

Нейроны с низкой светочувствительностью обладают высоким яркостным порогом, при достижении которого они запускают тот или иной прием поворота и, следовательно, включаются в разомкнутую систему контроля.

На основании проведенных исследований можно заключить, что фототропические повороты осуществляются преимущественно по разомкнутой системе управления и не зависят от интенсивности освещения в широких диапазонах от 100 лк и более. Только при низких интенсивностях освещения (ниже 100 лк) фототропические повороты зависят от интенсивности освещения и осуществляются по замкнутой системе управления, при которой движение насекомого постоянно контролируется зрительной отрицательной обратной связью.

Можно предположить, что в реакциях фототропизма управление движением насекомых осуществляется набором нейронов, имеющих различные пространственные характеристики и обладающих различной светочувствительностью.

- Францевич Л. И., Золотов В. В. Динамика поворота к источнику света у мухи-пчеловидки // Журн. общ. биологии.— 1973.— 34, № 5.— С. 654—660.
- Францевич Л. И., Золотов В. В. Влияние интенсивности освещения на поворот к источнику света у мухи-пчеловидки *Eg. tenebrae* // Журн. эволюц. биохимии и физиологии.— 1974.— 10, № 5.— С. 529—531.
- Erber J., Menzel R. Visual interneurons in the median protocerebrum of the bee // J. Comp. Physiol.— 1977.— A121, N 1.— P. 65—77.
- Land M. F. Orientation of jumping spiders in the absence of visual feedback // J. Exp. Biol.— 1971.— 54, N 1.— P. 177—198.
- Mittelstaedt H. Control systems of orientation in insects // Ann. Rev. Entomol.— 1962.— 7.— P. 177—198.
- Yagi A. Phototropism of *Dixippus morosus* // J. Gen. Physiol.— 1927.— 11, N 3.— P. 297—303.
- Zolotov V. V., Frantsevich L. I., Falk E.-M. Kinematik der phototaktischen Drehung bei der Honigbiene *Apis mellifera* L. // J. Comp. Physiol.— 97, N 4.— P. 339—353.

Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена
АН УССР (Киев)

Получено 19.03.87

УДК 595.796(477)

А. Г. Радченко

ОСОБЕННОСТИ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ КОРМОВОГО УЧАСТКА У *TARINOMA KINBURNI* (HYMENOPTERA, FORMICIDAE)

Исследования проводились в июле—августе 1984 г. в песчаной степи Черноморского биосферного заповедника (Херсонская обл.), где тапинома является одним из наиболее массовых представителей мирмекофауны. Опыты проводились на 4 семьях, методика описана в каждом конкретном случае.

Гнезда *T. kinburni* Kawaja имеют очень сложное строение (Радченко, 1985). Охраняемой территории в нормальных условиях нет, и кормовые участки различных семей могут частично перекрываться. Однако в случае обнаружения обильного источника пищи вблизи него возникает охраняемая зона, и муравьи из других гнезд изгоняются.

При поиске добычи активные фуражиры обследуют территорию и в случае нахождения источника пищи возвращаются с ней в гнездо, оставляя пахучий след на субстрате. При встрече с особями из своего гнезда разведчик обменивается с ними ударами антенн. В результате рабочие возбуждаются, начинают искать оставленный след, ощупывая почву

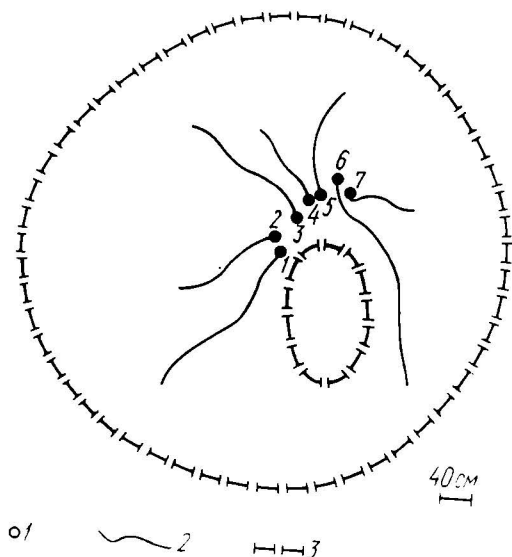


Рис. 1. Максимальное расстояние мобилизации *Tapinoma kinburni*:

1 — выходы из гнезда; 2 — фуражировочные дороги; 3 — ограждение гнезда.

