

УДК 595.796

ИНДИВИДУАЛЬНОЕ ПОВЕДЕНИЕ МУРАВЬЕВ РАЗНЫХ ВИДОВ
НА КОРМОВОМ УЧАСТКЕ

Ж. И. РЕЗНИКОВА, О. А. БОГАТЫРЕВА

Для муравьев характерна широкая внутривидовая изменчивость индивидуального поведения. Она в наибольшей степени выражена у видов со слабой специализацией внегзедовых рабочих. Количественные различия в индивидуальном поведении муравьев и в характере их траекторий определяются способом использования кормового участка и стратегией фуражировки. В полевом эксперименте искусственное наращивание численности семьи *F. cunicularia* повлекло за собой изменение территориальной организации и соответствующую перестройку поведения внегзедовых рабочих.

Большинство исследований поведения муравьев посвящено их групповым действиям. К настоящему времени для многих видов выявлены формы территориальной организации, структура семьи и закономерности ее развития (Захаров, 1972). Для познания общих закономерностей жизни муравьев необходимо оценить также значение поведения отдельных особей. Выполнен ряд исследований, посвященных функциональному разделению особей в семье (Dobrzanska, 1958; Horstmann, 1973; M. Harkness, R. Harkness, 1976; Higashi, 1978), различиям в их активности (Meudes, 1973, Verroon, 1976, 1976a). Однако до сих пор остаются неизвестными соотношение различных элементов поведения у большинства видов муравьев, степень их видоспецифичности и связь индивидуальных характеристик со способом использования кормового участка. Ранее мы подробно описывали индивидуальное поведение нескольких видов муравьев на кормовых участках (Резникова, 1974, 1979; Резникова, Шиллерова, 1978, 1979). В предлагаемой публикации делается попытка проследить связь между поведением внегзедовых рабочих, формой территориальной организации и численностью семьи.

Работу проводили в июне — августе 1976 и 1977 гг. в дерновинно-злаковых степях Восточного и Северного Казахстана (окрестности городов Аягуз и Павлодар), в 1978 г. — в мелкодерновинных кустарничковых степях Тувы (юго-западный склон хребта Танну-Ола, окрестности с. Самагалтай) и в 1973 и 1979 гг. — в юго-западной части Барабинской колючей степи на базе Озерного стационара Биологического института СО АН СССР.

Прежде чем выбрать семьи муравьев для наблюдений, определяли среднюю численность особей в гнездах средних размеров, расположенных в тех же биотопах. Для этого ранним утром до начала активности муравьев гнезда выкапывали, помещали целиком или отдельно по секциям в большие емкости или на арены и проводили прямой подсчет особей. Так было обследовано 12 гнезд *Formica uralensis*, 16 — *F. pratensis*, 5 гнезд-капсул и 14 секций *F. cunicularia*, 3 гнезда-капсулы и 25 секций *F. picea*, 8 секций *Camponotus japonicus aterrimus* и 20 секций *Cataglyphis aenescens*.

Для исследований были выбраны семья *C. aenescens* численностью 500 особей в односекционном гнезде; две семьи *F. picea* численностью

около 100 особей в односекционных гнездах и около 1 тыс. особей в гнезде-капсуле; поликалическая и монокалическая семьи *F. uralensis* (5 тыс. и 4 тыс. особей соответственно); семья *C. japonicus aterrimus* (2 тыс. особей); три семьи *F. cunicularia* в одно-, трехсекционном и в гнезде-капсуле (численность соответственно около 800, 2,5 тыс. и 4 тыс. особей) и монокалическая семья *F. pratensis* (6 тыс. особей). Муравьи всех видов использовали колонии тлей на зеленых частях растений и подземные кормовые пещерки с колониями корневых тлей, цикадок и червецов.

