

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

---

переслано  
име. 1.

2

# ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

Том LVIII

(ОТДЕЛЬНЫЙ ОТТИСК)

10

---

МОСКВА · 1979

УДК 595.796:591.552

## ФОРМЫ ТЕРРИТОРИАЛЬНОЙ ОРГАНИЗАЦИИ У ЛУГОВОГО МУРАВЬЯ (*FORMICA PRATENSIS*)

Ж. И. РЕЗНИКОВА

Биологический институт Сибирского отделения Академии наук СССР (Новосибирск)

Для лугового муравья наиболее характерно использование охраняемого кормового участка монокалическими моногинными семьями. Принцип его использования отличается от большинства известных и основан на мобилизации фуражиров, приуроченных к определенным зонам заглубленных в почву дорог. Увеличение динамической плотности особей приводит к образованию поликалической системы и изменению характера взаимодействия особей на кормовом участке. Образование колоний у *F. pratensis* (и, возможно, других видов с моногинными семьями) может происходить путем внедрения самок во вспомогательные гнезда. Усложнение структуры поселений с ростом семьи муравьев осуществляется за счет высокой лабильности их поведения.

Одна из основных характеристик социального образа жизни муравьев — принцип организации кормового участка, связанный с системой групповой или одиночной фуражировки. К настоящему времени описаны различные формы территориальной организации муравьев, соответствующие уровням развития семьи (Длусский, 1967; Длусский и др., 1978; Захаров, 1972). С ростом и развитием семьи усложняется структура кормового участка. Появляются дополнительные структурные элементы: убежища для тлей, сеть фуражировочных дорог, подземные тоннели. Различные функциональные участки закрепляются за постоянными группами фуражиров, т. е. происходит вторичное деление территории (Dobrzanska, 1958). У многих видов последний этап усложнения структуры кормового участка — поликалия, т. е. использование вспомогательных гнезд, несущих различные функции: выкармливание молоди, обеспечение семьи пищей и т. п. При этом население разных гнезд составляет одну семью. Дальнейшее развитие структуры семьи приводит к образованию колоний: групп семей общего происхождения, связанных между собой обменными отношениями. Несколько колоний образуют федерацию, население которой составляет порядка сотни миллионов особей (Захаров, 1972, 1978).

Интересно проследить последовательное усложнение организации кормового участка, связанное с ростом семьи и развитием ее структуры. Для этого хорошим модельным видом может служить *Formica pratensis* Retz., обладающий широким ареалом и в разных экологических условиях образующий поселения с различной численностью.

Наблюдения проведены в степных и лесостепных ландшафтах Барабы (июнь—август 1974 г.), Северного и Восточного Казахстана (июль, август 1978 г., июнь—сентябрь 1977 г., окрестности городов Карасук, Павлодар, Аягуз). Численность гнезд оценивали путем их послойной раскопки ранним утром, до выхода муравьев на фуражировку (муравьи временно усыпляли эфиром). Для выяснения пространственного распределения фуражиров измеряли динамическую плотность на полигонах площадью 1200—1800 м<sup>2</sup>, разбитых на квадраты со стороной 0,5 м. Измерения проводили несколько наблюдателей с экспозицией 2 мин в каждом квадрате. Продолжительность одного учета:

на всем полигоне — 1,5 ч. Степень постоянства групп фуражиров на отдельных участках дорог выявляли путем учета меченых муравьев. На протяжении каждого метра дороги помечено групповыми метками по 200 особей, а на первых 3 — по 300. Распределение муравьев учитывали в метровых отрезках последовательно, по всей длине дороги. На 6 гнездах ежедневно проводили по 20 учетов в течение 5 дней, одно гнездо наблюдали в течение 3 недель.

Взаимодействие фуражиров при поиске пищи изучали с помощью приманок, которые ставили на расстоянии 3—4 м от дороги и в 6—12 м от гнезда. Фиксировали индивидуальные траектории муравьев и последовательность их поведенческих реакций. Наблюдения проводили в 20 повторностях на трех гнездах. В полевых экспериментах для увеличения динамической плотности особей часть территории огораживали барьерами из тонкого пластика высотой 30 см, смазанными вазелиновым маслом.

Плотность популяций составляла 4,5—6 гнезд на гектар, большинство семей монокалические. В 8 гнездах с диаметром вала от 0,6 до 1,2 м численность семей была от 7 до 15 тыс. особей. Все 14 обследованных гнезд оказались моногинными. Гнезда лугового муравья отличаются от гнезд других *Formica* (Стебаева и др., 1977). В куполе имеются одна крупная центральная и несколько более мелких камер, в которых содержатся куколки и личинки старших возрастов. Большинство рабочих, самка и личинки младших возрастов находятся в земляной части гнезда. В жаркие часы дня муравьи перемещаются вместе с расплодом в глубь гнезда. В это время температура в куполе достигает 30—40°. Видимо, в условиях степной зоны муравьи этого вида неспособны активно регулировать температуру в гнездах. Типичные для лугового муравья заглубленные в почву дороги (в среднем 3—5 у каждого гнезда) имеют длину 8—15, реже — до 30 м. Дороги направляются к многочисленным колониям тлей, цикадок или червецов в корнях растений (кормовым пещеркам). Каждая семья использует более 100 кормовых пещерок и несколько колоний тлей на надземных частях растений.

