

МИНИСТЕРСТВО ВЫСШЕГО И СРЕДНЕГО СПЕЦИАЛЬНОГО ОБРАЗОВАНИЯ
РСФСР
НОВОСИБИРСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

ЭТОЛОГИЧЕСКИЕ ПРОБЛЕМЫ ЭКОЛОГИИ НАСЕКОМЫХ СИБИРИ

СБОРНИК НАУЧНЫХ ТРУДОВ

Ответственный редактор д - р биол. наук
И. В. СТЕБАЕВ

НОВОСИБИРСК
1977

СТРУКТУРА КОРМОВОГО УЧАСТКА И СИСТЕМА ФУРАЖИРОВКИ У ЛУГОВОГО МУРАВЬЯ *Formica pratensis* Retz.

Ж.И.Резникова

Объективная оценка биогеоценотической роли муравьев невозможна без всестороннего изучения их поведения. В основе охотниччьего поведения большинства муравьев лежит функциональная организация их кормового участка, связанная с системой групповой или одиночной фуражировки. От полноты использования охотничьей территории зависит продуктивность семьи муравьев (*Brian, Elmes, Kelly*, 1967).

Как и у многих животных с постоянным местом гнездования, у муравьев кормовой участок может быть больше охраняемой территории (например, охраняется только пригнездовая зона) или совпадать с ее границами (*Elton*, 1932, Длусский, 1965). Для муравьев подрода *Formica s.str.* – наиболее крупных и активных хищников умеренной зоны – характерно наличие обширной охраняемой территории с постоянной сетью фуражировочных дорог. Известно общее вторичное деление территории: закрепление дорог и прилежащих к ним частей кормового участка за постоянными по составу группами фуражиров (*Dobrzonska*, 1958, Захаров, 1970).

Структура охраняемой территории и охотничье поведение обстоятельно изучены у рыжих лесных муравьев группы *F. rufa*. Изучение этих показателей у лугового муравья *F. pratensis*, доминирующего в лесостепной и степной зонах, начато сравнительно недавно. У этого вида описано наличие охраняемой территории и сети постоянных дорог, которые очищены от растительности, заглублены в землю и используются в течение многих лет (Длусский, 1965, 1967). Опыты с мечением муравьев показали, что одни и те же дороги посещаются постоянными по составу группами фуражиров (Тарбинский, 1966, Резникова, 1974). С помощью учетов динамической плотности предварительно помеченных особей, а также векторов направления их движения, выявлены радикальные и концентрические структуры охраняемой территории: секторы, стержнем которых являются дороги, и кольцевые (концентрические) зоны – пригнездовая, средняя и периферийная (Стебаев, 1967, 1971, Резникова, 1974).

Остается невыясненным вопрос о конфигурации и постоянстве этих внутренних частей охраняемой территории. Ничего не известно о функции дорог лугового муравья и о системе фуражировки у этого вида.

Пользуюсь случаем выразить благодарность канд. биол. наук А.А.Захарову за ценные консультации. Выполнению работы во многом способствовала помощь студентки НГУ Н.М.Самошиловой.

Район и методы исследования

Изучалось большое поселение лугового муравья в южно-черноземной колочной степи (Озерный стационар Биологического института СО АН СССР), в злаково-полынно-разнотравной растительной ассоциации.

Для выяснения структуры кормового участка лугового муравья проводились измерения динамической плотности муравьев на полягонах площадью 1200-1600 м², по сетке 0,25 м². Состав фуражиров на отдельных участках дорог выявлялся с помощью учетов количества предварительно помеченных муравьев. На 6 гнездах ежедневно проводилось по 20 учетов в течение 5 дней. Одно гнездо наблюдалось в течение трех недель. Дороги были разбиты на 20-сантиметровые отрезки, и в каждом учете фиксировалось количество муравьев и их групповые метки. Предварительно на каждом метре дороги было помечено отдельными метками по 200 особей, а на первых трех метрах – по 300. Для уточнения индивидуальных траекторий было промечено еще около 200 особей на каждой дороге. Организация фуражировки изучалась путем хронометрирования поведения муравьев при нахождении приманки. Наблюдения проводились в 20 повторностях на трех гнездах.