Основу работы составляли наблюдения за индивидуально помеченными муравьями (Резникова, Шиллерова, 1978, 1979). Два наблюдателя хронометрировали поведение внегнездовых рабочих и одновременно вычерчивали их траектории на плане кормового участка. Особи наблюдались повторно от 3 до 14 раз за месяц. Предварительно в течение 2—3 дней проводили мечение возможно большего числа внегнездовых рабочих. В дальнейшем для наблюдений выбирали любого меченого муравья, выходящего из гнезда, так как мы старались отразить естественное распределение ролей в семьях. Многократные повторные наблюдения позволяли оценить степень функционального и территориального консерватизма в связи с индивидуальной изменчивостью поведения. Всего было проанализировано 640 этограмм и траекторий, что соответствует примерно 100 ч наблюдений.

При анализе этограмм мы пользовались принципами Панова (1978), выделяя в качестве основных регистрационных единиц несложные блоки локомоций и позы. Более или менее упорядоченные последовательности (окологнездовые выходы, активная фуражировка, сбор пади) мы рассматривали в качестве поведенческих ансамблей.

Для экспериментального увеличения численности одна из семей *F. cunicularia* в течение 2,5 мес. постепенно получила 3 тыс. куколок. Параллельно провели три учета интенсивности выхода муравьев из гнезда и 16 учетов динамической плотности особей на кормовом участке, покрытом метровой сеткой квадратов (Резникова, 1974).

ИНДИВИДУАЛЬНОЕ ПОВЕДЕНИЕ МУРАВЬЕВ И СЕМЕЙНАЯ СТРАТЕГИЯ ФУРАЖИРОВКИ

Почти все выделенные 23 элемента поведения оказались общими для всех исследованных видов (табл. 1). Лишь в единичных случаях можно говорить о видоспецифичности. Так, *C. aenescens* при ориентировании останавливается на бегу, приподнимается на передних ногах и совершает быстрые повороты на месте; разведчики *C. japonicus aterrimus*, найдя пищу, оставляют запаховые метки на высоких предметах (Резникова, 1981).

Изменчивость индивидуального поведения муравьев связана прежде всего с наличием функциональных групп среди внегнездовых рабочих. Среди исследованных видов изменчивость поведения выражена в наибольшей степени у *F. uralensis*. В изученной популяции семьи черноголового муравья имеют сравнительно небольшие кормовые участки (около 300 м²) с хорошо развитой системой фуражировочных и обменных дорог. Привлечение фуражиров к пище происходит за счет кинопсиса или с помощью пахучего следа (Резникова, Шиллерова, 1979). У этого вида наблюдается почти полная эквивалентность внегнездовых рабочих. Большинство муравьев обрабатывает в разное время различные зоны кормового участка, и, по-видимому, каждый из них может осуществлять весь набор функций в семье.

Из 20 муравьев, наблюдавшихся многократно, лишь один совершал только охотничьи рейсы, а остальные совмещали их с посещением кормовых пещерок и колоний тлей. Типичный случай представлен на рис. 1.

Состав поведенческого репертуара муравьев

Виды	Элементы									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>Formica picea</i>		+	+			+	+	+	+	+
<i>F. cunicularia</i>		+	+	+		+	+	+	+	+
<i>Cataglyphis aenescens</i>		+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>F. uralensis</i>		+				+	+	+	+	+
<i>Camponotus japonicus</i>		+				+	+	+	+	+
<i>F. pratensis</i>	+	+				+	+	+	+	+

* 1 — бежит по прямой без остановок; 2 — перемещается плавными зигзагами; 3 — бежит с кратковременных передних ног; 4 — подробно обследует небольшие участки почвы, 5 — стоит неподвижно; 6 — ощупывает и оглядывается; 7 — обследует травостой; 8 — перебирается через травинки; 9 — находит добычу; 10 — избегает контакта с другими муравьями; 11 — обменивается пищей (трофаллаксис); 12 — конфликтует с

Муравей в 9 ч 05 мин 24.VII вышел для окологнездового ориентирования (траектория I), в 9 ч 20 мин выходил с охотничьим рейсом, причем часто контактировал с другими муравьями, обследовал растительность, останавливался для ориентирования. В 18 ч 53 мин он охотился несколько дальше от гнезда (траектория III). В другие дни этот муравей посещал кормовую пещерку на дороге (траектория IV), 20.VII он дважды выходил для охоты в разные зоны кормового участка (траектории V, VI), в тот же день посещал кормовую пещерку (траектория VII). Помимо этого, он участвовал в столкновении с семьей *F. picea*, находящейся в 9 м от гнезда по ходу дороги.

