МИНИСТЕРСТВО ВЫСШЕГО И СРЕДНЕГО СПЕЦИАЛЬНОГО ОБРАЗОВАНИЯ РСФСР
НОВОСИБИРСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
имени ЛЕНИНСКОГО КОМСОМОЛА

ВОПРОСЫ ЭКОЛОГИИ

СООБЩЕСТВА И БИОГЕОЦЕНОТИЧЕСКАЯ ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ ЖИВОТНЫХ В ПРИРОДЕ

Выпуск 6

СБОРНИК НАУЧНЫХ ТРУДОВ

Ответственный редактор
профессор И. В. Стебаев

НОВОСИБИРСК
1980

Ж.И.Резникова

ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ МУРАВЬЕВ РАЗНЫХ ВИДОВ В СТЕПЯХ ТУВЫ

В многовидовых ассоциациях муравейников используются различные пути разграничения сфер деятельности разных видов в зависимости от степени перекрывания их экологических ниш и суммарной динамической плотности муравьев на территории (Стебаев,1971; Сейма, 1972,1979; Стебаев, Резникова, 1974; Длусский, 1975; Резникова, 1976,1977,1979). Максимальное разнообразие механизмов разграничения достигается в степных ландшафтах. Это было показано на примере ассоциаций с доминированием лугового муравья в луговых степях Барабы и Казахстана (Стебаев, Резникова, 1974; Резникова, 1977; Резникова, Куликов, 1978). Для степей Тувы характерна на порядок большая плотность гнезд муравьев разных видов - до 140 на 100 $м^2$ (Жигульская, 1968). Суммарная плотность фуражиров, по нашим данным, здесь примерно вдвое больше, чем в Барабинской луговой степи. Вместе с тем резко континентальные климатические условия, более суровые, чем в луговых степях, должны приводить либо к дивергенции экологических ниш муравьев, либо к обострению их межвидовой конкуренции. Целью данной работы является выяснение механизмов взаимодействия разных видов муравьев в этих условиях.

Район и методика исследований

Работа проводилась в сухих типчаково-ковыльных кустарничковых степях Тувы на каштановых почвах (западный склон хребта Танну-Ола, окрестности с. Самагалтай). Наблюдения велись на двух участках площадью 1 200 $м^2$ каждый, разбитых на квадраты со стороной 0,5 м. Для выявления пространственного распределения фуражиров проводились измерения динамической плотности особей несколькими наблюдателями, с экспозицией 2 мин. в каждом квадрате. Предварительно было помечено по 500 особей в 4 гнездах *Camponotus japonicus aterrimus* и по 500-800 - на 5 фуражировочных дорогах 3 гнезд *Formica uralensis*. В ряде случаев проводились индивиду-

альные наблюдения над помеченными муравьями с момента их выхода из гнезда (Резникова, Шиллерова, 1978).

Для выяснения закономерностей взаимодействия разных видов подсчитывалось число агрессивных столкновений муравьев на кормушках, расставленных на участках через каждый метр (Резникова, 1976, 1979). Для выявления связи иерархического положения вида с численностью семей мы наращивали численность семей подчиненных видов, предлагая им куколки из соседних гнезд (см. рис. 1). Численность семей на контрольных участках определялась путем послойной раскопки гнезд. В течение сезона проводилось 8 учетов добычи, приносимой муравьями (Арнольди и др., 1979). Учет велся в течение всего суточного периода фуражировки, по 30 минут с 15-минутными перерывами.

Эколого-этологическая характеристика компонентов ассоциации

Черноголовый муравей F. uralensis. В исследуемой ассоциации число семей составляло 5-7 на гектар; семьи поликалические, с 2-3 вспомогательными гнездами. Диаметр вала основных гнезд 60-100 см, длина фуражировочных дорог 10-15 м. Численность семей около 5 000 особей. Все 8 обследованных семей оказались моногинными. В отличие от ранее изученного F. pratensis, у черноголового муравья вторичное деление территории выражено очень слабо. Большинство фуражиров выполняют на кормовом участке различные функции и в течение дня обрабатывают разные зоны. Территории, используемые основным гнездом и вспомогательными, широко перекрываются (Резникова, Шиллерова, 1979). В течение всего сезона между гнездами наблюдаются массовые обмены муравьями и молодью. Обмены происходят через основное гнездо и носят особенно интенсивный характер в начале июня. В отличие от описанного Р.Розенгреном (Rosenqren, 1969) поселения, в котором вспомогательные гнезда образовывались на основе зимовочных, в исследуемых нами поселениях все муравьи перед началом зимовки переходят в основное гнездо. Вспомогательные гнезда возобновляются летом, в период интенсивной фуражировки. Это было показано путем раскопки 30 гнезд в конце сентября, за несколько дней до обильного снегопада.

