

МЕХАНИЗМЫ ТЕРРИТОРИАЛЬНОГО ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ
СЕМЕЙ *FORMICA PRATENSIS* (HYMENOPTERA, FORMICIDAE)

Ж. И. РЕЗНИКОВА

Кафедра общей биологии Новосибирского государственного университета

Территориальное взаимодействие семей *Formica pratensis* изучалось путем детального микрокартирования распределения муравьев. В полевых и лабораторных экспериментах применялось массовое мечение муравьев. Описана специфическая структура периферийной зоны территорий, используемых *F. pratensis*, и роль этой зоны в системе территориальных отношений. Основное внимание уделяется взаимодействию муравьев из разных семей в области контакта их территорий. Разграничение территорий сохраняется здесь даже при существенном изменении внешних условий в полевых экспериментах. Выявлено регулирование суточных ритмов при посещении области контакта муравьями из разных гнезд. Разграничение территорий в области контакта основано, по-видимому, на взаимном узнавании друг другом групп муравьев, постоянно курсирующих в этой области. Можно полагать, что муравьи определяют границы своих территорий не по запаху, а пользуясь зрительной или светокомпасной ориентацией.

Конкурентные отношения между семьями многих видов муравьев рода *Formica* регулируются с помощью системы охраняемых территорий, впервые описанной Элтоном (Elton, 1932) и обнаруженной Длусским (1965) у всех *Formica* s. str., *Coptoformica* и *F. cinerea*. Механизмы территориального взаимодействия семей муравьев во многом остаются неясными. Для того чтобы узнать, базируется ли это взаимодействие на простом равновесии сил или существует специальная система механизмов разграничения сфер деятельности разных семей, необходимо выяснить специфику распределения, поведения и ориентации муравьев в пограничных областях их кормовых участков, что и составляет цель данной работы.

Работа является продолжением исследований Стебаева и др. (1967, 1971) и проведена под его руководством на территории Озерного стационара Лаборатории биоценологии Биологического института Сибирского отделения АН СССР, возглавляемой С. С. Фолитаревым. Рядом ценных советов и помощью в освоении методик мы обязаны Г. М. Длусскому и А. А. Захарову, которым выражаем сердечную признательность. В исследованиях принимали активное участие студенты Новосибирского университета М. Г. Айзензон, Т. В. Зыкова, Е. В. Дубатолова, И. Г. Кабаева, Г. Ф. Молодцова, И. А. Назаренко, В. Е. Пальчиков, Л. В. Петрищенко, Н. И. Рубцов, В. Я. Тихонов, Н. С. Шелевая, Е. А. Чернышова, М. А. Чижова, Н. П. Фроим и Т. В. Храмова. Особенно ценная помощь оказана нам студентками П. М. Гринберг и Н. И. Гуткиной.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Наблюдения проводились на юго-западе Новосибирской обл. в окрестностях железнодорожной станции Карасук. Исследовали участок злаково-полюнно-разнотравной степи, очень плотно заселенный *Formica pratensis* Retz.: на площади 14 га насчитывалось

36 гнезд. Признаков колональности (по Захарову, 1968) за 2 года наблюдений не обнаружено. Были выбраны 3 пары крупных гнезд *F. pratensis* с хорошо развитой системой дорожек. Полигоны вокруг каждой такой пары охватывали целиком кормовые участки 2 гнезд и имели площадь 1000—1200 м².

Основу методики составляли съемки динамической плотности муравьев (Стебаев, 1967, 1971) с помощью рамки площадью 630 см² при экспозиции 1 мин, а также учеты всех подвижных муравьев в пределах квадрата со стороной 1 м в течение 2 мин. В отличие от учетных рамок, расставляемых через каждые 2 м такие квадраты сплошь покрывали территорию полигона. Учеты муравьев во всех метровых квадратах проводились в течение часа, что можно считать практически одновременным для всего полигона. При сравнительно редком травостое такой метод позволяет с максимальной точностью оценить количественное распределение муравьев на поверхности почвы. В общей сложности проведено 40 съемок — по 6—8 за сутки. Большинству съемок и полевых экспериментов сопутствовало массовое групповое и индивидуальное мечение муравьем цветной нитроэмалью с помощью стеклянных рейсфедеров.

