* — муравьи составляют 61 и 34%, примерно четверть из них — муравьи своего вида, остальные — особи подчиненных видов. Муравьи-доминанты приносят в гнездо главным образом свежеубитых особей, фуражиры остальных видов обычно подбирают на территории трупы муравьев разных видов.

В целом различия в составе добычи степных муравьев носят количественный характер; пищевые спектры разных видов, обитающих в одном биогеоценозе, в значительной мере перекрываются.

КОЛИЧЕСТВЕННЫЕ ПОКАЗАТЕЛИ ПОТРЕБЛЕНИЯ БЕЛКОВОЙ ПИЩИ

Средний вес добычи у муравьев-зоофагов (*F. pratensis*, *F. uralensis*, *F. cunicularia*, *F. picea*) соответствует среднему весу фуражиров. У муравьев, предлагающих трупы насекомых, наблюдаются существенные отклонения: так, *C. japonicus aterritus* (средний живой вес фуражира 12,4 мг) приносит много мелких насекомых, а *C. aenescens* (средний вес 3,5 мг), напротив, собирает крупных мертвых насекомых, превышающих вес фуражира в 2—3 раза (табл. 2). Доступность такой добычи может объясняться малочисленностью в данном биотопе муравьев-конкурентов. В плотно населенных многовидовых сообществах крупная добыча, как правило, встречается в небольшом количестве в пище почти всех видов муравьев.

Общий вес добычи зависит главным образом от численности семьи и связанных с ней параметров (см. графы 5—8 в табл. 2). Это особенно заметно при сравнении доминантов *F. pratensis* и *F. uralensis*. Средний вес добычи и длительность суточного периода фуражировочной активности у них одинаковы, а общий вес и количество пищи за день у *F. uralensis* примерно вдвое меньше, так же как и численность семей, динамическая плотность особей и площадь кормового участка.

Ранее было показано, что у *F. pratensis* в разных ландшафтах общий вес приносимой за день добычи изменяется почти прямо пропорционально численности семьи (Самошилова, 1979). Однако у некоторых видов наблюдаются существенные отклонения от этой зависимости. Так, *F. cunicularia* потребляет по весу в 8 раз, а *M. scabrinodis* — в 16 раз меньше добычи, чем *F. pratensis*, а численность семей у них меньше соответственно в 12—15 и 25 раз. Значит, они приносят в гнездо из расчета на каждую особь примерно в 1,5 раза больше добычи, чем доминант. По нашим предположениям, это связано с уровнем смертности муравьев в семье. *F. cunicularia* и *M. scabrinodis*, будучи подчиненными видами в сообществе (Резникова, 1976), составляют значительную часть добычи доминанта. Так, одна семья *F. pratensis* в течение сезона потребляет около 500 особей *F. cunicularia*, что составляет примерно 5% от общей численности семей этого вида, обитающих на территории доми-

Таблица 1

Систематический состав добычи степных муравьев, в % от общего количества добычи

Группы беспозвоночных	<i>Formica pratensis</i>	<i>F. uralensis</i>	<i>Cataglyphis aenescens</i>	<i>Camponotus japonicus aterrimus</i>	<i>Formica cunicularia glauca</i>	<i>Myrmica scabrinodis</i>	<i>Formica picea</i>
Паукообразные	2,1	1,2	4,4	1,3	1,9	1,4	1,2
Стрекозы	—	—	—	2,5	—	—	—
Прямокрылые	5,5	25,4	11,7	14,2	0,8	1,4	3,6
Равнокрылые	9,5	23,2	56,8	21,8	56,7	23,2	49,4
Клопы	5,9	0,5	—	1,3	9,3	11,3	1,2
Жуки	3,8	8,5	7,3	20,5	4,8	4,9	7,2
Сетчатокрылые	0,2	—	0,7	2,6	—	—	—
Перепончатокрылые	63,0	36,1	9,7	20,5	15,9	39,4	20,5
Чешуекрылые	2,0	0,2	0,7	—	3,7	1,4	—
Двукрылые	3,0	3,5	7,3	12,7	5,8	10,6	14,5
Почвенные личинки и гусеницы .	5,0	1,4	1,4	2,6	1,1	6,4	2,4