## ОРГАНИЗАЦИЯ КОРМОВОГО УЧАСТКА У МОНОКАЛИЧЕСКИХ СЕМЕЙ

Взаимодействие особей на кормовом участке проявляется прежде всего при нахождении муравьями источника пищи. Наши наблюдения с использованием углеводной приманки обнаружили у лугового муравья мобилизационную систему фуражировки. За час на кормушку приходило до 60 новых фуражиров. Основную роль в привлечении муравьев к пище играет реакция следования за лидером. Разведчик, найдя пищу, совершает несколько быстрых кругов, что активизирует фуражиров, находящихся поблизости. Затем он кратчайшим путем направляется к дороге. Здесь разведчик совершает характерные резкие движения и кормит подбегающих фуражиров. Общее возбуждение на соответствующем участке дороги возрастает, и, когда разведчик уходит, направляясь к пище, за ним устремляется несколько муравьев. Но обычно они теряют лидера и возвращаются на дорогу. Один разведчик редко способен увести за собой фуражиров при первом же рейде. После нескольких приходов разведчиков на дорогу каждый может увести с собой небольшую группу (2—5 особей). Лидер перемещается в пределах этой группы и не дает муравьям уходить в сторону. Второй рейд мобилизованные фуражиры совершают уже сами. Когда муравьев достаточно много, и образуется временная дорога, по ней могут следовать новые особи, без дополнительной мобилизации. Обнаружив белковую приманку, активные фуражиры оттаскивают кусочки мяса по направлению к дороге, затем их транспортируют другие муравьи и передают фуражирам на дорогу, а часть из них увлекают за собой. Этот процесс сходен с эстафетной передачей добычи, описанной для *F. rufa* и *Lasius fuliginosus* (Stäger, 1925; Dobrzanska, 1965).

В целом принцип мобилизации на пищу у лугового муравья отличается от большинства известных тем, что привлечение фуражиров проис-

ходит не из гнезда, а из заглубленных в почву дорог. Из множества видов с мобилизационной системой фуражировки с *F. pratensis* можно сравнить *L. fuliginosus*, *Monomorium kuznezowi* и виды родов *Pogonomyrmex* и *Leptogenys* (Захаров, 1972; Dobrzanska, 1965; Maschwitz, Hölldobler, 1970; Maschwitz, Müllenber, 1975). У них мобилизация происходит из подземных тоннелей, которые можно рассматривать как продолжение гнезда. При такой системе необходимы отправные точки мобилизации, в частности, у *L. fuliginosus* ими служат вспомогательные гнезда, а у *M. kuznezowi* — многочисленные выходы из тоннелей на поверхность почвы. Пространственная организация кормового участка лугового муравья в этом плане не была изучена.

Пространственная организация кормового участка. Известно, что у лугового муравья постоянные по составу группы фуражиров (колонны) приурочены к определенным дорогам и обслуживают соответствующий сектор кормового участка (Тарбинский, 1966). По нашим данным, такое постоянство групп четко проявляется лишь у семей, достигших определенного уровня численности. Так, у семей с населением меньше 6—7 тыс. особей процент перехода фуражиров на чужую дорогу составляет до 40 в течение месяца, у семей с численностью 7—8 тыс. особей — 4—10%, а у семей с населением около 15 тыс. — не более 2%. В последнем случае при длительном (в течение 2 недель) функционировании кормушек с сиропом в зоне действия одной из дорог процент перехода на нее фуражиров с соседних дорог не увеличивается. Вердимо, колонны имеются у крупных семей с населением порядка десятков тысяч особей.

Структуру кормового участка лугового муравья изучали ранее с помощью учетов динамической плотности особей. Было показано разделение кормового участка на концентрические зоны и секторы, стержнем которых является дорога. Секторы имеют постоянные границы (Стебаев, 1971; Резникова, 1974). Оказалось, что структура дорог у *F. pratensis* специфична. Показатели динамической плотности на дорогах не увеличиваются по направлению к гнезду, как у рыжих лесных муравьев (Захаров, Демченко, 1971). Дорога состоит из нескольких (в нашем случае 2—4) стабильных зон, разделенных участками с низкой динамической плотностью особей (рис. 1, Г). При этом большинство муравьев, предварительно меченых в средних и периферийных зонах, при повторных учетах встречается там же (рис. 1, II, A — усредненные результаты 20 учетов в течение одного дня). Это наводит на мысль об относительной автономности отдельных частей дороги.