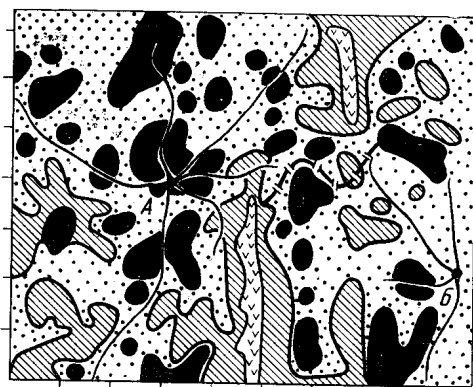
РАСПРЕДЕЛЕНИЕ *FORMICA PRATENSIS* В ПЕРИФЕРИЙНОЙ ЗОНЕ КОРМОВОГО УЧАСТКА

Известно, что территории соседних гнезд *F. pratensis* разделены нейтральной зоной, в которой не удается выявить муравьев с помощью съемок динамической плотности (Стебаев, 1967, 1971). Эта зона, согласно данным названного автора, сохраняется не только в часы малой активности муравьев, когда площадь используемых ими территорий¹ невелика, но и во время высокой активности и соответственного расширения территорий и даже в случае искусственного уменьшения кормовых ресурсов одного из гнезд.

Наши съемки динамической плотности муравьев и учеты муравьев в метровых квадратах, проведенные на 3 парах гнезд, также выявили нейтральную зону. Она постоянно сохранялась в одном и том же месте, но, по данным учетов в метровых квадратах, оказалась очень узкой (0,5—1,5 м). В связи с этим возникла необходимость оценить разграничивающую роль периферийных зон кормовых участков. В качестве периферийной зоны мы выделили ту часть кормового участка, непосредственно примыкающую к нейтральной зоне, где муравьи были отмечены не более, чем в 2 учетах из 6 (рис. 1). При сравнении периферийной зоны

Рис. 1. Картограмма повторяемости встреч *F. pratensis* 27 июля 1971 г.

1 — части территории *F. pratensis*, в пределах которых за 6 съемок динамической плотности муравьи ни разу не были обнаружены, 2—4 — части территории, в которых муравьи были обнаружены несколько раз: 2 — 1—2 раза, 3 — 3—4 раза, 4 — 5—6 раз, 5 — граница между территориями гнезд А и Б, выявленная с помощью мечения муравьев



□ 1 ▨ 2 □ 3 ■ 4 ~ 5 4м

с остальными частями кормового участка оказалось, что в ней плотность муравьев в 1,5—4 раза меньше (рис. 2). Это различие особенно хорошо проявляется в утренние и вечерние часы, т. е. во время максимальной активности *F. pratensis* и наибольшего расширения используемых ими

¹ Это выражение мы употребляем как эквивалентное принятым в литературе выражениям «кормовой участок» и «охотничья территория» и подразумеваем под ним всю территорию, на которой во время съемки встречаются муравьи данного гнезда, независимо от их функции.

территорий. Сравнение всех картосхем показало, что лишь 17—30% периферийной зоны используется муравьями постоянно. Вся периферийная зона в целом характеризуется равномерным распределением муравьев, без очагов высокой плотности особей. Участки с плотностью более 10 особей на 1 м^2 за 2 мин, занимающие $18 \pm 0,9\%$ кормовых участков гнезд А и Б, составляют лишь $3,2 \pm 0,7\%$ площади периферийной зоны. Сопоставление очагов высокой плотности муравьев на всех картосхемах