Таблица 2

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

Вид муравьев	Средний вес 1 экз. добычи, мг	Средний вес всей добычи за день, мг	Колич. добычи за день, экз.	Длительность периода фурражировочной активности, ч	Численность семьи, тыс. экз.	Интенсивность движения фурражиров у входа в гнездо, экз/мин	Среднемаксимальная плотность особей на кормовом участке, экз/дм ² /мин	Площадь кормового участка, м ²	Плотность гнезд, шт/га
<i>F. pratensis</i> . . .	6,5±0,5	1240	155	9	10	40	0,2	700	4
<i>F. uralensis</i> . . .	6,6±0,5	500	75	8	4	16	0,1	300	6
<i>C. aenescens</i> . . .	8,8±2,0	185	22	9	0,6	4	0,03	300	200
<i>C. japonicus</i> . . .	2,8±0,2	165	55	7	6	13	0,08	800	3
<i>F. cunicularia</i> . . .	1,4±0,3	150	130	9	0,8	3,5	0,02	120	150
<i>M. scabrinodis</i> . . .	1,1±0,2	85	72	6	0,4	2,1	0,04	50	80
<i>F. picea</i> . . .	3,6±0,8	60	16	8	0,3	1,9	0,04	80	500

нанта. Муравьи рода *Myrmica* входят в состав добычи и *F. pratensis* и *F. cunicularia*, так что за сезон таким путем гибнет 3—4% от общей численности семей. Кроме того, муравьи мелких видов часто становятся жертвой пауков сем. *Lycosidae*. Это подтверждается нашими наблюдениями за индивидуально помеченными *F. cunicularia* и *C. aenescens* в большом числе повторностей (Резникова, Шиллерова, 1978). Поэтому вероятно, что муравьи подчиненных видов потребляют больше белковой пищи для того, чтобы выкормить больше молоди и покрыть постоянную убыль внегнездовых рабочих. Напротив, *C. japonicus*, практически не имеющие врагов среди беспозвоночных животных, характеризуются минимальными показателями потребления белковой пищи. При численности семей в 1,5 раза больше, чем у обитающего в том же биотопе *F. uralensis*, этот вид потребляет примерно в 3 раза меньше добычи.

ВОЗДЕЙСТВИЕ МУРАВЬЕВ НА ЧИСЛЕННОСТЬ БЕСПЗВОНОЧНЫХ

Высокая плотность гнезд муравьев в степях (см. табл. 2) позволяет предположить их существенное воздействие на численность беспозвоночных. Мы попытались сравнить суммарную биомассу и количество добычи муравьев разных видов с общей биомассой и количеством беспозвоночных по данным биоценометрических проб и укусов (в последнем случае в добыче муравьев рассматривались только животные, встречающиеся в травостое).

В сухих степях Тувы общее количество учтенных беспозвоночных составило 37 экз./ m^2 , или 0,25 г./ m^2 живого веса. Сходные цифры указываются в литературе для сухих лугов и пастбищ Европы: 0,29—0,39 г./ m^2 (Olechowicz, 1977); до 0,32 г./ m^2 (Kajak, 1977); 0,58—0,79 г./ m^2 (Naess e. a., 1975). В Барабинской степи общее количество беспозвоночных травостоя равнялось в июне 380 экз./ m^2 , в июле — 120 экз./ m^2 и в августе — 66 экз./ m^2 ; общий живой вес соответственно 1,9; 0,6 и 0,4 г./ m^2 . По этим показателям Барабинская колочная степь близка к лесостепи европейской части СССР (Чернов, 1967; Чернов, Руденская, 1975).