Проследив индивидуальные траектории 800 муравьев, мы разделили особей, курсирующих по дороге, на несколько функциональных групп. В каждой зоне дороги есть муравьи, постоянно действующие в ней, и транзитные, которые проходят в следующую зону. В пригнездовой зоне транзитные муравьи составляют около 50%, в средней зоне их всего 10%. Группы муравьев, приуроченные к каждой зоне, включают разведчиков, обслуживающих прилежащую часть территории, сборщиков пади и фуражиров, которые постоянно курсируют по отрезкам дороги. Этих муравьев можно назвать резервными фуражирами, так как именно их мобилизуют разведчики на источник пищи. В опытах с использованием углеводной приманки муравьи, приведенные разведчиками к пище, были помечены групповыми метками: соответственно 110, 210, 240 и 370 особей в средней и периферийной зонах двух дорог. Спустя 3 дня 70% фуражиров курсировали в тех же зонах, где были помечены, 5% — в соседних зонах; на 5-й день эти показатели составляли соответственно 55 и 2%, на 15-й — 30 и 3% (происходило стирание метки). Из этих муравьев 15 были встречены в качестве сборщиков пади. В целом резервных фуражиров можно считать постоянной по составу группой; они со-

ставляют около 40% от всех муравьев, приуроченных к каждой зоне дороги.

Таким образом, дорога у лугового муравья состоит из ряда звеньев, в каждом из которых имеется постоянный контингент резервных фуражиров и разведчиков. Относительно автономные звенья дорог связаны с соответствующими зонами кормового участка. Резервных фуражиров разведчики мобилизуют по кратчайшим путям, поэтому области их концентрации на кормовом участке приурочены к средним частям каждого звена дороги, где больше муравьев. Так образуются концентрические зоны кормового участка, в центре которых выделяются области с повышенной динамической плотностью особей. По направлению к окраинам

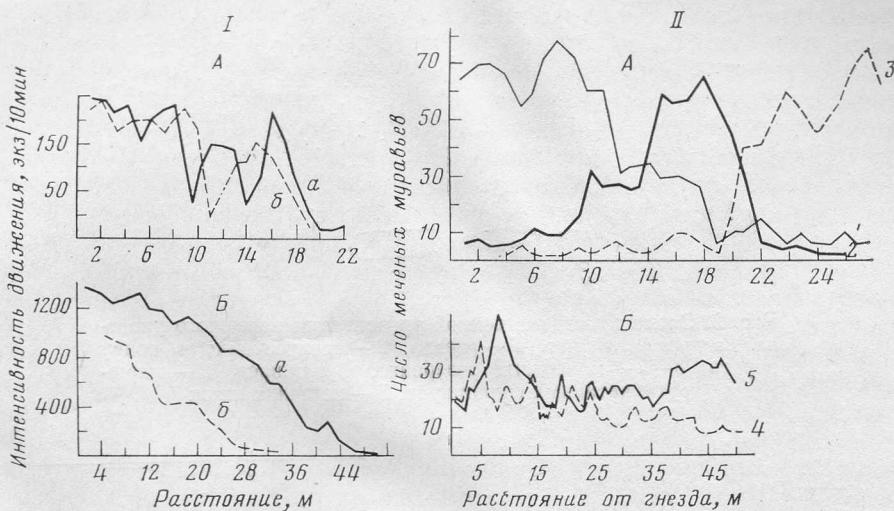


Рис. 1. Интенсивность движения муравьев по дорогам (I) и распределение особей, меченных в разных зонах дорог (II): A — монокалическая семья, B — поликалическая; a — б — дороги; 1 — муравьи, меченные в пригнездовой зоне; 2 — в средней; 3 — в периферийной; 4—5 — во вспомогательных гнездах I и V соответственно (см. рис. 3, Б)

зон (и к гнезду и к внешним границам) этот показатель снижается, и они разделены пространствами, почти не посещаемыми муравьями (рис. 2, 3, А).

В целом организация кормового участка у монокалических семей лугового муравья основана на сочетании мобилизационной системы фуражировки и строгого разграничения определенных зон и областей между постоянными по составу группами фуражиров. Действующая постоянно мобилизационная система фуражировки отличает лугового муравья от других видов подрода *Formica* s. str. Так, у рыжих лесных муравьев мобилизация проявляется только весной, в период освоения кормового участка молодыми фуражирами (Horstmann, 1975; Rosengren, 1977). Это явление у лугового муравья, возможно, связано с тем, что многочисленные кормовые пещерки, рассеянные по всему кормовому участку, менее надежны и долговечны, чем колонии тлей на деревьях у рыжих лесных муравьев (а также у лесных популяций *F. pratensis*). В отношении белковой пищи кормовая база лугового муравья в степных ландшафтах также нестабильна и очень разнородна (Резникова, Куликов, 1978). Поэтому мобилизационный тип фуражировки у степных популяций лугового муравья можно считать экологически обусловленным.