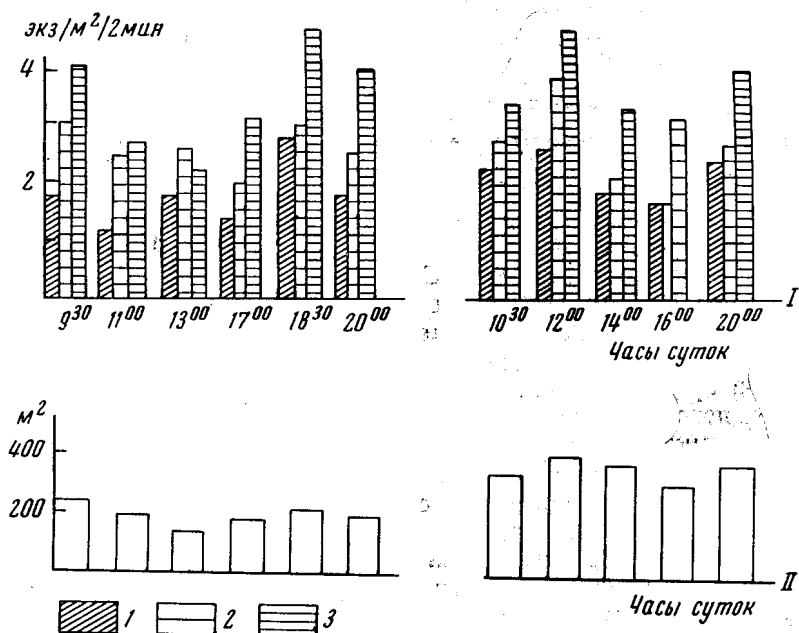


Рис. 2. Изменение площадей территорий 2 пар гнезд *F. pratensis* и средняя плотность муравьев в разных частях используемых ими территорий I — средняя плотность муравьев, II — изменение площадей территорий 2 пар гнезд в течение суток; средняя плотность муравьев в той части территории, где они были обнаружены: 1 — в 1—2 съёмках из 6, 2 — в 3—4 съёмках, 3 — в 5—6 съёмках

показывает, что они образуют довольно широкое кольцо, непосредственно примыкающее к периферийной зоне. Эта зона, таким образом, отделяется от остальных частей территории резким перепадом плотности муравьев.

В целом и нейтральная и периферийная зоны вместе хорошо разграничивают основные площади территорий, используемых *F. pratensis*. Но на небольших участках обе зоны исчезают. Такие участки расположены именно там, где расстояние между дорожками соседних гнезд минимально (рис. 1). Здесь же сосредоточено большое количество кормовых пещерок, в которых *F. pratensis* собирают сладкие выделения корневых тлей, цикад и червецов. Плотность муравьев на таких участках весьма значительна: 5—10, местами более 11 экз. на 1 м^2 за 2 мин. Возникает вопрос, не происходит ли здесь перекрывание территорий разных гнезд?

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ *F. PRATENSIS* В ОБЛАСТИ КОНТАКТА ИСПОЛЬЗУЕМЫХ ИМИ ТЕРРИТОРИЙ

Для выяснения возможности перекрывания территорий, используемых соседними гнездами, было проведено 2 серии наблюдений за распределением помеченных муравьев. Было помечено по 300 муравьев на всей протяженности границ территорий гнезд А и Б и по 1000 муравьев в

средних частях дорожек каждого гнезда. Распределение меченых особей мы проследили с помощью 6 последовательных съемок динамической плотности. Оказалось, что все помеченные муравьи приурочены к территориям своих семей (табл. 1). Кроме того, муравьи, помеченные на границах своих кормовых участков, почти совершенно не встречаются в их глубине и, наоборот, особи, помеченные в средних частях дорожек, почти не обнаруживаются в периферийной зоне (табл. 2). Это соответствует

Таблица 1

Соотношение количества муравьев, помеченных в пограничной области своего гнезда и встреченных там же (а) и на территории соседнего гнезда (б)*

Индекс-гнезд	Колич. муравьев				Показатели различия	
	эмпирическое		теоретическое		χ^2	Р%
	а	б	а	б		
А	84	2	52	34	34,8	>99,9
Б	41	4	73	13	7,4	>99,9
В	90	5	63	32	39,2	>99,9
Г	65	4	42	27	26,6	>99,9

* В каждом случае подсчитывалось количество всех муравьев, встреченных нами в течение всех учетов. Поэтому допускается, что один и тот же муравей мог быть зафиксирован несколько раз. Это относится и к табл. 2—4.