Характерно, что чем дальше муравьи отходят от гнезда, тем больший процент времени в их поведенческом репертуаре занимают реакции ориентирования и меньший — контакты с другими муравьями. При повторных выходах в ту же зону доля ориентировочных актов уменьшается.

У *F. cunicularia* повторные наблюдения за индивидуально помеченными внегнездовыми рабочими позволили выделить две относительно автономные группы: трофобионтов и активных фуражиров в соотношении примерно 1 : 2. И те и другие могут заниматься транспортировкой строительного материала. Серии дальних рейсов обычно начинаются и заканчиваются кратковременными выходами в пригнездовую зону.

Трофобионты, посещающие наземные колонии тлей на периферии кормового участка, обычно пользуются постоянными маршрутами. Около 90% времени они затрачивают на бег по поверхности почвы или по стеблям трав, остальное время приходится на чистку тела и ориентирование. Поведение муравьев, посещающих подземные пещерки в средней зоне кормового участка, более пластично. Они тратят значительно больше времени на обследование территории, ощупывание мелких предметов, обследование почвы, что, возможно, связано с поиском новых кормовых пещерок. Эти муравьи изредка могут совершать охотничьи рейсы.

Активные фуражиры («охотники») обрабатывают широкие секторы кормового участка и, видимо, хорошо знакомы со всей территорией в целом. В поисках добычи они могут обрабатывать как один и тот же, так и разные секторы территории. На пути фуражера, несущего добычу, мы последовательно ставили преграды, перегоняя его таким образом в самые дальние секторы кормового участка. Из 14 муравьев лишь два затратили на возвращение более 10 мин, остальные находили гнездо без всяких затруднений. Подобные результаты получены и для *Cataglyphis bicolor* (Burkhalter, 1972; M. Harkness, R. Harkness, 1976).

Поведенческий репертуар активных фуражиров включает главным образом осматривание травостоя и различных предметов, овладение до-

разных видов на кормовом участке

поведения *												
11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23
+	+	+	+	+	+	+	+			+		
++	++	+	+	+	+	+	+	+	+		+	
+	+		+	+	+	+	+		+		+	
+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	
+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+

ными остановками («прерывистый бег»); 4 — резко поворачивает; 5 — останавливается, приподнимаясь на предметы антеннами; 9 — стоит и шевелит антеннами; 10 — оглядывается; 11 — взбирается на возвышения умерщвляет добычу; 16 — транспортирует добычу; 17 — соприкасается антеннами с другими муравьями; 18 — другими муравьями; 21 — чистит антенны; 22 — чистит тело и ноги; 23 — метит травинки следовым феромоном.

бычей и ее транспортировку. Муравей чаще всего находит мелких насекомых (цикадок, клопов) в куртинах злаков или в укрытиях на поверхности почвы, быстро умерщвляет и несет в гнездо. Соотношение элементов поведения во время рейсов весьма изменчиво, однако можно выделить и присущие каждому муравью особенности. Есть подвижные особи, почти не затрачивающие времени на чистку тела, а также на обследование травостоя и небольших участков на поверхности почвы; у других муравьев, напротив, до 30—50% времени уходит на обследование травостоя и на ориентирование.

Наиболее четко выражена специализация функциональных групп внегнездовых рабочих у *F. pratensis*. У этого вида фуражировочные дороги состоят из ряда звеньев, в каждом из которых имеется постоянный контингент трофобионтов, активных фуражиров, разведчиков и резервных фуражиров, которые мобилизуются разведчиками на источник пищи и транспортируют ее в гнездо путем эстафетной передачи (Резникова, 1977, 1979). Вследствие специализации индивидуальная изменчивость поведения отдельных фуражиров значительно менее выражена, чем у *F. cunicularia*. При сравнении активных фуражиров оказалось, что в поведении каждой особи *F. cunicularia* содержится почти полный набор из 22 актов, выделенный нами у обоих видов, а у *F. pratensis* — в среднем 6—8. Этограммы единичных активных фуражиров *F. pratensis* включают 12—15 поведенческих актов; особи с полным набором актов нами не обнаружены. Отличительная особенность поведения этого вида в целом — большая доля времени, затрачиваемая на контакты с другими муравьями на кормовом участке (до 10%).