Структура дорог и система фуражировки у лугового муравья

У большинства гнезд *Fragatensis* заглубленные в почву дороги сохраняют постоянство в течение многих лет (Forel, 1874). У степных гнезд этого вида дороги связаны с кормовыми пещерками, в которых муравьи получают углеводную пищу от корневых цикадок, тлей и червепов. На кормовом участке семьи обычно более 100 таких пещерок. В каждой находится одновременно до 20 сборщиков пади. Охотники действуют на всей охраняемой территории, наиболее

ее активно – в ее периферийной части. Для других *Formica s. str.* известно, что сборщики пади всегда выходят из гнезда по дорогам, а охотники – лишь при условии высокой численности особей на коридорном участке. Возвращаются в гнездо и те и другие по дорогам (Нивег, 1965). По направлению к гнезду динамическая плотность муравьев увеличивается (Захаров, Демченко, 1971).

Распределение динамической плотности особей на дорогах лугового муравья оказалось неравномерным. Дорога состоит из нескольких зон, разделенных участками с низкой динамической плотностью муравьев. Примечательно, что в периферийной зоне численность муравьев почти такая же, как и в пригнездовой. (рис.1). При этом большинство муравьев, предварительно помеченных в средней и периферийной зонах, при повторных учетах встречаются там же (рис.2). Все это наводит на мысль об относительной автономности отдельных частей дороги.

Прослеживание индивидуальных траекторий муравьев (в общей сложности около 800 особей) и учеты их численности в различных частях дороги позволили разделить муравьев, курсирующих по дороге, на несколько функциональных групп. В каждой зоне есть особи, которые проходят ее с тем, чтобы попасть в следующую, и особи, постоянно функционирующие в этой зоне. Поэтому естественно, что наименее постоянна по составу пригнездовая зона. В ней "транзитные" муравьи составляют около 50%, тогда как в средней зоне их всего 10% (рис.2).

Группы муравьев, действующие в каждой зоне, включают активных фуражиров (разведчиков) и многочисленных пассивных фуражиров. Часть пассивных фуражиров действует как сборщики пади. Остальные постоянно курсируют по индивидуальным участкам на дороге, время от времени возвращаясь с пищей в гнездо. Индивидуальный участок пассивного фуражира может охватывать всю зону или часть ее. Единичные особи курсируют по участкам, охватывающим сразу несколько зон. За счет замкнутых внутри дороги траекторий пассивных фуражиров и складывается картина постоянства групп, приуроченных к каждой зоне (рис.2). Таким образом, заглубленные в почву дороги лугового муравья – "открытые тунNELи" – состоят из относительно автономных частей, в каждой из которых имеется постоянный контингент активных и пассивных фуражиров (рис.3).

Роль пассивных фуражиров, курсирующих на дорогах, становит-

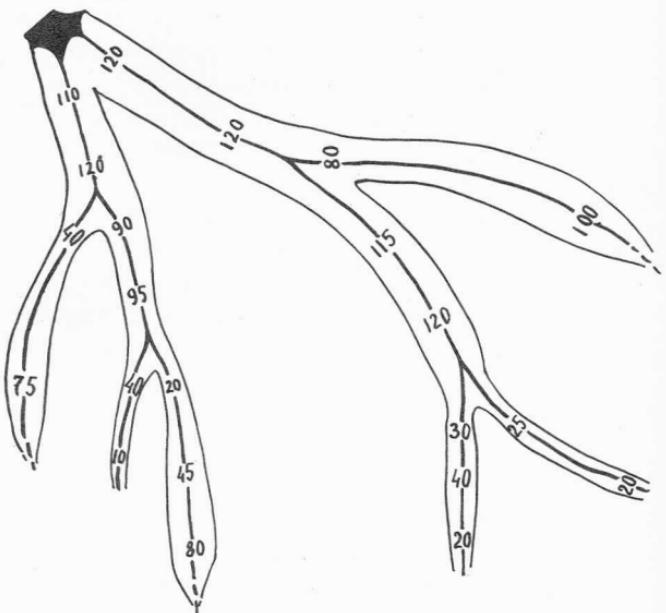


Рис.1. Схема распределения динамической плотности *F. pratensis* в различных частях дороги. Ширина дороги на схеме пропорциональна плотности муравьев (от 10 до 120 экз./ $\text{дм}^2/\text{н}$)