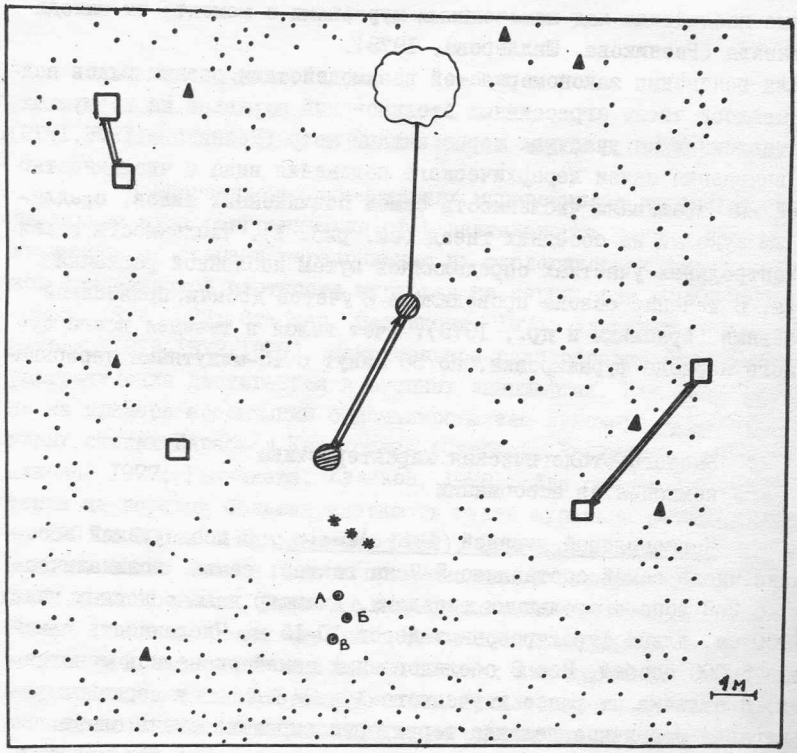

Рис.I. Картосхема многовидовой ассоциации муравейников.
Условные обозначения: I - гнездо F. uralensis , 2 - C. japonicus 3 - M. lobicornis , 4 - F. picea ; 5 - обменные дороги, 6 - фуражировочные дороги, 7 - кормовые пещерки, 8 - куст караганы; А - односекционное гнездо F. picea , в которое были добавлены куколки, Б,В - соседние гнезда F. picea , уничтоженные доминантом в ходе эксперимента.

Camponotus japonicus derrimus . Число семей - 3-4 гнезда на гектар. 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, заглубленными в почву. Гнезда имеют секционную структуру и сходны с гнездами пустынного *C. xerxes* (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, распределен в разных гнездах. Кормовой участок имеет площадь около 800 м^2. Фуражировочные дороги, заглубленные в почву, ведут к кустам караганы с колониями цикадок или спускаются в пойму к деревьям (черемуха, тополь) с колониями тлей. В средней зоне кормового участка располагаются колонии тлей и цикадок в корнях растений (кормовые пещерки). Учеты распределения помеченных муравьев показали, что участки, используемые разными гнездами одной семьи, не перекрываются. Если гнезда состоят из нескольких секций, то участки, посещаемые муравьями каждой секции, тоже разграничены. Территории, принадлежащие соседним семьям, разделены нейтральными зонами.

Formica picea распространены во всех ландшафтах, от долин до высокогорья. Число гнезд в исследуемых ассоциациях - 500 на гектар. Большинство гнезд (1-3 - секционные, население каждой секции - около 100 особей. Семьи полигинные; самки (до 8) находятся обычно в одной из секций. Стимулируя обмены между секциями при помощи избыточного числа куколок, которые предлагались муравьям, мы выяснили, что секции одной семьи могут находиться на расстоянии до 5 м одна от другой, а между ними нередко располагаются секции других семей. В этих случаях между муравьями нередки стычки. Индивидуальные наблюдения за муравьями показали, что фуражиры действуют на кормовом участке независимо друг от друга. Муравьи используют колонии цикадок на кустах караганы и в кормовых пещерках. Помимо добычи, которую им удается поймать или подобрать, *F. picea* часто воруют добычу у фуражиров других видов.