Таким образом, в периоды высокой сезонной активности муравьев (середина июня в Барабе и середина июля в Туве) в этих районах наблюдаются различия в численности беспозвоночных более чем в 10 раз. Несмотря на это, степень воздействия муравьев на население беспозвоночных в Тувинской и Барабинской степях оказалась примерно одинаковой. Доля потребляемой муравьями добычи от общей численности беспозвоночных была пересчитана на 1000 m^2 с учетом всех гнезд муравьев, приходящихся на эту площадь. Не принимались во внимание беспозвоночные, которые недоступны фуражирам: почвенные микроарthropоды, эндофитные насекомые, а также дневные бабочки и те виды мух, которые ни разу не были встречены в добыче муравьев (фуражиры приносят главным образом злаковых мух). Получилось, что в период максимальной сезонной активности фуражиры разных видов ежедневно приносят в гнездо около 1,5% от всей биомассы доступных им беспозвоночных, обитающих в верхнем почвенном слое, на поверхности почвы и в травостое, включая и самих муравьев. В течение сезона в сухих степях Тувы муравьи собирают около 5 кг беспозвоночных с гектара. Этот показатель сведен с данными Г. М. Длусского (1975) по саксауловым лесам.

Интересно сравнить воздействие муравьев как хищников в степных биоценозах и лесах, где они изучались многими исследователями вследствие широко известной практической пользы, которую муравьи приносят, защищая лес от вредителей. Однако в литературе приводятся лишь

абсолютные цифры. В лесах умеренной зоны доминирующие виды муравьев группы *F. rufa* потребляют в 60—100 раз больше добычи, чем муравьи в исследованных нами сообществах (Длусский, 1967; Holt, 1955; Wellenstein, 1957). Данные по численности беспозвоночных в лесных биогеоценозах касаются лишь отдельных групп (Moulder, Reichle, 1972; Kleinert, 1976; Ricci, 1976). Обобщая эти данные, можно ориентировочно считать, что численность беспозвоночных, которые могут входить в добычу муравьев, в лесных биогеоценозах в 10—50 раз больше, чем в сухих степях Тувы. Ю. И. Чернов, К. С. Ходашова и Р. И. Злотин (1967) приводят суммарную биомассу беспозвоночных для травяно-зеленомощникового ельника Подмосковья — 350 кг/га. Okolo 80% биомассы приходится на долю почвенных животных, а биомасса групп, которые могут входить в пищу муравьев, составляет около 70 кг/га, т. е. примерно в 25 раз больше, чем в сухих степях.

В целом можно предположить, что воздействие муравьев на численность беспозвоночных сходно во всех сравниваемых зонах и ландшафтах: в колочной луговой степи, в сухих степях, в пустыне и в лесной зоне. Если это предположение справедливо, то стабильность воздействия муравьев на численность беспозвоночных, которая в разных зонах может различаться в 100 раз, видимо, достигается различными путями. В пустынях — это высокая пищевая специализация большого числа видов, принадлежащих к разным размерным категориям (Длусский, 1975); в лесах — подавляющее воздействие доминантных рыжих лесных муравьев, достигших наивысшего расцвета общественной организации в пределах своей группы и численности 4—5 млн. особей на гектар (Захаров, 1978). Специфика степных сообществ муравьев состоит в совместном обитании и высокой численности видов с широко перекрывающимися трофическими нишами. Разграничение сфер их деятельности, как было показано ранее (Резникова, 1975, 1976, 1977), складывается за счет тонких экологических механизмов.

Биологический институт СО АН СССР

Поступила в редакцию
21 июня 1979 г.