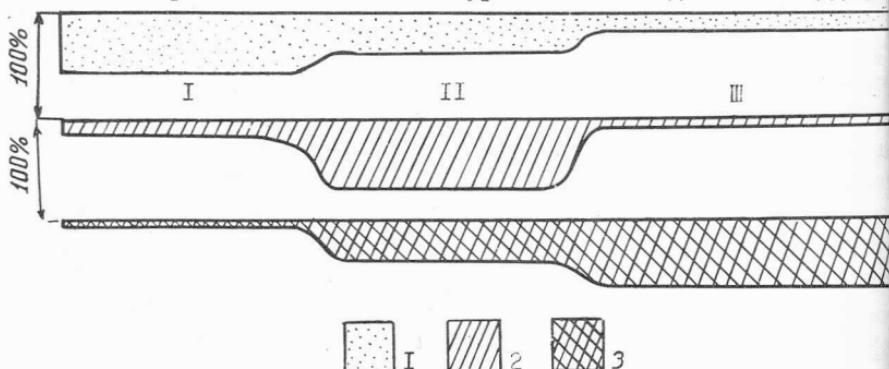


Рис.2. Распределение муравьев, помеченных в разных зонах дороги.
I - пригнездовая зона; II - средняя зона; III - периферийная зона.
А - муравьи, предварительно помеченные в пригнездовой зоне;
Б - в средней; В - в периферийной.
Ширина полос на схеме соответствует количеству муравьев (в процентах от максимального), встреченных в каждой зоне дороги в течение 10 учетов.

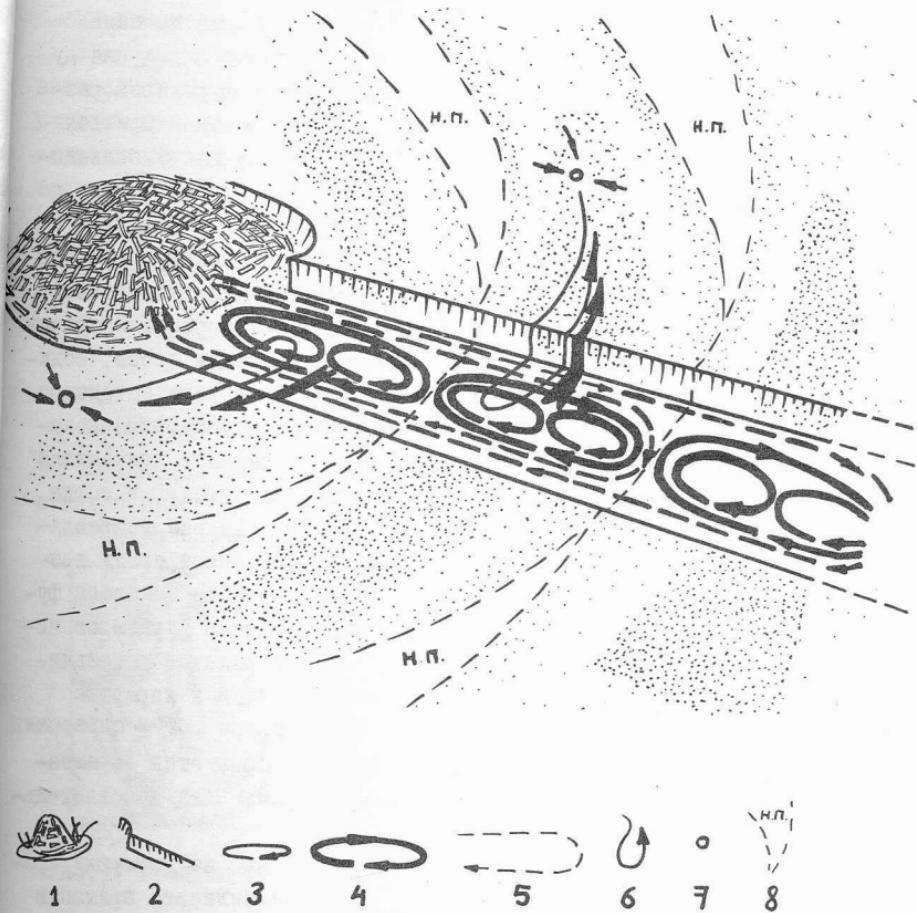


Рис.3. Схема движения муравьев *F. pratensis* по фуражировочной дороге и мобилизация их на пищу.