При сравнении одинаковых поведенческих ансамблей у разных видов выявляются количественные различия в индивидуальном поведении. Здесь на первый план выступает характер семейной фуражировочной стратегии. С помощью метода ранговой корреляции (Урбах, 1964) мы сравнили усредненные доли времени, затрачиваемого муравьями на различные элементы поведения (табл. 2). Эти характеристики оказались сходными у видов, использующих при средней численности семьи одиночную фуражировку (*F. cunicularia*, *F. picea*, *C. aenescens*), и у видов с явно выраженной групповой фуражировкой (*F. pratensis*, *C. japonicus aterrimus*, *F. uralensis*).

Сравнение элементов поведения, относящихся к ориентации, перемещению по территории и к общению с членами своей семьи на кормовом участке (рис. 2), показывает, что для видов первой группы характерны специфический способ передвижения с кратковременными остановками, ориентирование с использованием высоких предметов, почти полное отсутствие контактов с особями своего вида на кормовом участке. Напро-

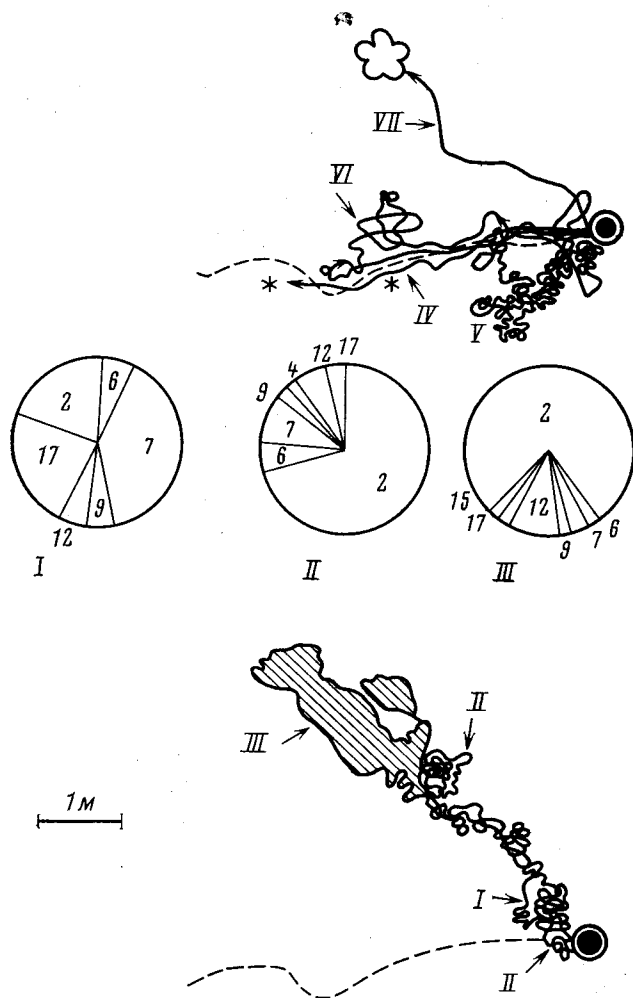


Рис. 1. Траектории и этограммы одного из внегнездовых рабочих *Formica uralensis*: I—24.VII в 9 ч 05 мин, II—в 9 ч 20 мин, III—в 18 ч 53 мин, IV—VII—20.VII в разное время суток; I—22 — элементы поведения (см. табл. 1); штриховой линией показана фуражировочная дорога; на траекториях заштрихованы области, которые муравей тщательно обследовал

тив, муравьи второй группы передвигаются по территории плавным широким зигзагом, ориентируются, обследуя небольшие участки на поверхности почвы, большая доля в их бюджете времени приходится на контакты с другими особями, что также является формой ориентации.