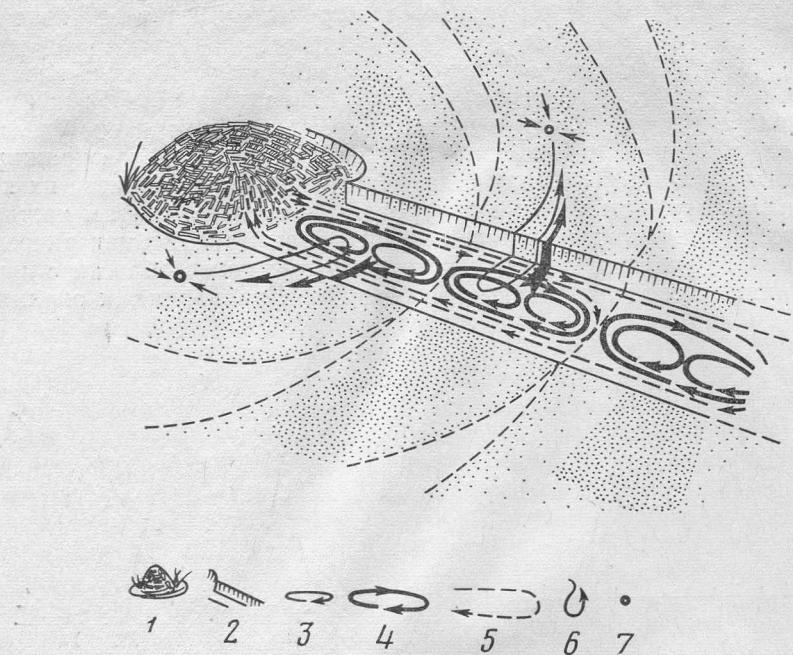


Рис. 2. Схема пространственной организации кормового участка *Formica pratensis*: 1 — гнездо, 2 — заглубленная в почву дорога, 3—5 — маршруты резервных фуражиров, 6 — маршруты активных фуражиров, 7 — источник пищи

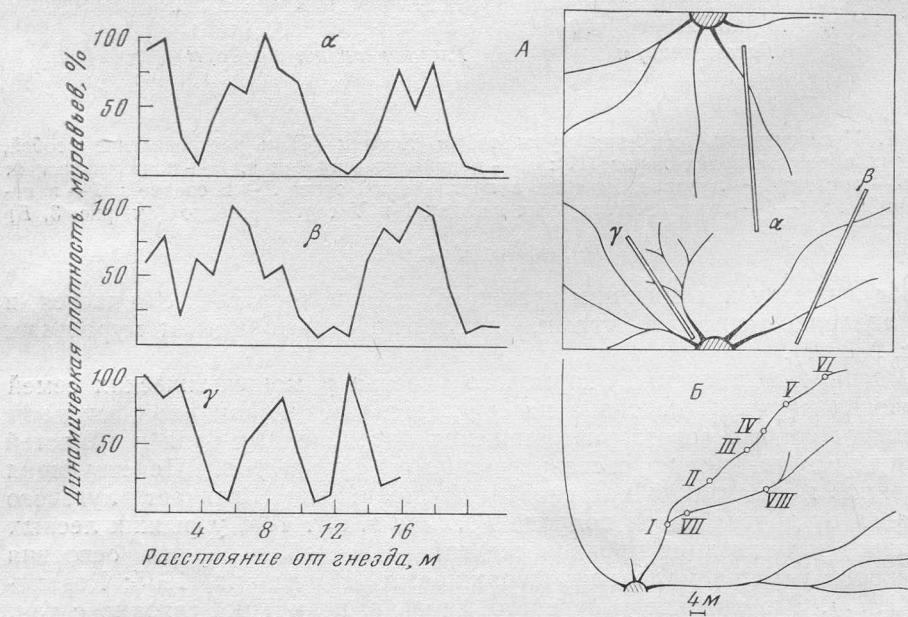


Рис. 3. Изменение динамической плотности особей на кормовых участках луговых муравьев по мере удаления от гнезда (A) и картосхема половины кормового участка семьи «В» (Б);  $\alpha$ ,  $\beta$ ,  $\gamma$  — линии учетов (за 100-процентную плотность на линии  $\alpha$  принято 0,09 экз./дм<sup>2</sup>/мин., на линии  $\beta$  — 0,08, на линии  $\gamma$  — 0,05); I—VIII — вспомогательные гнезда

## ОРГАНИЗАЦИЯ КОРМОВОГО УЧАСТКА У ПОЛИКАЛИЧЕСКИХ СЕМЕЙ И ВОЗМОЖНОСТЬ ФОРМИРОВАНИЯ КОЛОНИЙ

Возникновение поликалии у муравьев повышает эффективность использования кормового участка вследствие функционального разделения семьи. У лугового муравья поликалические поселения встречаются очень редко. В общей сложности на профилях долин рек Иртыш и Аягуз от пойм до плакоров, т. е. в самых разнообразных экологических условиях, нами было найдено около 600 семей лугового муравья и среди них только 9 поликалических. Они располагались в наиболее благоприятных биотопах: на опушках, на окраинах обширных лугово-степных заливов или на границах склонов сопок и подгорных равнин.