Таблица 2

Соотношение количества муравьев, помеченных в пограничной области своего гнезда и встреченных там же (а) и в глубине территории своего гнезда (б)

Индекс-гнезд	Колич. муравьев				Показатели различия	
	эмпирическое		теоретическое		χ^2	Р%
	а	б	а	б		
А	18	1	8	13	35,1	>99,9
Б	27	2	9	20	52,1	>99,9
В	40	8	10	38	103,3	>99,9
Г	35	3	6	32	178,3	>99,9

концепции вторичного деления территории (Dobrzanska, 1958). Таким образом, на территории *F. pratensis* можно выделить группу муравьев, приуроченных только к пограничным областям. В глубине территорий обеих семей постоянно обнаруживалось небольшое количество особей, ранее помеченных на границе соседней территории (2—4 особи из 41 и 84). Однако это может быть обусловлено неточностью выделения границ при съемках динамической плотности. Для уточнения этого вопроса мы поместили по 300 особей на окончаниях дорожек гнезд В и Г, исключив, таким образом, возможность случайно пометить муравьев из соседнего гнезда. Учеты муравьев в метровых квадратах выявили точно такую же закономерность, что и съемки динамической плотности. Индивидуальное мечение показало, что не только периферийная область в целом, но и область контакта кормовых участков посещается постоянной по составу группой муравьев. По-прежнему основная масса муравьев не нарушала границ территории, но 4—5 особей из числа посещающих область контакта регулярно отмечались нами в глубине территории соседнего гнезда.

Таким образом, границы территорий, используемых соседними гнездами *F. pratensis*, строго соблюдаются на всем своем протяжении. Даже в области контакта соседних территорий основная масса муравьев не пересекает границ. В то же время есть основания предположить существование небольших групп муравьев, постоянно проникающих на соседнюю территорию именно через область контакта.

Интересно сравнить разграничение территорий, используемых разными семьями, с разграничением участков, используемых членами одной семьи — группами муравьев, приуроченных к разным дорожкам. На дорожках 4 гнезд нами проводились непрерывные суточные учеты предварительно помеченных муравьев. На каждой дорожке было помечено по 1000 особей. На одном из гнезд наблюдения проводились 8 дней, на остальных — по 1—2 дня.

В целом не более 2% всех зафиксированных нами муравьев было встречено не на тех дорожках, где они были помечены. Значит, так же, как и у *F. polyctena* (Захаров, 1970), группы *F. pratensis* приурочены каждая к своей дорожке (достоверность 99,9%). 18 учетов муравьев в метровых квадратах на территории гнезда Д показали, что области, посещаемые муравьями разных дорожек, не перекрываются (рис. 3, I).

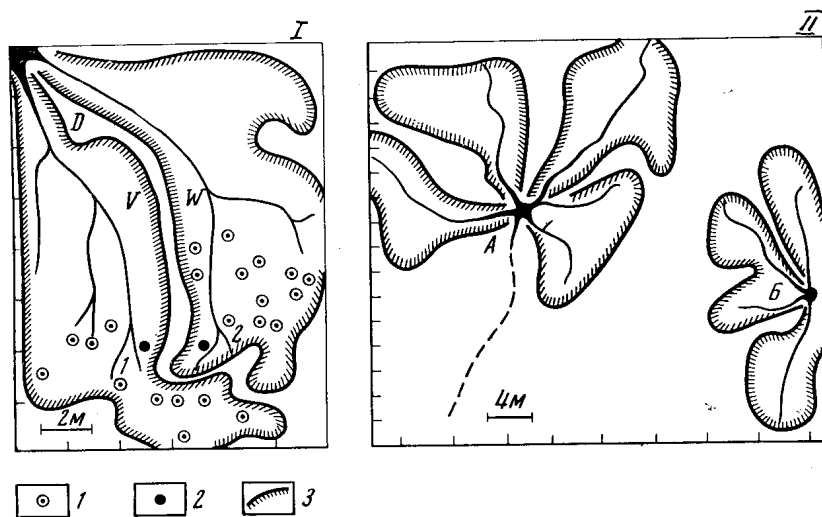


Рис. 3. Границы радиальных структур внутри территорий *F. pratensis*, выявленные методами съемки динамической плотности муравьев (I) и учета их распределения на кормушках (II)