усиками. Найдя след, муравьи устремляются к кормушке. Насытившись, они возвращаются в гнездо, при этом оставляя метки на субстрате и возбуждая встречающихся фуражиров. Подобный способ мобилизации позволяет эффективно организовать фуражировку в случае появления обильного источника пищи, причем скорость накопления муравьев на кормушке высока. Приманку с сахарным сиропом, выставленную нами в 10 ч в 15 см от входа в гнездо, первый фура-

жир обнаружил через 40 с. После его возвращения через 15 с из гнезда выбежала группа рабочих и направилась к кормушке, а еще через 1,5 мин образовался поток фуражиров с интенсивностью движения 40—45 особей/мин. В 10^{50} прежняя кормушка была убрана и выставлена новая в 50 см от входа. В 10^{54} ее обнаружил один рабочий, через 20 с — второй; в 10^{55} на ней питались 10 фуражиров. Насытившись, они направились в гнездо, оставляя след и возбуждая встречающихся муравьев ударами антенн. Через 14 мин образовался поток фуражиров, интенсивность которого составила через 20 мин после начала опыта 35—40 особей/мин.

С целью проверки значения пахучего следа в мобилизации муравьев и формирования фуражировочной тропы часть ее (6×20 см) была засыпана песком. Движение было прервано, в течение 4 мин с обеих сторон скопилось до 100 фуражиров. Они беспорядочно бегали, обмениваясь ударами антенн, метили и ощупывали субстрат, пытались отыскать утерянный след. Лишь через 7 мин, когда отдельные рабочие преодолели препятствие и пометили субстрат, движение возобновилось.

Для выявления наибольшего расстояния мобилизации выкладывались кормушки, наиболее удаленная из которых находилась в 3 м от гнезда. При этом весь опытный участок, включая находящееся на нем гнездо *Lasius alienus*, был огорожен. Постепенно кормушки переставлялись все ближе к гнезду, каждый раз на 10 см. В итоге максимальное расстояние мобилизации оказалось таким: вход 1 — 1,9 м, вход 2 — 1,2 м, вход 3 — 1,4 м, вход 4 — 0,8 м, вход 5 — 1,1 м, вход 6 — 2,3 м, вход 7 — 0,7 м (рис. 1). При этом наметилась явная тенденция в предпочтении различных направлений фуражировки.

Для уточнения вопроса о разделении кормового участка между рабочими из разных частей гнезда, связанных с определенными выходами, был проведен следующий опыт. В районе гнезда в шахматном порядке через 30 см были расставлены кормушки с сахарным сиропом. Из всех семи выходов муравьи организовали фуражировку на ближайšie из них. После установления потоков фуражиров к кормушкам последние убирались. Это побуждало муравьев искать новые источники пищи, удаленные все дальше от входов. В результате удалось обнаружить наличие вторичного деления территории: в пределах «своего» сектора муравьи организовывали фуражировку на ближайшую в данный момент кормушку, но не направлялись в «чужой» сектор, даже если кормушка в нем находилась ближе к входу (рис. 2). При этом отдельные