ЛИТЕРАТУРА

- Горшенин К. П. Почвы южной части Сибири от Урала до Байкала. М., «Наука», 1965, 591 с.
- Длусский Г. М. Муравьи рода Formica. М., «Наука», 1967, 236 с.
- Длусский Г. М. Муравьи саксауловых лесов дельты Мургаба. — В сб. Насекомые как компоненты биогеоценоза саксаулового леса. М., «Наука», 1975, с. 159—185.
- Дмитриенко В. К., Петренко Е. С. Муравьи таежных биогеоценозов Сибири. Новосибирск, «Наука», 1976, 218 с.
- Захаров А. А. Оценка численности населения комплекса муравейников. — Зоол. журнал, 1978, т. 57, № 11, с. 1656—1661.
- Резникова Ж. И. Неантагонистические взаимоотношения муравьев, занимающих сходные экологические ниши. — Зоол. журнал, 1975, т. 54, № 7, с. 1020—1031.
- Резникова Ж. И. Иерархия видов в сообществе степных муравьев. — В сб. Групповое поведение животных. М., «Наука», 1976, с. 315—318.
- Резникова Ж. И. Межвидовые и внутривидовые отношения степных муравьев в Западной Сибири и сопредельных районах. Автореф. канд. дисс. М., Институт эволюционной морфологии и экологии животных им. А. Н. Северцова, 1977.
- Резникова Ж. И., Кулаков А. В. Особенности питания и взаимодействия разных видов степных муравьев (Hymenoptera, Formicidae). — Энтомол. обозрение, 1978, т. 57, № 1, с. 68—79.
- Резникова Ж. И., Шиллерова О. А. Организация кормового участка и особенности индивидуального поведения у прыткого степного муравья *Formica cunicularia glauca* (Hymenoptera, Formicidae). — В сб. Вопросы экологии (вид, популяция, сообщество). Новосибирск, 1978, с. 157—170.
- Самошилова Н. М. Изменение количественных показателей охотничьей активности лугового муравья *Formica pratensis* Petz. в зависимости от местообитания. — В сб. Муравьи и защита леса, № 6. Тарту, 1979, с. 128—132.

- Чернов Ю. И. Некоторые особенности структуры животного населения Европейской лесостепи на примере беспозвоночных. — В сб. Структура и функционально-биогеоценотическая роль животного населения суши, № 2. М., 1967, с. 24—26.
- Чернов Ю. И., Руденская Л. В. Комплекс беспозвоночных обитателей травостоя как ярус животного населения. — Зоол. журнал, 1975, т. 54, № 6, с. 884—894.
- Чернов Ю. И., Ходашова К. С., Злотин Р. И. Наземная зоомасса и некоторые закономерности ее зонального распределения. — Журнал общ. биол., 1967, т. 28, № 2, с. 188—198.
- Holt S. J. On the foraging activity of wood ants. — J. Anim. Ecol., 1955, v. 24, p. 1—34.
- Kajak A. A., Vreymer J., Petal E., Olechowicz E. The influence of ants on the meadow invertebrates. — Ecol. Polska, 1972, v. 20, № 17, p. 163—171.
- Kajak A. Drapiezce bezkregowe w ekosystemach trawiastych. — Wiad. Ekol., 1977, v. 23, № 2, p. 132—178.
- Kleinert J. n. Survey of Arthropoda planticola with regard on Coleoptera in Quercocarpinetum. — Entomol. probl., 1976, v. 13, p. 31—42.
- Moulder B. C., Reichle D. E. Significance of spider predation in the energy dynamics of forest-floor arthropod communities. — Ecol. Monogr., 1972, v. 42, № 4, p. 473—498.
- Naess S., Steigen A. L., Solhoy T. Standing crop and calorific content in vertebrates from Hardangervidda. — Ecol. Stud., 1975, v. 17, p. 151—159.
- Olechowicz E. The effect of mineral fertilization on the insect community of the herbage in a meadow. — Pol. Ekol. Stud. (PRL 33), 1977, v. 2, № 4, p. 129—136.
- Petal J. Analysis of a sheep pasture ecosystem in the pieniny Mountains (the Carpathian). XV. The effect of pasture management and population. — Ekol. Polska, 1974, v. 22, № 3/4, p. 679—692.
- Riccu G. La prairie permanente du nord-ouest Francais le Pin-Haras. — Pol. Ekol. (PRL) 1976, v. 2, № 2, p. 51—66.
- Weilenstein G. Die Beeinflussung der forstlichen Arthropoden — fauna durch Waldameisen (*Formica rufa* gruppe). — Z. ang. Entomol., 1957, v. 41, p. 368—385.