При сравнении индивидуальных траекторий также выявляются не видоспецифические, а функциональные различия. Как видно из табл. 3, у всех видов траектории при сборе пади характеризуются максимальным отдалением от гнезда, минимальным количеством самопересечений, а также наименьшей относительной шириной и площадью охвата участка. При активной фуражировке муравьи передвигаются либо широким челноком, либо последовательно осматривают несколько небольших участков на разном удалении от гнезда. Первый способ значительно чаще встречается при строго одиночной охоте. Поэтому у *F. cunicularia* и особенно у *S. aenescens* самые большие ширина и площадь обрабатываемого сектора территории. При обследовании пригнездовой зоны проявляются значительно меньшая индивидуальная и межвидовая изменчивость всех параметров траекторий.

ПОВЕДЕНИЕ МУРАВЬЕВ ПРИ РАЗНОЙ ЧИСЛЕННОСТИ СЕМЬИ

Поскольку основным фактором, воздействующим на поведение муравьев, является способ использования кормового участка, интересно проследить изменения в поведении особей одного вида в связи с динамикой его территориальной организации. Известно, что структура поселений у многих видов муравьев зависит от численности семьи (Pisarski, 1973; Buchinger, Alloway, 1977; Резникова и др., 1981). Экспериментально показано, что рост динамической плотности влечет за собой ус-

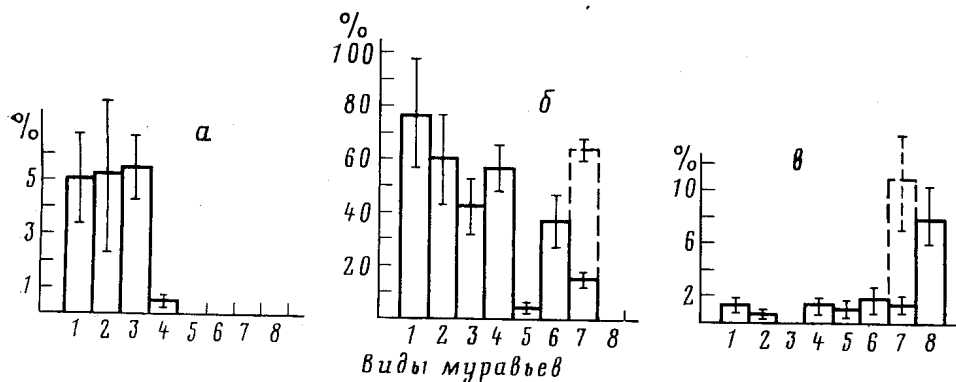


Рис. 2. Доля времени, приходящегося на различные элементы поведения у муравьев разных видов во время активной фуражировки: *а* — прерывистый бег, *б* — ориентирование с использованием возвышенностей, *в* — контакты с особями своего вида; *а*, *в* — в % от общего времени наблюдений, *б* — относительно комплекса ориентировочных реакций; 1 — *Formica picea* (секционное гнездо), 2 — *F. cunicularia* (секционное гнездо), 3 — *Cataglyphis aenescens*, 4 — *F. picea* (гнездо-капсула), 5 — *F. cunicularia* (гнездо-капсула), 6 — *Camponotus japonicus aterrimus*, 7 — *F. uralensis*, 8 — *F. pratensis*; штриховая линия соответствует данным, полученным при наблюдениях на фуражировочных дорогах

ложнение территориальной организации, т. е. перестройку групповых стереотипов поведения в течение короткого срока (Резникова, 1979). Изменения в индивидуальном поведении муравьев мы проследили в полевом эксперименте с *F. cunicularia*.