Условные обозначения: 1 - гнездо *F. pratensis*; 2 - заглубленная в почву дорога; 3 - пассивные фуражиры, курсирующие по определенным участкам внутри дороги; 4,5 - пассивные фуражиры и сборщики пади, участки которых охватывают I-2 зоны; 6 - активные фуражиры (разведчики); 7 - источник пищи; 8 - границы нейтральных пространств (н.п.).

ся понятной, если проанализировать реакцию муравьев на появление источника пищи. В отличие от других *Formica s.str.*, для лугового муравья характерна мобилизация пассивных фуражиров разведчиками, действующими на кормовом участке. При этом привлечение пассивных фуражиров происходит не из гнезда, как у большинства видов с мобилизационным поведением (Захаров, 1972), а с дороги.

Разведчик, найдя пищу, возбужденно двигается вокруг нее, что привлекает внимание активных фуражиров, находящихся поблизости. Затем разведчик кратчайшим путем направляется к дороге. Встреча на пути других муравьев, он обычно кормит их. Такие особи, получив пищу, начинают самостоятельный поиск и часто тоже наталкиваются на приманку. Первонаходчик же, достигнув дороги, привлекает внимание пассивных фуражиров характерными резкими движениями ("выпадами") и кормит их. Общее возбуждение нарастает, и когда разведчик уходит с дороги, направляясь к пище, за ним устремляется несколько пассивных фуражиров. Однако они почти сразу возвращаются. Обычно один разведчик не способен увести за собой фуражиров при первом же рейде. Возбуждение пассивных фуражиров достигает критической степени после нескольких приходов разведчиков, и пассивные фуражиры могут следовать за ними к кормушке группами по 4-7 особей. Второй рейд такие фуражиры могут совершать уже сами. Когда муравьев достаточно много и образуется временная дорога, по ней могут следовать новые муравьи без дополнительной мобилизации их разведчиками.

При использовании углеводной приманки за час на кормушку привлекалось до 60 пассивных фуражиров. В случае белковой приманки активные фуражиры оттаскивали кусочки мяса по направлению к дороге, затем ее транспортировали другие муравьи, передавали пассивным фуражирам на дороге, а часть из них увлекали за собой к приманке. Значит, эстафетная передача добычи или "обменная транспортировка", подобная описанной для *F. rufa* и *Lasius fuliginosus* (Stäger, 1925, Dobrzanska, 1958, 1966) у лугового муравья сочетается с процессом мобилизации или, по крайней мере, активации пассивных фуражиров.

В целом, организация фуражировки у лугового муравья сходна с таковой у других видов, имеющих также заглубленные в почву дороги или тунNELи (например *Lasius fuliginosus*, р.р. Родопотугма-

Leptoquenys-Maschwitz, Hölldobler, 1970; *Maschwitz, Mühlenberg*, 1975). Однако в отличие от них *E. pratensis* не оставляет запахового следа на пути к пище (Резникова, 1975). Четкость процесса мобилизации достигается разделением зон и участков дороги между постоянными группами фуражиров. Возможно, что иерархическое со-подчинение пассивных и активных фуражиров, описанное для муравьев Захаровым (1972 а), основано у *E. pratensis* на индивидуальном опознавании пассивными фуражирами "своего" разведчика. Принципиальная возможность распознавания особей, приуроченных к определенным участкам территории, была показана ранее (Резникова, 1974).

Пространственная структура кормового участка

Специфика движения фуражиров на дорогах находится в соответствии с пространственной структурой кормового участка *E. pratensis*.

Учеты динамической плотности и векторов направления движения муравьев показали, что радиальные структуры кормового участка имеют постоянные границы и обычно разделены нейтральными пространствами. Стержнем каждой радиальной структуры является дорога (рис.4).