1 — кормовая пещерка; 2 — пещерки, возле которых стояли впоследствии переставленные ориентиры, 3 — границы радиальных структур; дорожка, изображенная пунктиром, не функционировала в том году, когда проводились эти наблюдения

Статистическая оценка картосхем вполне подтверждает эту картину (табл. 3). Видимо, здесь мы имеем дело с радиальными структурами территории *F. pratensis* (Стебаев и др., 1967, 1971).

Необходимо отметить, что выясненная нами изолированность радиальных структур, или секторов, территории *F. pratensis* не абсолютна. Здесь, так же как на граничащих территориях разных семей, небольшие группы муравьев обнаруживаются на соседних секторах и даже на их дорожках (табл. 3, 4). Эти группы составляют не более 1% от общего количества помеченных и затем учтенных особей. В целом можно сказать, что границы внутренних секторов на территории одной семьи соблюдаются не менее строго, чем границы территорий, используемых разными семьями. Межсемейные и внутрисемейные территориальные разграничения *F. pratensis* можно считать явлениями одного порядка.

Таблица 3

Соотношение количества муравьев, встреченных нами на той же дорожке, где они были помечены (а), и на 2 соседних дорожках (б)*

Индексы гнезд (А, Б, В, Г) и дорожек (1, 2, 3, 4)	Колич. муравьев				Индексы гнезд (А, Б, В, Г) и дорожек (1, 2, 3, 4)	Колич. муравьев			
	эмпирическое		теоретическое			эмпирическое		теоретическое	
	а	б	в	г		а	б	в	г
А					В				
1	1150	9	385	773	1	1120	8	376	752
2	820	7	279	548	2	1020	4	341	683
3	1200	18	406	812	3	840	5	282	563
4	1130	4	378	756	4	790	4	265	529
Б					Г				
1	910	5	305	610	1	1200	15	405	810
2	1010	10	342	684	2	790	10	267	533
3	1020	18	346	692	3	580	6	195	391
					4	720	0	240	480

* Различие между эмпирическим и теоретическим распределением муравьев по территории здесь столь велико, что величина χ^2 достигает тысячи, и достоверность различий постоянно превышает 99,9%, поэтому значения χ^2 и P в этих таблицах не приводятся. Цифры обозначают суммарное количество муравьев, встреченных нами в течение всех учетов. Это же относится и к табл. 4.

Таблица 4

Соотношение количества муравьев, встреченных в том же секторе охраняемой территории, где они были помечены (а), и в 2 соседних секторах (б)

Индексы гнезд (А, Б, Д) и секторов (1, 2, 3, 4)	Колич. муравьев				Индексы гнезд (А, Б, Д) и секторов (1, 2, 3, 4)	Колич. муравьев			
	эмпирическое		теоретическое			эмпирическое		теоретическое	
	а	б	а	б		а	б	а	б
А					Б				
1	600	4	201	403	1	450	3	151	302
2	570	5	192	383	2	380	4	128	256
3	500	4	164	340	Д				
4	320	5	108	217	В	500	3	167	336
					З	580	6	195	391

Уместно задать вопрос, как изменяются территориальные отношения семей и внутрисемейных групп *F. pratensis* при избытке пищи, когда необходимость в строгом разграничении участков, казалось бы, отпадает, а возрастающая при этом плотность фуражиров создает предпосылки для нарушения границ территории.