Муравьи этого вида при численности семьи до 3—4 тыс. строят секционные гнезда и используют кормовые участки с неохраемыми границами, организованные по принципу одиночной фуражировки. При бо-

Таблица 2

Значение коэффициента корреляции при сравнении этограмм муравьев разных видов во время активной фуражировки*

Виды	1	2	3	4	5	6
1		<u>0,8</u>	0,5	0,8	0,4	0,35
2	<u>0,8</u>		<u>0,73</u>	<u>0,68</u>	0,5	0,5
3	0,5	<u>0,73</u>		0,49	0,45	0,29
4	0,8	<u>0,68</u>	0,49		<u>0,7</u>	0,28
5	0,4	0,5	0,45	<u>0,7</u>		<u>0,48</u>
6	0,45	0,5	0,29	<u>0,28</u>	<u>0,48</u>	

* 1 — *Formica picea*, 2 — *F. cunicularia*, 3 — *Cataglyphis aenescens*, 4 — *Camponotus japonicus aterrimus*, 5 — *F. uralensis*, 6 — *F. pratensis*. Подчеркнуты значения, при которых сходство этограмм достоверно с вероятностью 95%.

Основные параметры индивидуальных траекторий муравьев разных видов*

Параметры	<i>F. uralensis</i>	<i>C. japonicus</i>	<i>C. aenescens</i>	<i>F. cunicularia</i>	<i>F. picea</i>
Обследование пригнздовой зоны					
<i>L</i>	1,3±0,4	0,6±0,05	2,2±0,4	1,8±0,45	0,39±0,07
<i>K</i> ₁	0,31±0,02	0,5±0,1	0,4±0,02	0,2±0,02	0,32±0,1
<i>K</i> ₂	0,4±0,06	0,87±0,2	0,5±0,04	0,8±0,05	0,91±0,1
<i>Ш</i>	0,8±0,08	0,3±0,05	1,2±0,07	1,4±0,04	0,36±0,08
<i>S</i>	0,3±0,07	0,1±0,03	2,6±0,9	1,6±0,6	0,1±0,02
Активная фуражировка]					
<i>L</i>	5,7±0,7	2,8±0,6	9,3±0,8	3,9±0,3	1,15±0,2
<i>K</i> ₁	0,3±0,02	0,4±0,06	0,3±0,02	0,1±0,02	0,2±0,02
<i>K</i> ₂	1,1±0,3	0,9±0,2	0,76±0,09	1,0±0,1	0,5±0,2
<i>Ш</i>	1,8±0,2	1,0±0,2	4,6±0,46	2,8±0,3	0,8±0,1
<i>S</i>	1,8±0,3	0,2±0,05	32,3±4,2	5,5±1,2	0,3±0,07
Сбор пади					
<i>L</i>	10,1±0,8	8,1±2,5	15,1±3,8	17,7±1,9	—
<i>K</i> ₁	0,6±0,03	0,8±0,05	0,6±0,05	0,5±0,08	—
<i>K</i> ₂	0,3±0,05	0,2±0,1	0,1±0,04	0,2±0,1	—
<i>Ш</i>	1,3±0,1	0,9±0,2	2,6±0,5	4,2±0,8	—
<i>S</i>	0,1±0,04	0,01±0,01	0,5±0,3	2,5±1,1	—

* *L* — максимальное отдаление от гнезда, *K*₁ — коэффициент извилистости (отношение *L* к общей длине траектории), *K*₂ — количество самопересечений траектории на единицу длины, *Ш* — максимальная ширина охвата участка, *S* — площадь охваченной территории. Метод количественного анализа траекторий муравьев подробно описан ранее (Резникова, 1980). Параметры траекторий измерены в сайтметрах на картах кормовых участков в масштабе 1:50.

лее высокой численности семьи для *F. cunicularia* характерны земляные гнезда-капсулы (Захаров, 1977) и охраняемые территории, разделенные нейтральными зонами (Резникова, 1977; Резникова, Шиллерова, 1978).

В нашем эксперименте постепенное наращивание численности семьи вызвало увеличение числа секций с 3 до 13, а затем постройку гнезда-капсулы, которое вначале состояло из трех отдельных куполов (рис. 3). Среднемаксимальная интенсивность выхода муравьев из гнезда в начале эксперимента составляла 96 особей в час, как и у контрольной семьи. В контрольном гнезде интенсивность выхода муравьев на территорию в течение опыта существенно не менялась. В экспериментальном же гнезде интенсивность выхода муравьев спустя 7 дней временно уменьшилась в 2 раза, что, видимо, было связано со строительством новых секций. Через 30 дней этот показатель вновь возрос до 120 особей/ч, а через 47 дней достиг 250 особей/ч.