Структура кормового участка и характер взаимодействия в естественной политической системе. В качестве примера была исследована семья «В», поселившаяся на опушке, на месте заброшенного огорода (Качирский р-н Павлодарской обл.). Основное гнездо имело диаметр вала 2,2 м и 6 разветвленных дорог длиной до 65 м. Интенсивность движения фуражиров по дорогам в периоды высокой активности составляла 1500—1800 особей за 10 мин, т. е. на порядок больше, чем у крупных монокалических муравейников. Динамическая плотность особей на значительной части территории достигала 1,8—2,4 экз./дм<sup>2</sup>/мин, что вполне сравнимо с соответствующими показателями в поликалических поселениях рыжих лесных муравьев (Захаров, Демченко, 1971). На дороге с наиболее интенсивным движением находилось 8 вспомогательных гнезд (кормовых почек) с диаметром купола 0,4—0,7 м, высотой 0,2—0,3 м. В каждой кормовой почке было около 5 тыс. рабочих, без самок и расплода. Состав групп муравьев в кормовых почках постоянен, что доказано экспериментом, в котором ранним утром все гнезда вместе с их населением были соединены в одно (гнездо III на рис. 3, Б). Предварительно в каждом из них было помечено групповыми метками по 1 тыс. особей. Через несколько часов муравьи начали сооружать новые гнезда на прежних местах. Гнезда, построенные в течение 5 дней, содержали прежний состав фуражиров (см. таблицу).

Характер использования кормового участка и структура дорог в поликалической системе сходны у *F. pratensis* и у рыжих лесных муравьев. Как показали опыты с приманкой, высокая динамическая плотность особей на территории позволяет муравьям быстро находить пищу с помощью кинописса, без мобилизации. Поэтому отпадает надобность в резервных фуражирах, и на дороге не образуется курсирующих групп муравьев (рис. 1, II, Б — усредненные результаты 5 учетов). Динамическая плотность особей на дороге увеличивается по направлению к гнезду (рис. 1, I, Б). Видимо, специфичность организации кормового

*Общее число муравьев из своего гнезда и из чужих гнезд, зафиксированных у выходов из вспомогательных гнезд в течение 10—15-минутных учетов до экспериментального объединения гнезд (4 и 6 августа) и после их восстановления (11 и 14 августа)*

Дата учетов	I*		II		III		IV		VII		VIII*	
	с**	ч***	с	ч	с	ч	с	ч	с	ч	с	ч
4.VIII	850	18	700	14	650	9	680	4	590	10	900	2
6.VIII	820	12	735	12	700	10	620	6	600	8	850	3
11.VIII	600	15	520	10	540	8	480	8	510	6	730	4
14.VIII	560	12	490	9	480	6	430	5	500	7	640	5

\* — номера вспомогательных гнезд.

\*\* — общее число муравьев из своего гнезда.

\*\*\* — из чужого.

участка проявляется у лугового муравья на уровне монокалических семей. С ростом семьи структура кормового участка усложняется и приобретает черты, общие для большинства видов подрода *Formica* s. str., образующих поликалические поселения.

Экспериментальное формирование поликалической системы. Мы предположили, что стимулом к образованию вспомогательных гнезд служит увеличение динамической плотности му-