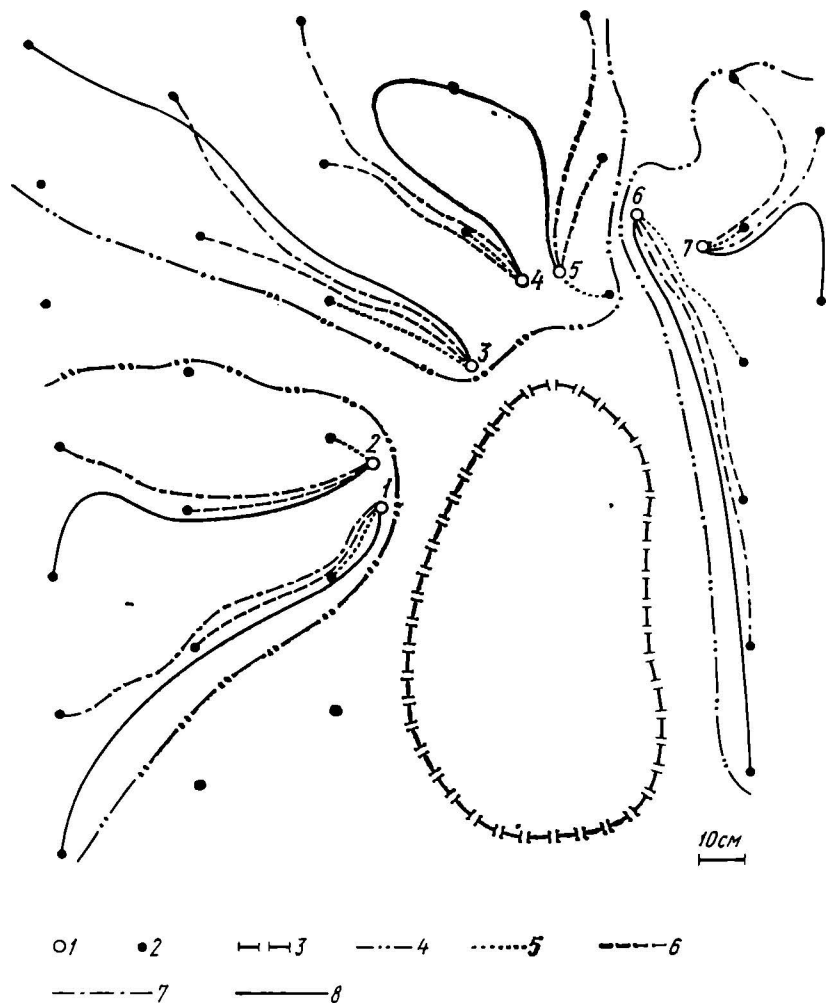


Рис. 2. Использование кормового участка *Tapinoma kinburni*:

1 — выходы из гнезда; 2 — кормушки; 3 — ограждение гнезда; 4 — граница вторичного деления территории; 5—8 — 1-я, 2-я, 3-я и 4-я мобилизации соответственно.

особи могли питаться на приманках в «чужих» секторах, не подвергаясь нападению со стороны фуражиров-«хозяев». Учитывая существование вторичного деления территории, сложное строение многосекционных гнезд, а также наличие в семье по крайней мере нескольких самок, мы полагаем, что в семьях *T. kinburni* существуют колонны подобно видам *Formica* и *Tetramorium* (Захаров, 1972, 1978а, б).

Следующий опыт был проведен с целью выяснения взаимодействия фуражиров из различных гнезд. В 18⁴⁵ в 30 см от входа была выставлена кормушка с сахарным сиропом. После образования потока фуражиров ее перенесли на расстояние 60 см. Через 15 мин интенсивность движения рабочих по тропе составила 40 особей/мин. В 19⁴³ кормушка вновь была перенесена и выставлена в 1 м от входа в гнездо 1. В 19⁴⁶ ее обнаружил первый рабочий, но из соседнего гнезда 2, находящегося в 15 см, и через 6 мин образовалась дорожка из фуражиров. После этого была выставлена еще одна кормушка в 74 см от гнезда 1, а первая перенесена на 25 см от гнезда 2 так, что расстояние между кормушками составило 5 см. Между приманками, занятыми рабочими из разных гнезд, установилась нейтральная зона, фуражиры, пытавшиеся добраться до чужой кормушки, немедленно изгонялись. При выкладыва-

нии кормушек в шахматном порядке через 1,5—2 ч очертилась довольно сложная территория, и расстояние от входов до приманок колебалось от 25 до 80 см. При этом наивысшая интенсивность движения по дорогам (35—40 особей/мин) отмечалось до 60 см, а далее падала до 9—10 особей/мин.