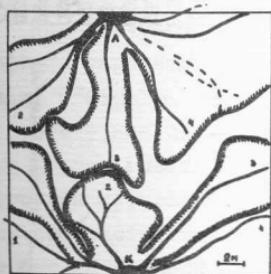


Рис.4. Границы радиальных структур.

— гнезда и дороги *E. pratensis*

Кольцевые структуры создаются за счет совокупности равноудаленных от гнезда частей радиальных структур. В центре каждой кольцевой зоны выделяются области с повышенной динамической плотностью муравьев. По направлению к окраинам зоны — к гнезду и к внешней границе — этот показатель снижается, и зоны разделены пространствами, почти не посещаемыми муравьями (рис.5). Это естественно, так как курсирующие по дороге пассивные фуражиры мобилизуются разведчиками по кратчайшим путям. Поэтому места концентрации активных фуражиров на кормовом участке приурочены к средним частям каждой зоны на дороге, откуда легче всего мобилизовать "резервных" пассивных фуражиров.

Самой обширной и в то же время самой обособленной среди кольцевых зон является периферийная. Она своеобразна и в функциональ-

Б5

процентное соотношение динамической плотности муравьев на разном расстоянии от гнезда

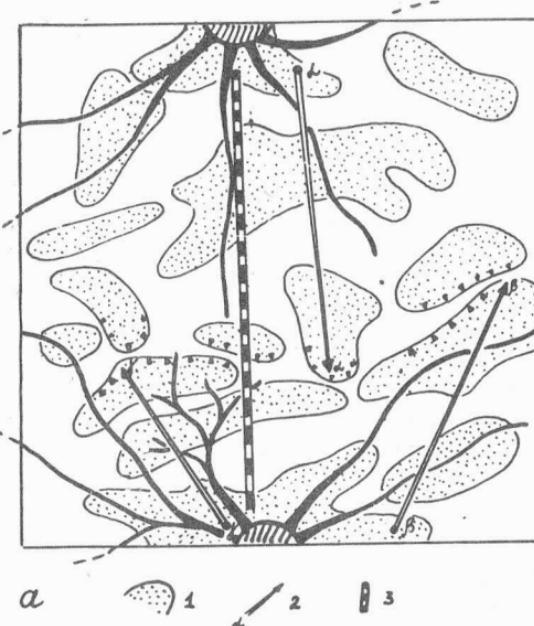
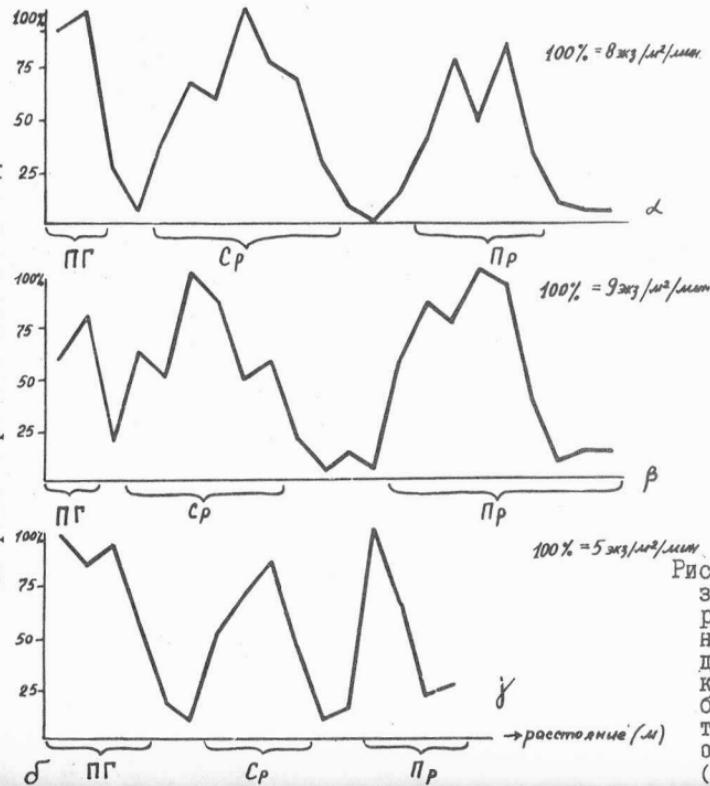