Динамическая плотность муравьев изменялась соответственно изменениям формы и площади кормового участка. Спустя 12 дней после начала эксперимента площадь кормового участка увеличилась с 23 до 93 м², и он приобрел почти округлую форму. Возможно, это связано с равномерным обследованием новыми фуражировками территории вокруг гнезда. Средняя динамическая плотность особей почти не изменилась (0,6—0,7 особей/м²·мин). На 21-й день динамическая плотность особей возросла вдвое, и на территории сформировался поток фуражиров протяженностью 15 м. Интенсивность движения особей в потоке составляла около 230 особей/ч. Кормовой участок принял неправильную форму: посещались только пригнздовая зона и территория вдоль основного потока. Площадь кормового участка опять уменьшилась до 61 м², тогда как его радиус оставался неизменным (рис. 3).

Доля времени, затрачиваемого на различные элементы поведения муравьями
гнезда-капсулы (II) и муравьями

Элементы поведения	Окологнездовые рейсы		
	I	II	III
Бег по поверхности почвы	29,8±7,2	57,8±19,5	58,6±13,0
Ориентация с использованием высоких предметов	6,8±1,9	4,5±2,1	0
Наземные способы ориентации	6,9±5,7	9,8±6,0	11,4±3,1

сборе пади сократилось, также придя в соответствие с контролем, но при активной фуражировке доля этих способов ориентации возросла почти вдвое, что, видимо, связано с особенностями освоения новой территории.

В целом можно полагать, что для муравьев подсемейства Formicinae характерна широкая изменчивость индивидуального поведения, которое у разных видов складывается в основном из одних и тех же элементов. Количественные различия в поведении муравьев разных видов определяются главным образом стратегией фуражировки. Динамика территориальной организации, связанная с ростом численности семьи и динамической плотности особей на участке, влечет и соответствующие изменения в поведении внегнездовых рабочих. По-видимому, в основе общественной жизни муравьев лежит, с одной стороны, способность семьи к стереотипным интегрированным реакциям на определенный уровень динамической плотности особей, а с другой,— лабильность и многогранность индивидуального поведения муравьев.

ЛИТЕРАТУРА

- Захаров А. А., 1972. Внутривидовые отношения у муравьев. М.: Наука, 1—215.—1975. Динамическая плотность и поведение муравьев.—Ж. общ. биол., 36, 2, 243—250.—1977. Адаптация семьи муравьев к условиям обитания.—В кн.: Адаптация почвенных животных к условиям среды. М.: Наука, 61—85.
- Панов Е. Н., 1978. Механизмы коммуникации у птиц. М.: Наука, 1—304.
- Резникова Ж. И., 1974. Механизмы территориального взаимодействия семей *Formica pratensis* Retz.—Зоол. ж., 53, 2, 212—223.—1977. Структура кормового участка и система фуражировки у лугового муравья *Formica pratensis* Retz.—В кн.: Этологические проблемы экологии насекомых Сибири. Новосибирск, 47—59.—1979. Формы территориальной организации у лугового муравья (*Formica pratensis* Retz.).—Зоол. ж., 58, 10, 1490—1499.—1980. Количественное описание траекторий передвижения муравьев.—В кн.: Количественные методы в экологии животных. Л., 118—119.—1981. Новый способ маркировки территории муравьев.—В кн.: Хеморцепция насекомых, 6. Вильнюс, 59—62.
- Резникова Ж. И., Самошилова Н. М., 1980. Зональная специфика хищнической деятельности степных муравьев.—В кн.: Тезисы VII Всес. зоогеогр. конф. М., 268—271.
- Резникова Ж. И., Шиллерова О. А., 1978. Организация кормового участка и особенности индивидуального поведения у прыткого степного муравья *Formica cunicularia glauca* (Hymenoptera, Formicidae).—В кн.: Вопросы экологии. Новосибирск, 157—170.—1979. Экология и поведение черноголового муравья *Formica uralensis* в степных ландшафтах Тувы.—В кн.: Вопросы экологии. Новосибирск, 112—132.
- Резникова Ж. И., Шиллерова О. А., Самошилова Н. М., 1981. Численность семьи и поведение муравьев.—В кн.: Поведение насекомых как основа для разработки мер борьбы с вредителями сельского и лесного хозяйства. Минск, 204—207.
- Урбах В. Ю., 1964. Биометрические методы. М.: Наука, 1—410.
- Buschunger A., Alloway T. H., 1977. Population structure and polymorphism in slave-making ants *Harpagoxenus americanus* Em.—Psyche, 84, 3—4, 233—242.
- Burkhalter A., 1972. Distance measuring as influenced by terrestrial cues in *Cataglyphis bicolor* (Formicidae, Hymenoptera).—In: Information Process. Visual. Syst. Arthropods. Berlin et al., 303—308.
- Dobrzanska J., 1958. Studies on the division of labour in ant genus *Formica*.—Acta. Biol. Exper., 18, 55—67.