Прежде чем перейти к рассмотрению взаимодействия *T. kinburni* с другими видами, следует сделать некоторые замечания.

Все виды муравьев, обитающие совместно на определенной территории, составляют многовидовую ассоциацию (Демченко, 1975). При этом экологические ниши соседних видов в той или иной степени перекрываются. Взаимодействие между видами в многовидовой ассоциации осуществляется у несоциальных организмов на уровне особей, а у муравьев — семей (Длусский, 1981а, б). При этом муравьи вследствие социального образа жизни практически не имеют конкурентов среди прочих насекомых и выступают как относительно автономный комплекс (Длусский, 1981а). То есть структура их многовидовых ассоциаций формируется прежде всего за счет взаимодействия между видами муравьев, а также между семьями в пределах одного вида.

В песчаной степи Черноморского заповедника обитает 10 видов муравьев. Однако реальным конкурентом *T. kinburni* выступает лишь *L. alienus*. У него практически такая же, как и у тапиномы плотность гнезд ($0,48 \pm 0,07$ гн/м² против $0,49 \pm 0,06$ гн/м²), система организации фуражировки и использования кормового участка также имеет ряд общих черт. Сходен и состав пищи у обоих видов: в их добыче, помимо пади тлей, встречаются остатки разнообразных членистоногих; доля живых, как правило, малоподвижных объектов не превышает 10—12%. Средняя масса приносимой в гнездо добычи составляет у *T. kinburni* $0,1 \pm 0,01$ мг, у *L. alienus* — $0,2 \pm 0,02$ мг, причем показатели массы в значительной степени перекрываются (рис. 3).

Избежать острой конкуренции данным видам помогает в первую очередь резкое отличие в типах суточной активности: тапинома активна днем, а лазиус — вечером, ночью и утром (рис. 4). Но при этом весной, осенью и в прохладные дни лета, когда температура поверхности почвы не превышает 25—30°, сроки фуражировки у этих видов могут в значительной степени перекрываться. В связи с этим мы провели опыт по выяснению взаимодействия рабочих особей обоих видов на кормовой территории.

В 25 см от входа в гнездо *L. alienus* и 75 см от гнезда *T. kinburni* были выставлены кормушки с сахарным сиропом (рис. 5, I). После образования потока фуражиров кормушки постепенно переставлялись все дальше от гнезд и в итоге оказались в 60 см от входа лазиуса и 1 м — тапиномы, а расстояние между ними составило 5 см (рис. 5, II). Фура-

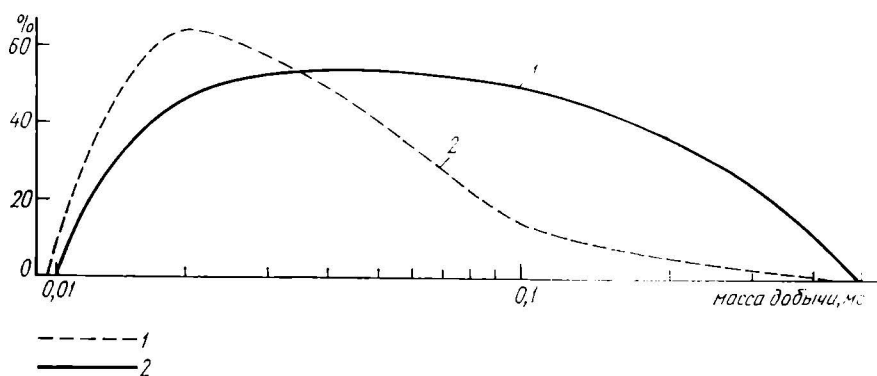


Рис. 3. Частотное распределение добычи по размерным классам, в %:
1 — *Tapinoma kinburni*; 2 — *Lasius alienus*.