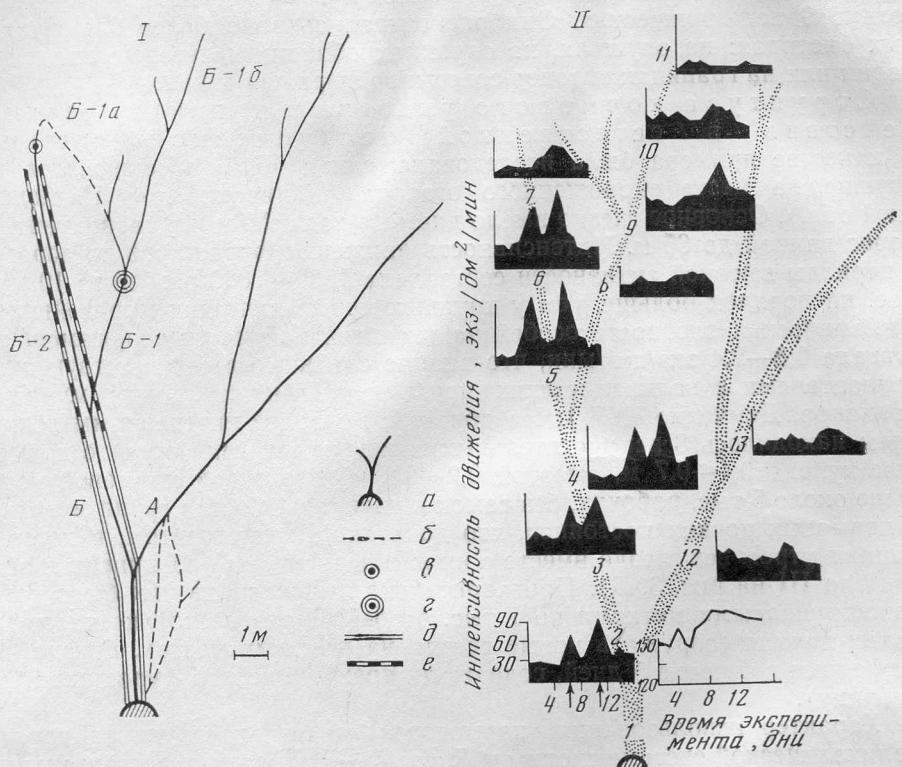


Рис. 4. Возникновение вспомогательных гнезд на дороге семьи «Г» (I) и изменение интенсивности движения муравьев в различных точках этой дороги (II) при искусственном увеличении динамической плотности особей: А, Б, Б-1... — ответвления дорог; а — гнездо и дороги; б — обходные тропы, проложенные муравьями после установки коридора; в — пещерка, построенная муравьями; г — вспомогательное гнездо; д — коридор, отсекающий ответвление «А» на первом этапе эксперимента; е — коридор, отсекающий «Б-1» на втором этапе; 1—13 — точки дороги, стрелки на графике показывают периоды образования пещерки и вспомогательного гнезда

равьев на дороге. Для экспериментальной проверки этого предположения была выбрана семья «Г» с населением около 15 тыс. особей, с гнездом, имеющим диаметр вала 1,6 м, с пятью дорогами длиной до 30 м. Предварительно на ответвлении «А» дороги № 1 помечено 800 муравьев, а на ответвлении «Б» — 2 тыс. В течение эксперимента проведено по 14 учетов (в каждом от 6 до 10 повторностей) динамической плотности особей в 13 точках (рис. 4). Увеличение динамической плотности муравьев на дороге было достигнуто с помощью коридора шириной 0,5 м, установленного вдоль дороги и не позволяющего муравьям пройти на кормовой участок.

На первом этапе эксперимента была поставлена часть коридора, отсекающая ответвление «А». Фуражиры, приуроченные к ней, в течение 3 дней сформировали обходной отрезок дороги (рис. 4, I). Таким

образом, ответвление «А» стало автономным и использовалось как контрольное. На всем протяжении ответвления «Б» в течение 5—7-го дней эксперимента резко возросла динамическая плотность особей (рис. 4, II). Помимо групп, постоянно курсирующих в пригнездовой и средней зонах, на полотне дороги накопились фуражиры, которые не могли пройти на кормовой участок. Эти муравьи продвинулись в следующую, «чужую» зону. В результате ответвление второго порядка «Б-2» удлинилось на 4 м. Вблизи точки № 7 муравьи построили пещерку, в которой одновременно находились около 200 особей. После этого, т. е. на 8-й день, динамическая плотность особей на ответвлении «Б-2» вернулась к прежнему уровню.

На втором этапе эксперимента, начиная с 8-го дня, коридор удлинили, изолируя ответвление «Б-2» от «Б-1» (рис. 4, I). Около 10% муравьев, приуроченных к «Б-1», за 2 дня вернулись в гнездо, пройдя вдоль барьера с внешней стороны. Остальные продолжали курсировать по своим прежним участкам, а добычу складывали вдоль барьера. В это время (т. е. на 9—10-й дни) динамическая плотность особей на протяжении всего ответвления «Б» возросла в 5—7 раз (рис. 4, II). Муравьи, курсирующие по ответвлениям «Б-1» и «Б-2», образовали единый поток. Прослеживание траекторий 90 фуражиров показало, что они, достигнув периферийной части дороги, сворачивают по направлению к точке № 9 и оттуда вновь направляются в периферийную зону по ответвлению «Б-1б» (рис. 4). На 11-й день началась постройка вспомогательного гнезда вблизи точки № 9. Спустя еще 2 дня, с окончательным сооружением гнезда, в котором находилось около 800 муравьев, плотность особей на дороге снизилась почти до уровня доопытной (рис. 4, II), а в периферийной зоне кормового участка оставалась высокой: 1,6—2 экз./ $\text{dm}^2/\text{мин}$ . Это примерно в 6 раз больше, чем до эксперимента, и соответствует показателям в естественной поликалической системе (семья «В»). При такой динамической плотности особей появление кормушек не вызывало мобилизации фуражиров, и их привлечение происходило только за счет кинописса. Число муравьев, посещавших кормушку, составляло 70—80 за час. Спустя 7 и затем 20 дней после постройки вспомогательного гнезда, мы повторили наблюдения за распределением муравьев на дороге и их поведением при обнаружении приманки. Дополнительно было промечено 400 особей. Характер распределения и поведения муравьев на кормовом участке за это время не изменился.