Рис.5. Схема расположения концентрических зон внутри кормового участка лугового муравья (а) и изменение динамической плотности муравьев по мере удаления от гнезда (б). Условные обозначения: 1 - участки с динамической плотностью муравьев более 2 экз./м/мин.; 2 - линии, на которых измерялась динамическая плотность особей; 3 - линия расположения кормушек (рис.4); ПГ - прагнездовая зона; СР -

ном отношении, являясь зоной повышенной активности особей. В ней выделяется и специальная, постоянная по составу, группа особей, которые действуют в пограничной области и способны распознавать членов аналогичных групп из соседних семей (Резникова, 1974).

Принципиальная схема строения кормовых участков, с учетом взаимодействия соседних семей, изображена на рис.6. Ситуации, сходные по основным параметрам, наблюдались нами в разных частях ареала в Западной Сибири и Казахстане - от северной лесостепи до полупустыни. В открытых степных ландшафтах описанная система фурражировки позволяет муравьям быстро переключаться на вновь появившиеся источники пищи. Видимо, описанная форма организации кормового участка - самая распространенная у лугового муравья. Но она не единственная.

Формы организации кормового участка у лугового муравья

Иная ситуация наблюдается в более продуктивных степных ландшафтах, находящихся в оптимальном гидрологическом и солевом режимах ("барьеры поступления", по Стебаеву, 1976). В данном случае это узкие полоски тыровой степи на границе сопок и подгорных равнин (Восточный Казахстан, долина р.Аягуз). Здесь семьи лугового муравья нередко поликаличны. "Главное" гнездо, в котором сосредоточена большая часть расплода и находится самка, соединено заглубленными в почву или поверхностными дорогами с "дополнительными" гнездами меньшего размера. Разведчики мобилизуют пассивных фуражиров с участков (или частей дорог), непосредственно прилежащих к "дополнительным" гнездам. При этом большая часть пищи поступает в "главное" гнездо.

Кроме того, описаны колонии *E. protensis*, обычные в широколиственных лесах и сосновых борах Европы (Forel, 1874, Длусский, 1967). Мы наблюдали колониальные поселения этого вида в тугайных лесах долины р.Или (Стебаев, Резникова, 1975). В таких поселениях дороги *E. protensis* не заглублены в почву, а интенсивность движения фуражиров почти вдвое больше, чем на дорогах одиночных гнезд. Вполне вероятно, что способы фурражировки и форма организации кормового участка в колониях *E. protensis* принципиально иные, чем у одиночных гнезд. Они еще не изучены.