Для выяснения этого вопроса на всем полигоне через каждые 2 м было расставлено 300 кормушек с сахарным сиропом. В течение суток мы провели 15 учетов распределения муравьев на кормушках. На 77% суммарной площади территорий, используемых семьями А и Б, муравьи были зафиксированы более, чем в 7 из 14 съежек, в то время как до экспериментальной области с такой повторяемостью встреч составляла лишь 12%. Несмотря на это, из 130 муравьев, зафиксированных в периферийной зоне, только 6 были обнаружены на кормушках в пределах территории соседнего гнезда. Муравьи, помеченные в средних частях дорожек, совершенно не встречались за пределами территории своего гнезда.

Приуроченность муравьев к территории своего гнезда даже при избытке пищи сохраняется и в области контакта. Это подтверждается следующим экспериментом: по линии, пересекающей целиком кормовые участки гнезд А и Б и проходящей через область их контакта, были расставлены 36 кормушек на расстоянии 30 см одна от другой. Во время 50 учетов, проведенных в течение 2 дней с интервалом в 20 мин, мы не

зафиксировали ни одного муравья за пределами территории своего гнезда. Более того, на 3 кормушках, расположенных как раз в месте соприкосновения соседних территорий, муравьи вообще ни разу не были замечены. Возможно, муравьи, проникающие на территорию соседнего гнезда, избегают брать пищу в области контакта соседних территорий. При избытке пищи не нарушаются и границы секторов внутри территории одной семьи. Это хорошо видно на обобщенной картосхеме всех 14 съемок (рис. 3, II). Из 8 тыс. муравьев, помеченных на каждой дорожке и вновь обнаруженных на территории, только 25 оказались за пределами своих секторов.

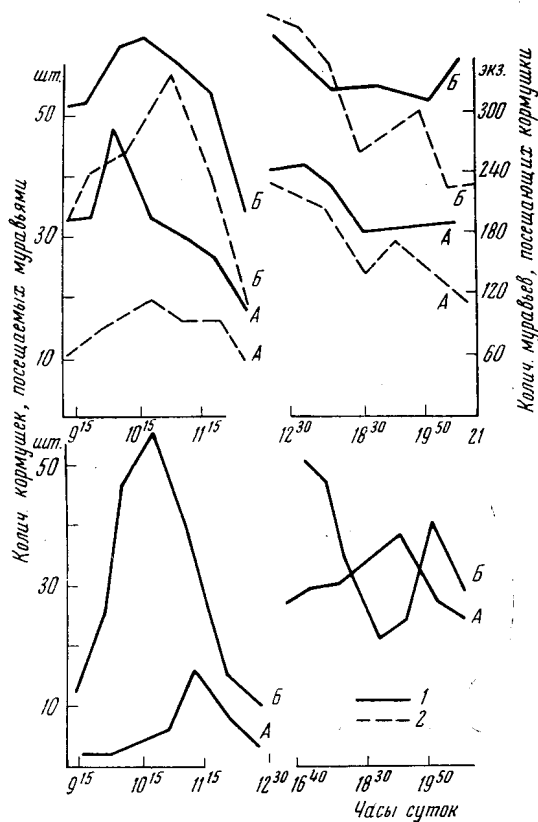


Рис. 4. Изменение во времени количества кормушек, посещаемых муравьями (1), и количества муравьев, посещающих все кормушки (2)

Вверху — в глубине территорий, внизу — в пограничных частях территорий; А — муравьи гнезда А, Б — муравьи гнезда Б

семей наиболее вероятны, утренний пик активности у муравьев гнезда А наблюдается на час позже, чем у муравьев гнезда Б (рис. 4). Это существенно, так как длительность утреннего периода активности у *F. pratensis* всего 3,5—4 ч. Вечером максимальное количество муравьев гнезда А посещает кормушки именно в то время, когда большинство муравьев гнезда Б оставляет этот участок, и наоборот. Это уменьшает вероятность встреч муравьев из разных гнезд, несмотря на то, что общее количество муравьев, посещающих эту область, остается почти неизменным. Точно такое же положение было зарегистрировано в зоне контакта территорий гнезд В и Г.