Таким образом, повышение плотности особей может привести к образованию вспомогательных гнезд. При этом чрезвычайно быстро, в течение нескольких дней, происходят коренные изменения поведения муравьев, действующих на кормовом участке. Характер распределения особей на территории и система фуражировки в экспериментальной ситуации сходны с наблюдавшейся в естественной поликалической системе. Качественное изменение поведения муравьев при резком увеличении плотности особей отмечено Захаровым (1975), описавшим изменение характера взаимодействия особей *Cataglyphis turcomanica* на кормовом участке вплоть до коллективной охоты, совершенно не характерной для этого вида, а также появление охраняемой территории у видов с неохраняемыми кормовыми участками.

Возможность формирования колоний у лугового муравья. Колониальность — качественно новый уровень развития общественного уклада жизни у муравьев (Захаров, 1972). Колонии лугового муравья встречены нами только в тугайных лесах долины р. Или, т. е. на южной границе его ареала, в периферийном очаге высокой численности (Стебаев, Резникова, 1975). Колонии состояли из крупных гнезд (диаметр вала в среднем 1,5 м, высота купола — 0,6 м), дороги не были заглублены в почву, и интенсивность движения по ним фуражиров составляла до 2200 экз./10 мин, т. е. примерно вдвое больше, чем в по-

ликалических поселениях. Средняя динамическая плотность особей на кормовом участке составляла около 4 экз./дм<sup>2</sup>/мин. Все это сравнимо с соответствующими показателями в колониях рыжих лесных муравьев.

Можно предположить, что колонии *F. pratensis* образуются либо в популяциях с полигинными семьями, либо возникают у моногинных семей на основе поликалии, например, путем внедрения самок во вспомогательные гнезда. Для проверки этого предположения мы провели эксперимент с подсаживанием самок в три кормовые почки семьи «В». Самки были приняты муравьями. Спустя 2 недели была сделана попытка подсадить новых самок, но их муравьи не впустили. Во всех кормовых почках, спустя месяц после внедрения самок, были обнаружены личинки и куколки. Для выкармливания личинок муравьи приносили белковую пищу, хотя раньше вся добыча поступала в основное гнездо, не задерживаясь во вспомогательных. Для того чтобы стимулировать обменные операции, являющиеся наиболее характерной чертой колоний, мы добавили в одну из кормовых почек 2 тыс. меченых куколок, взятых из соседних семей лугового муравья. В течение 3 дней 600 из них были перенесены в основное гнездо, откуда в свою очередь поступило во вспомогательное гнездо 40 немеченых куколок. Все это говорит о принципиальной возможности возникновения дочерних муравейников на месте кормовых почек у *F. pratensis*. Предположение о том, что муравьи в кормовых почках могут принимать оплодотворенных самок, подтверждается тем, что в одном из поликалических поселений мы нашли три вспомогательных гнезда, в каждом из которых содержалась самка и расплод. Основное гнездо также было моногинным. Возможно, что внедрение самок во вспомогательные гнезда — общий для всех моно- и олигогинных видов путь формирования колонии на базе поликалической системы. Поликалия как возможное переходное состояние от одиночного муравейника к колонии рассматривалась и у других моно- и олигогинных видов: *F. uralensis* (Rosengren, 1969), *L. fuliginosus* (Dobrzanska, 1965), *Cataglyphis bicolor* (Whener, 1969). Несомненно, колониальная форма территориальной организации поселений у *F. pratensis* заслуживает дальнейшего изучения.

## ВЫВОДЫ

1. Для лугового муравья наиболее характерная форма территориальной организации — использование охраняемых кормовых участков монокалическими моногинными семьями. При благоприятных экологических условиях и численности семей порядка 100 тыс. особей могут формироваться поликалические поселения. Колонии у этого вида встречаются очень редко и лишь в наиболее благоприятных частях ареала.

2. Принцип использования кормового участка монокалическими семьями лугового муравья весьма специфичен. Он основан на сочетании мобилизационной системы фуражировки и строгого вторичного деления территории. Фуражировочная дорога делится на относительно автономные зоны, в которых имеется постоянный контингент сборщиков пади, разведчиков и резервных фуражиров, мобилизуемых разведчиками на источник пищи. Зонам дороги соответствуют концентрические зоны кормового участка, в которых мобилизация происходит по кратчайшим путям.

3. С ростом семьи структура кормового участка усложняется и приобретает черты, общие для большинства видов подрода *Formica* s. str., образующих поликалические поселения. Система вспомогательных гнезд и высокая динамическая плотность особей на территории позволяют муравьям быстро находить и транспортировать пищу. Отпадает надобность в мобилизации и в резервных фуражирах.