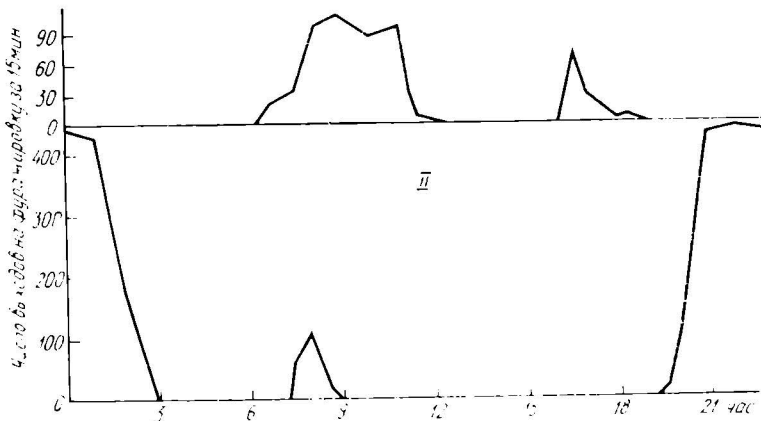


Рис. 4. Ритмика суточной активности *Tapinoma kinburni* (1) и *Lasius alienus* (2).

жировка продолжалась без значительных изменений. После этого кормушки 1а и 2а соединили вместе и их заняли лазиусы, оттеснив тапиному (рис. 5, III). Затем кормушку 1б отнесли ближе к гнезду *T. kinburni* так, что расстояние от обоих гнезд составило 80 см. Ее заняли фуражиры тапиномы, однако уже через 20 мин рабочие лазиуса вновь их оттеснили (рис. 5, IV—VI). Подобная картина повторилась после того, как приманку переставили еще на 10 см ближе к гнезду тапиномы (рис. 5, VII—VIII). Одновременно была выставлена еще одна кормушка (1г) — в 20 см от первой и 50 см от входа в гнездо *T. kinburni*. Однако обе приманки оказались в непосредственной близости от входов другого гнезда *L. alienus* (в 25 и 15 см), и вскоре их заняли фуражиры из этого гнезда (рис. 5, IX—X), изгнав как рабочих своего вида, так и тапиному. Затем кормушка 1в была убрана, а 2г перенесена вместе с фуражирами *L. alienus* на равное расстояние от их гнезда и гнезда *T. kinburni* (по 20 см, рис. 5, XI). В результате рабочие лазиуса после насыщения пошли не к гнезду, а по тому же направлению, по которому они двигались бы, оставаясь кормушка на старом месте. Пройдя расстояние 15 см (т. е. равное расстоянию до входа на старом месте), фуражиры оказались в непосредственной близости от входа в гнездо тапиномы. Здесь они в течение 20 мин бегали в поисках входа в свое гнездо. При этом в состоянии сильного возбуждения атаковали фуражиров *T. kinburni*, заставив их почти полностью прекратить активность и спрятаться в гнездо. Лишь через 25 мин рабочие *L. alienus*

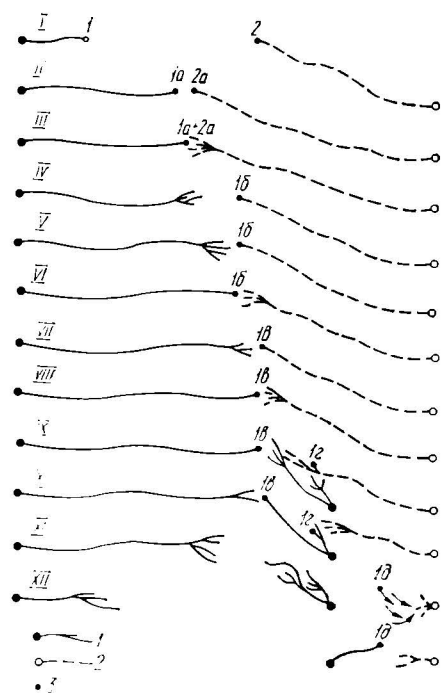


Рис. 5. Схема взаимодействия фуражиров *Tapinoma kinburni* и *Lasius alienus* на кормушках:

1 — *Lasius alienus*; 2 — *Tapinoma kinburni*; 3 — кормушки.