Myrmica lobicornis. В исследуемой ассоциации гнезда этого вида в большинстве односекционные, количество их в среднем 120 на гектар, население каждой секции около 200 особей.

Разграничение сфер деятельности разных видов

Разграничение трофических ниш. Как видно из табл. I,2, наиболее активным хищником среди исследованных видов является черноголовый муравей. В его добыче преобладают саранчовые и равнокрылые (главным образом цикадки), а также муравьи. Среди муравьев четверть составляют особи своего вида, а остальные – *F. picea* и единичные *C. japonicus aterrimus*.

Таблица I

Систематический состав добычи муравьев разных видов (в процентах от общего количества добычи)

Систематические группы	Виды муравьев		
	F. uralensis	C. japonicus aterrimus	F. picea
кл. *Arachnidae*	I,5	I,3	I,2
кл. *Insecta*, отряды:			
Odonata	–	2,5	–
Orthoptera	25,4	I4,I	3,7
Homoptera	23,2	2I,8	49,3
Heteroptera	0,5	I,3	I,2
Coleoptera	8,5	20,5	7,2
Neuroptera	–	2,6	–
Hymenoptera	36,2	20,5	20,5
Lepidoptera	0,2	–	–
Diptera	3,6	I2,7	I4,5
личинки и гусеницы	I,3	2,6	2,4

Таблица 2

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

Виды муравьев	Средний вес экз. добычи	Средний вес добычи за день (мг)	Кол-во добычи за день	Численность муравьев (экз./га)
F. uralensis	6,6 ± 0,5	500	75	25 тыс.
C. japonicus	2,8 ± 0,2	I65	55	I8 тыс.
F. picea	3,6 ± 0,8	60	I6	I50

C. japonicus aterrimus питаются преимущественно мертвыми, в том числе сухими насекомыми, чем объясняется значительно меньший средний вес добычи. В пище преобладают жуки (преимущественно чернотелки и слоники), а также равнокрылые, саранчовые, муравьи и злаковые мухи.

F. picea выбирают наиболее мелких насекомых, как живых, так и мертвых; более половины составляют цикадки, тли, злаковые мухи и около 20% - муравьи.

В целом пищевые спектры всех видов обладают некоторой специфичностью, но значительно перекрываются, что создает предпосылки для конкуренции.

Локализация муравьев в разных ярусах выражена слабо по сравнению с ассоциациями муравейников в луговых степях (Стебаев, Резникова, I974). Травостой, вследствие его разреженности, практически не используется муравьями. Деятельность активных фуражиров сосредоточена на поверхности почвы. Трофобионты всех видов посещают кусты караганы, причем нередко разные ветви крупного куста используются разными видами . Кроме того, все муравьи посещают кормовые пещерки с колониями корневых тлей и цикадок.

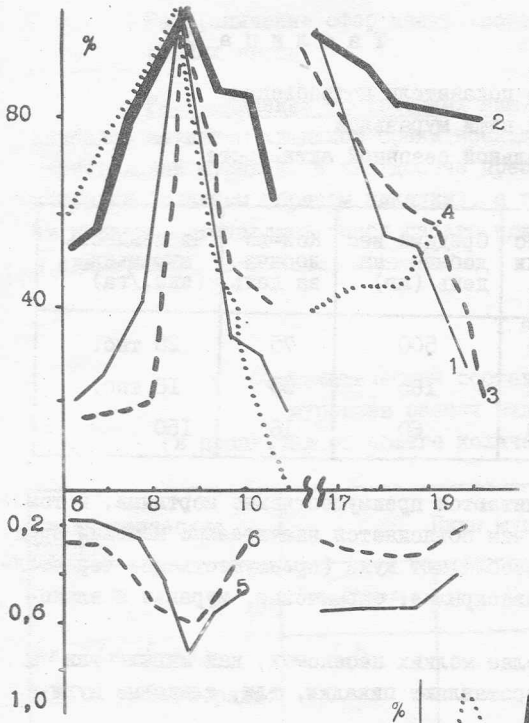

Рис.2. Суточные изменения средней динамической плотности F. uralensis (1), C. japonicus (2), F. picea (3), M. lobicornis (4) в процентах от максимального для каждого вида значения и соответственно изменение величины коэффициента корреляции между динамической плотностью пар видов: F. uralensis и F. picea (5) и C. japonicus и F. picea (6).