Таким образом, установленный Стебаевым (1971) эффект изменения суточного ритма *F. subpilosa* под воздействием доминирующего вида *F. pratensis* имеет место и при разграничении сфер деятельности семей самих *F. pratensis*. Интересно, что суточный ритм меняется не у всей

территории одной семьи. Это хорошо видно на обобщенной картосхеме всех 14 съемок (рис. 3, II). Из 8 тыс. муравьев, помеченных на каждой дорожке и вновь обнаруженных на территории, только 25 оказались за пределами своих секторов.

Все сказанное свидетельствует о достаточно полном разграничении внутренних частей территорий и самих территорий соседних гнезд *F. pratensis* на всем протяжении их границ, за исключением небольшой области их контакта. Остается неясным, каким образом муравьи из разных гнезд избегают столкновения в области контакта их территорий.

Для выяснения возможного механизма изоляции мы сопоставили суточные ритмы посещения территории муравьями из разных гнезд. Оказалось, что площади областей, где кормовые участки не соприкасаются, синхронно изменяются в суточном ритме. То же касается и изменения количества муравьев, посещающих кормушки. В области же контакта территорий, где столкновения муравьев из разных

семьи *F. pratensis*, а лишь у тех внутрисемейных групп, которые постоянно посещают область контакта территорий соседних гнезд.

Следует отметить, что часть времени в области контакта соседних кормовых участков находятся муравьи и того и другого гнезда. Возникает вопрос, поддерживается ли разграничение территорий путем стычек муравьев из разных гнезд или оно основано на взаимном привыкании муравьев друг к другу. В связи с этим важно выяснить, какой способ ориентации используют муравьи, определяя границы территории.

ОСОБЕННОСТИ ПОВЕДЕНИЯ И ОРИЕНТАЦИИ *F. PRATENSIS* В ОБЛАСТИ КОНТАКТА ТЕРРИТОРИЙ, ИСПОЛЪЗУЕМЫХ СОСЕДНИМИ ГНЕЗДАМИ

Для выяснения роли взаимоотношений особей из разных гнезд друг с другом в разграничении территорий был проделан следующий эксперимент. Муравьев привязывали за петиолюс на поводки из проволоки диаметром 0,05 мм, которые прикрепляли к предметному стеклу, и ограничивали движение муравьев в радиусе 3 см. В пограничной области территории гнезда А было расставлено 20 стекол с муравьями, взятыми в пограничной области территории гнезда Б, и 20 — с муравьями из средней части территории гнезда Б. В средней части территории гнезда А был расставлен такой же набор стекол. Аналогичным образом на территорию гнезда Б помещали муравьев из гнезда А. Наблюдения прово-