вернулись в свое гнездо, а через 10 мин после этого сформировался новый поток фуражиров на кормушку (рис. 5, XII).

В заключение следует сказать, что *T. kinburni* обладает способностью быстро проводить мобилизацию фуражиров на обильные источники пищи, используя пахучие следовые метки. Эффективному использованию кормового участка способствует вторичное деление территории.

Учитывая, что плотность гнезд тапиномы составляет около 0,5 на м², а дальность фуражировки может превышать 2 м, кормовые участки соседних семей частично перекрываются, но при наличии обильных источников пищи формируется охраняемая территория с нейтральной зоной шириной от 2 до 5 см.

Избежать острой конкуренции с *L. alienus* тапиноме помогают главным образом различия в типе суточной активности, однако при непосредственных контактах рабочие лазиуса вытесняют тапиному.

- Демченко А. В. Многовидовые ассоциации муравьев в ельниках Подмосквы // Муравьи и защита леса.— М.: Наука, 1975.— С. 77—81.
 Длусский Г. М. Муравьи пустынь.— М.: Наука, 1981а.— 230 с.
 Длусский Г. М. Пути адаптации муравьев к жизни в пустынях: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук.— М., 1981б.— 36 с.
 Захаров А. А. Внутривидовые отношения муравьев.— М.: Наука, 1972.— 216 с.
 Захаров А. А. Экология и структура семьи *Tetramorium schneideri* (Hymenoptera, Formicidae) // Зоол. журн.— 1978а.— 55, вып. 2.— С. 250—254.
 Захаров А. А. Муравей, семья, колония.— М.: Наука, 1978б.— 142 с.
 Радченко А. Г. *Tapinoma kinburni* Karawajew (Hymenoptera, Formicidae) — эндемичный вид фауны СССР // Зоол. журн.— 1983.— 62, вып. 12.— С. 1904—1907.
 Радченко А. Г. К биологии муравья *Tapinoma kinburni* Kar. (Hymenoptera, Formicidae) // Энтомол. обозрение.— 1985.— 64, вып. 4.— С. 675—680.

Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена
 АН УССР (Киев)

Получено 15.10.86

УДК 595.799:591.543.1

В. Н. Олифир

ТЕМПЕРАТУРА И ЖИЗНЕСПОСОБНОСТЬ ЛИЧИНОК РЫЖЕЙ ОСМИИ

Данные о жизнеспособности и особенностях развития личинок рыжей осмии (*Osmia rufa* L.) при различных температурах необходимы для разработки практических мероприятий в условиях искусственного разведения этих пчел как эффективных опылителей плодово-ягодных и некоторых высокобелковых кормовых и масличных культур (рапс, горчица и др.).

В 1983—1984 гг. в экспериментальных условиях изучена жизнеспособность личинок при температурах от 10 до 45°. Гнезда с яйцами, отложенными самками в естественных условиях, содержали при 20°. Это исключало возможное влияние внешней среды на эмбриональное развитие яиц. В дальнейшем включали активно питающихся личинок в эксперимент, а также закончивших питание и дефекацию («зрелые личинки» по Stephen et al., 1969). При изучении влияния сравнительно низких положительных температур в весенне-летний период (10, 13, 16°) использовали холодильные термостаты. В термостатах и холодильных термостатах температура регулировалась автоматически с точностью $\pm 0,5^\circ$. Относительная влажность при всех температурах поддерживалась на уровне 65—75%. Проводили систематическое наблюдение за состоянием личинок и их поведением. В каждом варианте опыта определяли число личинок, не превратившихся в предкуколку. Кроме того, для оценки жизнеспособности личинок, развивавшихся при той или иной температуре, нами был взят еще один показатель — выплод имаго из коконов. Определена также жизнеспособность личинок в условиях резких смен температуры: 0 и 23°; 0 и 32°; 13 и 23°; 13 и 32°; 18 и 27°. Причем в эти температурные условия опытные группы личинок перемещали в одно и то же время