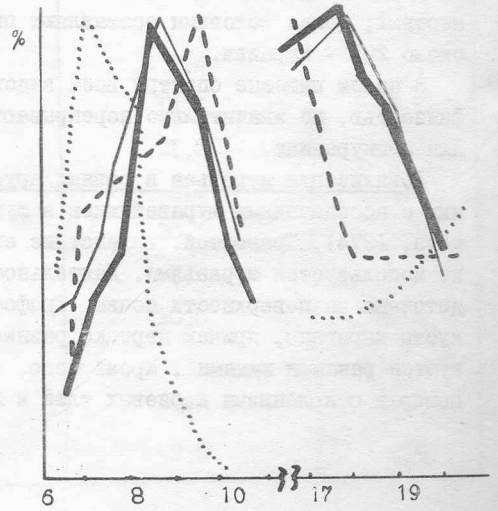

Рис.3. Суточные изменения площадей кормовых участков разных видов муравьев. Условные обозначения: те же, что на рис.2.

Ритмы суточной активности и разграничение кормовых участков. Периоды суточной активности всех видов в Тувинской степи очень коротки вследствие значительных перепадов температуры воздуха. Все виды имеют два четко выраженных пика активности, приходящиеся на утренние и вечерние часы. Однако муравьи используют даже столь малую возможность для разграничения периодов активности. На рис.2, 3 видно, что максимумы динамической плотности на кормовом участке совпадают у всех видов в течение обоих периодов активности (только у *M. lobicornis* пик активности смещен к вечеру). Это говорит об одинаковых требованиях муравьев к условиям фуражировки. Однако наибольшее расширение площади кормового участка происходит одновременно только у черноголового муравья и у *C. japonicus aterrimus*. У *M. lobicornis* пики смещены на более холодное время суток, а у *F. picea* – на более жаркие часы.

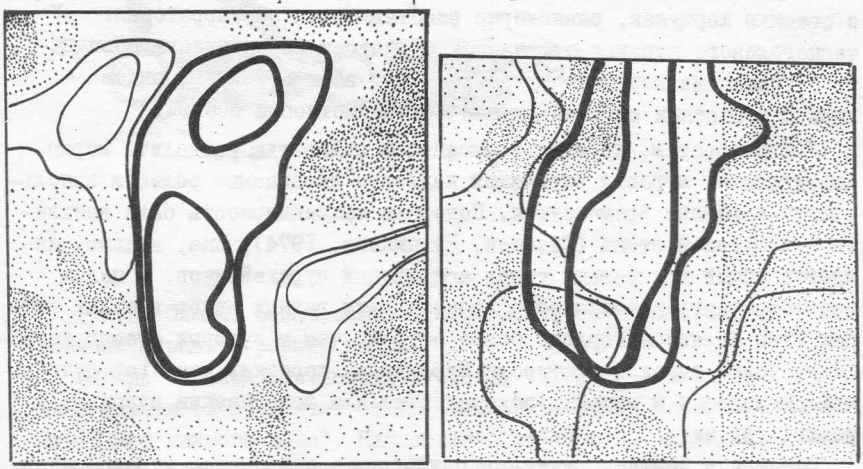

Рис.4. Охраняемые территории муравьев разных видов, выявленные с помощью кормушек (а), и кормовые участки, выявленные путем учетов динамической плотности (б).

Внутренние линии оконтуривают области со значениями динамической плотности особой не менее 75% от максимального. Максимальные значения динамической плотности особей для рис. 4б: *F. uralensis* – 0,I экз./дм^2/мин; *C. japonicus* – 0,08; *F. picea* 0,04; *M. lobicornis* – 0,05. Максимальные значения плотности муравьев на кормушках для рис.4а: *F. uralensis* – I экз./дм^2; *C. japonicus* – 0,5; *F. picea* – 0,7; *M. lobicornis* – 0,5.

Соответственно меняется и степень разграничения кормовых участков. На рис.4 видно, что кормовые участки черноголового муравья и C. japonicus почти не перекрываются. Напротив, муравьи F. picea , несмотря на то, что большинство гнезд этого вида удалено от гнезд более крупных муравьев (см. рис. I), встречаются на всей территории ассоциации. Вследствие высокой численности этого вида разграничение касается лишь зон с максимальной динамической плотностью фуражиров. При этом чем сильнее возрастает динамическая плотность муравьев на участке, тем больше степень разграничения: коэффициент корреляции между численностью фуражиров черноголового муравья и F. picea , а также F. picea и C. japonicus aterrimusна территории меняется в течение суток от -0,I до -0,7 (рис.3).