Объединяя все, что пока известно нам о территориальном пове-

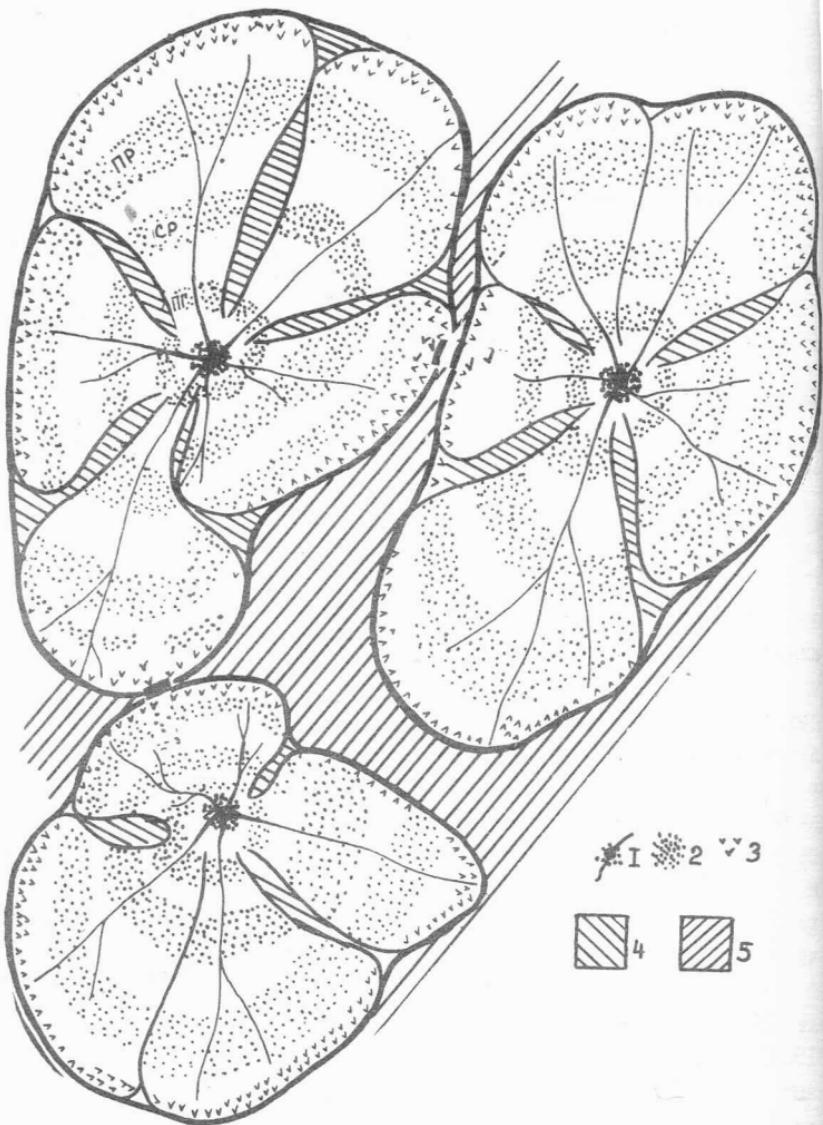


Рис.6. Принципиальная схема пространственной структуры кормовых участков лугового муравья.

Условные обозначения: 1 - зона высокой динамической плотности вокруг гнезда ("двор"); 2 - зона высокой динамической плотности особей в пригнездовой (ПГ), средней (СР) и периферийной (ПР) зонах; 3 - пограничная область; 4 - нейтральные зоны между радиальными структурами; 5 - нейтральные зоны между соседними территориями.

дении лугового муравья, можно представить себе развитие структуры кормового участка, отражающее этапы развития семьи и увеличение ее численности. Эффективность системы фуражировки в значительной мере зависит от постоянства контингента муравьев в каждой зоне дороги и кормового участка. Пригнездовая зона обычно "проходная", и лишь в последующих может сохраняться относительное постоянство состава фуражиров. Видимо, оптимальное число зон дороги должно быть не меньше трех. В то же время с ростом семьи расширение ее территории может происходить за счет увеличения числа зон при относительно постоянной максимальной протяженности индивидуальных участков курсирующих по дороге фуражиров. Поскольку эти зоны относительно автономны, с увеличением их числа становится затруднительной связь периферийных зон с гнездом. Видимо, в этом случае происходит обособление групп муравьев, приуроченных к периферийным зонам, и семья становится поликаличной. Можно полагать, что появление мелких "дополнительных" гнезд - переходный этап на пути образования колоний. Это качественно новый уровень развития семьи, получивший широкое распространение среди других *Formica* s. str. (Захаров, 1975). У *F. pratensis* этот уровень достигается сравнительно редко и требует подробного исследования.

В целом, принцип организации кормового участка у одиночных гнезд *F. pratensis* иной, чем у других *Formica*. Стержнем структуры кормового участка являются заглубленные в почву дороги, разделенные на относительно автономные зоны. Постоянство состава групп фуражиров, курсирующих в каждой зоне дороги и связанных с конкретными областями кормового участка, обеспечивает быструю мобилизацию на источник пищи по кратчайшим путям. При относительно низкой численности особей на территории и неустойчивой кормовой базе муравьев в степных ландшафтах такой тип использования кормового участка представляется наиболее эффективным.