4. Стимулом к образованию поликалической системы у лугового муравья служит увеличение динамической плотности особей на дорогах.

В экспериментальной ситуации у монокалической семьи в течение нескольких дней формируется тип поведения на кормовом участке, характерный для естественной поликалической системы.

5. Образование колоний у моногинных семей лугового муравья (и, возможно, у других видов с моногинными семьями), видимо, происходит путем вторичного плеометроза, т. е. внедрения самок во вспомогательные гнезда. Это предположение основано на экспериментах с подсаживанием в кормовые почки самок и молоди. При этом поведение муравьев во вспомогательных гнездах изменялось: они начинали выкармлививать молодь и совершать обменные операции.

6. Можно полагать, что у большинства видов с ростом численности семьи усложнение структуры кормового участка и формирование поликалических и колониальных поселений могут осуществляться главным образом поведенческими средствами.

## ЛИТЕРАТУРА

- Длусский Г. М., 1967. Муравьи рода *Formica*: 1—236, Изд-во «Наука», М.  
Длусский Г. М., Волцит О. В., Султанов А. В., 1978. Организация групповой фуражировки у муравьев рода *Myrmica*. Зоол. ж., 57, 1: 65—77.  
Захаров А. А., 1972. Внутривидовые отношения у муравьев: 1—215, Изд-во «Наука», М.—1975. Динамическая плотность и поведение муравьев. Ж. общ. биол., 36, 2: 243—250.—1978. Оценка численности населения комплекса муравейников. Зоол. ж., 57, 11: 1656—1661.  
Захаров А. А., Демченко А. В., 1971. Дороги как элемент структуры колонии рыжих лесных муравьев. Сб. «Вопросы защиты леса», Моск. лесо-техн. ин-т, 38: 47—61.  
Резникова Ж. И., 1974. Механизмы территориального взаимодействия семей *Formica pratensis* Retz. Зоол. ж., 53, 2: 212—223.  
Резникова Ж. И., Куликов А. В., 1978. Особенности питания и взаимодействия разных видов степных муравьев (Hymenoptera, Formicidae). Энтомол. обзор., 57, 1: 68—80.  
Стебаев И. В., 1971. Структура охраняемой территории *Formica pratensis* Retz. и взаимодействие муравьев одного и разных видов. Зоол. ж., 50, 10: 1504—1519.  
Стебаев И. В., Резникова Ж. И., 1975. Комплекс видов, сопутствующих *Formica pratensis* в степных и полупустынных ландшафтах вдоль рек Иртыш и Или. Сб. «Муравьи и защита леса», 5: 116—120, М.  
Стебаева С. К., Андреева И. С., Резникова Ж. И., 1977. Население микроорганизмов и ногохвосток (*Collembola*) в гнездах лугового муравья *Formica pratensis* Retz. Сб. «Экологические проблемы этологии насекомых Сибири»: 7—39, Новосибирск.  
Тарбинский Ю. С., 1966. Полигиетизм и распределение на кормовом участке фуражиров лугового муравья *Formica pratensis* Retz. Зоол. ж., 45, 1: 68—75.  
Dobrzanska J., 1958. Partition of foraging grounds and modes of conveying information among ants. Acta Biol., 18: 55—67.—1965. The control of the territory by *Lasius fuliginosus* Latr. Acta Biol. Exper., 26: 193—213.  
Horstmann K. 1975. Freilanduntersuchungen zum Rekrutierungsverhalten bei der Waldameise *Formica polyctena* Foerster. Waldhygiene, 11: 33—40.  
Maschwitz U., Hölldobler B., 1970. Der Kartonnestbau bei *Lasius fuliginosus* Latr. (Hymenoptera, Formicidae). Z. Vergl. Physiol. 66: 176—189.  
Maschwitz U., Müllenber M., 1975. Zur Jagdstrategie einiger Orientalischer *Leptogenys*-Arten (Hymenoptera, Formicidae, Ponerinae). Oecologia (Berl.), 20, 1: 65—83.  
Rosengren R. 1969. Notes regarding the growth of a polycalic nest system in *Formica uralensis* Ruzs. Natulae Entomol., 49, 211—230.—1977. Foraging strategy of wood ants (*Formica rufa* group). I. Age polyethism and topographic traditions. Acta Zool. Fenn., 149—1: 29.  
Stäger R., 1925. Über die näheren Umständen beim Heimschaffen der Beute durch die Waldameisen. Entomol. Z. Internat. Entomol. Vereins, 38: 58—92.  
Whener R. 1969. Die optische Orientierung nach Schwarz-Weiss-Muster bei verschiedenen Größenklassen von *Cataglyphis bicolor* Fab. (Formicidae, Hymenoptera). Rev. Suisse zool., 76, 2: 371—381.