На рис.4 показаны границы охраняемых территорий, выявленных с помощью кормушек, равномерно расставленных по территории. У черноголового муравья охраняемая территория практически совпадает с границами кормового участка, а у всех остальных видов - лишь с областями высокой динамической плотности особей.

Таким образом, не имея возможности полностью разделить кормовые участки, муравьи стремятся наиболее посещаемые области использовать в разное время суток. Подобная закономерность была выявлена и в луговой степи (Стебаев, Резникова, I974), она, видимо, является общей для разных типов ассоциаций муравейников. В целом проблема разграничения сфер деятельности разных видов в сухих степях Тувы является гораздо более острой, чем в луговых степях, вследствие более высокой плотности фуражиров, коротких периодов суточной активности и меньших возможностей для локализации муравьев в разных ярусах.

Отношения доминирования-соподчинения в ассоциации муравейников. В условиях тесного сосуществования разных видов муравьев с широко перекрещивающимися экологическими нишами возникают устойчивые отношения доминирования-соподчинения, с помощью которых достигается упорядочивание структуры сообщества и рациональное использование кормовых ресурсов (Резникова, I976). В исследуемой ассоциации механизмы иерархических отношений представляют особый интерес вследствие резко выраженной межвидовой конкуренции.

Об иерархических рангах разных видов в ассоциации можно судить по схеме, иллюстрирующей направленность и относительное количест-

во агрессивных столкновений муравьев на кормушках. Выделяются два доминанта – F. uralensis и C. japonicus aterrimus, субдоминант I порядка – F. picea и субдоминант II порядка – M. lobicornis. На рис.5 видно, что доминанты практически не подвергаются нападениям со стороны подчиненных видов. Самым напряженным звеном в иерархической цепи являются субдоминанты I порядка: они подвергаются нападениям со стороны обоих доминантов, и сами часто нападают на субдоминанта II порядка M. lobicornis. Характерно, что доминирующие виды сталкиваются с видом самого низкого ранга лишь в единичных случаях.

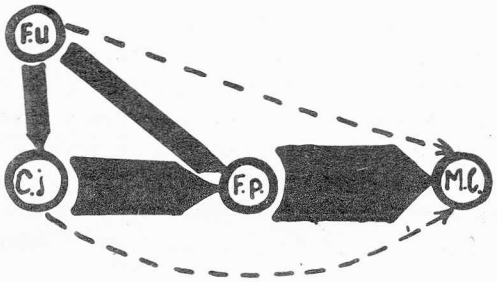

Рис.5. Схема, показывающая направленность и интенсивность столкновений муравьев разных видов.

Ширина стрелок соответствует числу кормушек, на которых наблюдались стычки (в процентах от максимального числа кормушек, занятых муравьями данного вида). Направленность стрелок указывает инициаторов и объекты нападения.

Условные обозначения:

F.u. – F. uralensis, p – F. picea, M. – M. lobicornis, C.j – C. japonicus.

Наибольший интерес представляет взаимодействие доминантов друг с другом и с F. picea, так как для них характерно максимальное перекрывание экологических ниш. Ранее (Резникова, 1971, Stebaev, Reznikova, 1971) было показано, что между черноголовым муравьем

и F. picea существуют не только конкурентные, но и своеобразные мутуалистические отношения, когда F. picea выступает в роли разведчика при поиске пищи в лабиринтах. Используя лабиринты той же конструкции, мы выяснили, что в исследуемой ассоциации F. picea служит разведчиком для обоих доминантов. Это дало возможность исследовать взаимодействие доминирующих видов при нарушении ими границ без применения кормушек, которые могли бы вызвать массовую мобилизацию муравьев-трофобионтов.

В нашем эксперименте F. picea были использованы как муравьи-"актеры": они вытаскивали приманку из лабиринтов, недоступных доминантам и расставленных в пограничных областях их кормовых участков. Вслед за F. picea муравьи доминирующих видов проникали на чужую территорию. В таких пограничных инцидентах победителями всегда выступали муравьи F. uralensis благодаря массовой и быстрой мобилизации на том участке, где происходили первые стычки. В наших наблюдениях на участок площадью около 9 $м^2$ в течение часа было мобилизовано около 300 особей F. uralensis . Такие столкновения происходили лишь в периферийных областях охраняемых территорий. Вглубь чужого участка муравьи ни того, ни другого вида не заходили.