из экспериментальной семьи *F. cunicularia* опыта (I), после формирования из контрольного гнезда-капсулы (III), %

Таблица 4

Сбор пади			Активная фуражировка		
I	II	III	I	II	III
17,4±9,3	52,7±18,6	26,1±4,0	30±3,7	64,8±11,0	57,3±8,2
30,6±21,8	0	0,2±0,19	10,3±3,8	25,4±1,9	0,3±0,2
0,7±0,5	0,4±0,2	4,9±1,6	4,4±1,5	10,9±6,0	12,8±6,0

- Harkness M., Harkness R., 1976. Functional differences between individual ants (*Cataglyphis bicolor* Fab.).— J. Physiol., (Gr. Brit.), 258, 2, 124—125.
- Higashi S., 1977. Task and areal conservatism and interest drifting in a red wood ant *Formica yessensis* Forel.— Нихон сэйтайраку кейсы, Jap. J. Ecol., 28, 4, 307—317.
- Horstmann K., 1973. Untersuchungen zur Arbeitsteilung unter den Augendienstarbeiterinnen der Waldameisen *Formica polyctena* Foerster.— Z. Tierpsychol., 32, 5, 532—543.
- Meudes M., 1973. Sur les variations temporelles du comportement de transport du couvain dans un lot d'ouvrières de *Tapinoma erraticum* Latr. (Formicidae, Dolichoderinae).— C. r. Acad. Sci., 4, 437—440.
- Pisarsky B., 1973. La structure des colonies polycaliques de *Formica (Coptoformica) execta* Nyl.— Ecol. Polska., 20, 12, 1—6.
- Stebaev I. V., Reznikova J. I., 1972. Two interaction types living in steppe ecosystem in South Siberia.— Ecol. Polska., 20, 11, 103—109.
- Verron H., 1976. Note sur la stabilité des certains traits ethologiques chez les ouvrières de *Lasius niger* (Hyménoptère, Formicidae).— C. r. Acad. Sci., 6, 671—674.— 1976a. Note sur quelques caractéristiques ethologiques des ouvrières de diverses espèces d'hyménoptères formicidae *Formica fusca*.— C. r. Acad. Sci., 283, 841—843.

Биологический институт Сибирского
отделения АН СССР (Новосибирск)

Поступила в редакцию
9 декабря 1982 г.

INDIVIDUAL BEHAVIOUR OF ANTS OF DIFFERENT SPECIES IN THE FEEDING HABITAT

Zh. I. REZNIKOVA, O. A. BOGATYREVA

Biological Institute, Siberian Branch of the USSR Academy of Sciences
(Novosibirsk)

Summary

The ants are characterized by a wide intraspecific variation of individual behaviour. It is most expressed in the species with a weak specialization of extranest workers. Quantitative differences in the individual behaviour of ants and in character of their trajectories are determined by the way of food region utilization and the strategy of foraging. In a field experiment, the artificial increase in numbers of a colony of *Formica cunicularia* resulted in the changes of territorial organization and the corresponding rearrangement of behaviour of the extranest workers.