Л и т е р а т у р а

- ДЛУССКИЙ Г.М. Охраняемая территория у муравьев. - "Журн. общ. биол.", 1965, т.26, вып.4, с.479-489.
- ДЛУССКИЙ Г.М. Муравьи рода *Formica*. М., "Наука", 1967.
- ЗАХАРОВ А.А. О структурной организации семьи муравьев *Formica s.str.* (Нутелооптера, Formicidae). - "Зоол.ж.", 1970, т.49, вып.7, с.1025-1033.
- ЗАХАРОВ А.А. Внутривидовые отношения у муравьев. М., "Наука", 1972.
- ЗАХАРОВ А.А. Иерархия функциональных групп в семье муравьев. В сб.: Поведение животных, его эволюционные и экологические аспекты. М., 1972, с.89-99.
- ЗАХАРОВ А.А. Эволюция социального образа жизни у муравьев. "Зоол.ж.", т.54, вып.6, с.861-869.
- ЗАХАРОВ А.А., ДЕМЧЕНКО А.В. Дороги как элемент структуры колонии рыжих лесных муравьев. В сб.: Вопросы защиты леса. М., 1971, с.47-61.
- КРАВЧЕНКО М.А. Перепончатокрылые - разрушители древесины и их значение в ксилофильных сообществах. Автореф.канд.дис. М., 1974.
- РЕЗНИКОВА Ж.И. Механизмы территориального взаимодействия семей *Formica pratensis* Retz. - "Зоол.ж.", 1974, т.53, вып.2, с.212-223.
- СТЕБАЕВ И.В. Структура охраняемой территории *Formica pratensis* и взаимодействие муравьев одного и разных видов. - "Зоол.ж.", 1971, т.50, вып.10, с.1504-1519.
- СТЕБАЕВ И.В., РОДИН С.Н., ЯРОСЛАВЦЕВА А.С., БАХТИНОВА В.В., НИКАНОРОВА С.И., КАЯНДЕР Л.М. Структура и организация охотничьей территории лугового и черноголового муравьев в степных ландшафтах Западной и Восточной Сибири. В сб.: Муравьи и защита леса (М., 1967, с.42-45).
- СТЕБАЕВ И.В., РЕЗНИКОВА Ж.И. Комплекс видов, сопутствующих *Formica pratensis* в степных и полупустынных ландшафтах вдоль рек Иртыш и Или. В сб.: Муравьи и защита леса (У), М., 1975, с.116-119.
- СТЕБАЕВ И.В. Пространственная структура животного населения биогеоценозов в стоково-геохимических сериях ландшафтов. - "Зоол.ж.", 1976, т.55, вып.2, с.191-203.

ТАРЕИНСКИЙ Ю.С. Полиэтанизм и распределение на кормовых участках "фуражиров" лугового муравья (*Formica pratensis* Retz., Hymenoptera, Formicidae). - "Зоол.ж.", 1966, т.45, вып. I, с.68-75.

Brien M.V., Elmes G., Kelly A.F. Population of the ant *Tetramorium caespitum* L. - "J.Anim.Ecol.", 1967, 36, p.337-342.

Dobrzenska J. Partition of foraging grounds and modes of conveying information among ants. - "Acta biol. Exper.", 1958, 18, p.55-67.

Dobrzenska J. The control of the territory by *Lasiurus fuliginosus* Letz. - "Acta biol.Exper.", 1966, 26, p.193-213.

Elton G. Territory among wood ants (*Formica rufa* L.) at Picket Hill. - "J.Anim.Ecol.", 1932, 1, p.69-76.

Huber R. Unterseuchungen zur "Repräsentanz" und "Einstellung" der Waldameisen (Form.,Hym.,Ins.). - "Minister agrie.e Forreste", 1965, 16, p.175-186.

Maschwitz U., B. Hölldobler. Der Kartennestbau bei *Lasiurus fuliginosus* Letz. (Hym.,Formicidae). - "Z.vergl.Physiol.", 1970, 66, s.176-189.

Maschwitz U., M. Mühlenberg. Zur jagdstrategie einiger Orientalischer Leptogenys - Arten (F., Ponerinae). - "Oecologia (Berl.)", 1975, 20, 1, s.65-83.

Stäger R. Über die näheren Umständen beim Heimschaffen der Beute durch die Waldameisen. - "Entomol.Z.Internal.Entomol.Vereins", 1925, 38, s.58-92.