В эксперименте с наращиванием численности семьи субдоминантов (см. рис.I) было выяснено, что равновесие в ассоциации поддерживается за счет активной регуляции численности семей подчиненных видов со стороны доминанта (Резникова, I979). Видимо, динамическая плотность муравьев в исследуемой ассоциации является предельно высокой, так как ее искусственное увеличение вызывает стереотипную реакцию доминанта: F. uralensis уничтожают население гнезд F. picea на участках, где контакты с ними становятся слишком частыми, а F. picea блокируют входы в гнезда M. lobicornis , не давая приносить туда пищу.

Заключение

В многовидовой ассоциации муравейников в степях Тувы муравьи разных видов имеют мало возможности для разграничения сфер деятельности вследствие коротких периодов суточной активности, сходных трофических спектров и дефицита площади кормовых участков, обусловленной высокой плотностью поселения. Все это приводит

к обострению межвидовой конкуренции. Для избегания столкновений муравьи разных видов используют способ, по-видимому, общий для многих ассоциаций муравейников: наиболее посещаемые области кормовых участков они используют в разное время суток. Вследствие высокой динамической плотности особей в ассоциации поддерживается жесткая иерархическая структура. Возможность роста семей подчиненных видов активно регулируется со стороны членов ассоциации, стоящих на ближайшей верхней иерархической ступени.

Литература

Арнольди К.В., Гримальский В.И., Демченко А.В., Дмитриенко В.К., Захаров А.А., Кипятков В.Е., Купянская А.Н., Резникова Ж.И. Изучение экологии муравьев. – В сб.: Муравьи и защита леса. Тарту, 1979, с.156–171.

Длусский Г.М. Строение гнезд у пустынных муравьев. – Зоол.журн., 1979, т.53, №2, с.224–236.

Длусский Г.М. Муравьи саксауловых лесов дельты Мургаба. – В сб.: Насекомые как компоненты биогеоценоза саксаулового леса. М., 1975, с.159–185.

Жигульская З.А. Население муравьев *Formicidae* степных ландшафтов Тувы. – В кн.: Структура и функционально-биогеоценотическая роль животного населения суши. Новосибирск, 1968, с.115–139.

Резникова Ж.И. Иерархия видов в сообществе степных муравьев. – В сб.: Групповое поведение животных. М., 1976, с.116–120.

Резникова Ж.И. Межвидовые и внутривидовые отношения степных муравьев в Западной Сибири и сопредельных районах.: Автореф. на соиск. учен. степ. канд. биол. наук.–М., 1977, 25 с.

Резникова Ж.И. Иерархия видов и возможность роста семьи у степных муравьев. – В сб.: Муравьи и защита леса. Тарту, 1979, с.124–128.

Резникова Ж.И., Куликов А.В. Особенности и взаимодействия разных видов степных муравьев (*Hymenoptera, Formicidae.*)– Энтомол. обозр., 1978, т.57, №1, с.68–80.

Резникова Ж.И., Шиллерова О.А. Организация кормового участка и особенности индивидуального поведения у прыткого степного муравья *Formica cunicularia glauca.*– Вопросы экологии. Новосибирск, 1978, вып.4, с.157–170.

Резникова Ж.И., Шиллерова О.А. Экология и поведение *Formica uralensis* в степных ландшафтах Тувы. – Вопросы экологии. Новосибирск, 1979, вып.5, с.112–132.

Стебаев И.В. Структура охраняемой территории *Formica pratensis* Retz. и взаимодействие муравьев одного и разных видов. – Зоол. журн., 1971, т.50, №10, с.1504–1519.

Стебаев И.В., Резникова Ж.И. Система пространственно-временных взаимоотношений в многовидовых поселениях степных муравьев. –

Rosengren R. Notes regarding the growth of a polycalic nest system in Formica uralensis Ruzsky. – Notulae Entomol., 1969, 49, p. 211–230.

Stebaev I.V., Reznikova J.I. Two interaction types of ants living in steppe ecosystem in South Siberia. – Ecol. Polska, 1972, 20, 11, p. 103–109.

Биологический институт СО АН СССР