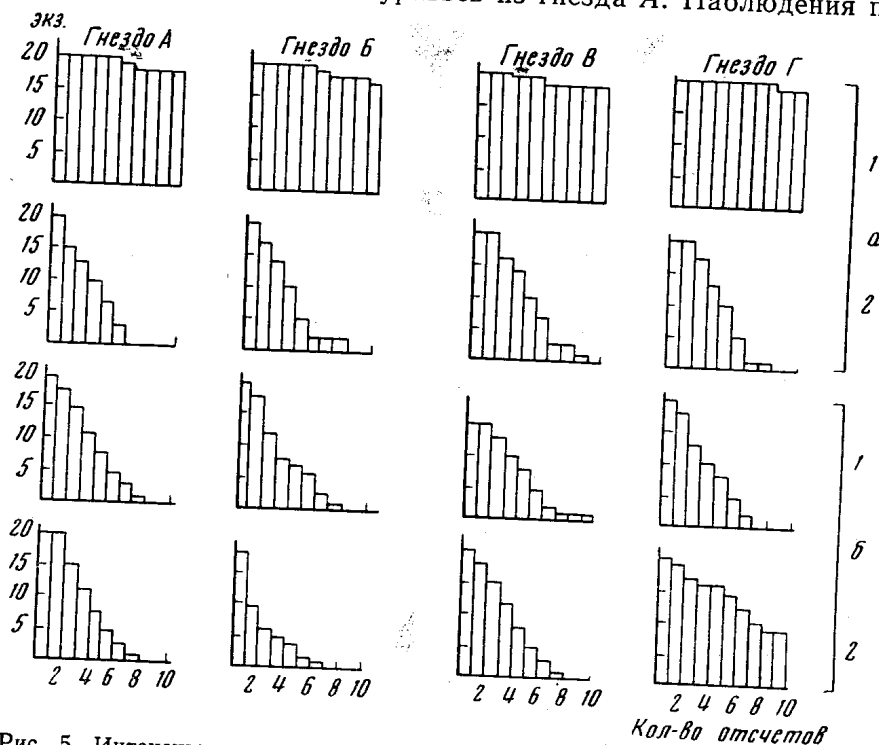


Рис. 5. Интенсивность нападения муравьев в разных частях территории на особей из соседних гнезд

а — предметные стекла с муравьями расположены в пограничной области территории, б — в средней части территории; 1 — муравьи, привязанные к стеклам, взяты из пограничной области территории соседнего гнезда, 2 — из средней части территории; каждый столбик показывает количество муравьев из числа прикрепленных к стеклам, оставшихся нетронутыми хозяевами территории в ряду последовательных отсчетов через каждые 10 мин

дись во всех точках одновременно в течение 3 ч. На рис. 5, б видно, что в средних частях территорий уже через 10 мин были уничтожены 2—4 особи, а через 40—60 мин, как правило, не оставался в живых ни один из привязанных муравьев. Это означает, что в средних частях сво-

их территорий муравьи одинаково агрессивно относятся ко всем членам чужой семьи. В области контакта соседних кормовых участков быстро уничтожались только муравьи, взятые вдалеке от границ. Особей же, взятых из пограничной полосы соседнего кормового участка, хозяева возбужденно ошупывали, но почти не нападали на них. Только через 40—90 мин после начала эксперимента изредка отмечалось нападение хозяев на таких муравьев, но по прошествии 3 ч оказалось уничтоженными всего 8 особей из 80. Идентичные данные были получены на паре гнезд В и Г (рис. 5, а).

Не исключено, что в области контакта кормовых участков муравьи из разных семей узнают друг друга и предпочитают не сталкиваться.

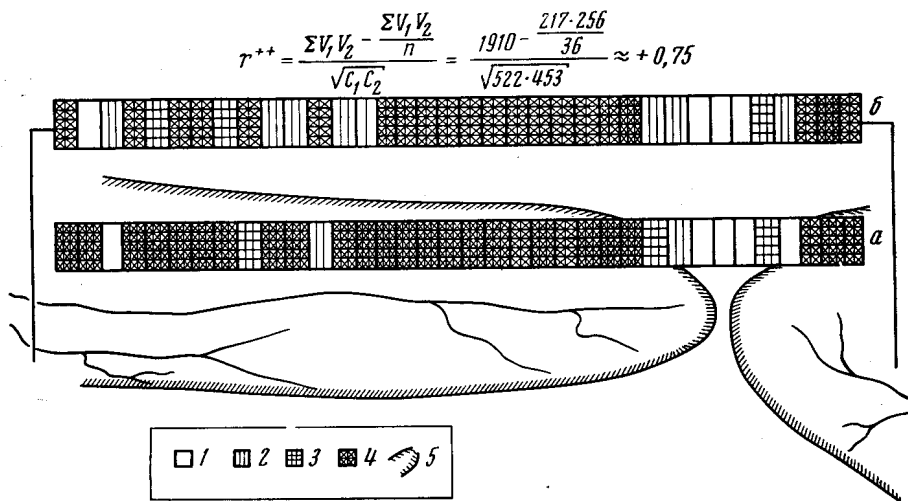


Рис. 6. Повторяемость встреч *F. pratensis* на кормушках, расположенных на поверхности почвы (а) и на приподнятой планке (б)

1 — кормушки, на которых ни при одном из 10 учетов вообще не было обнаружено муравьев, 2 — муравьи были встречены в 1—3 учетах, 3 — в 4—5 учетах, 4 — в 7—10 учетах, 5 — границы территорий *F. pratensis* (грубая схема)

Здесь уместно вспомнить картину, описанную Стебаевым (1971): господствующие направления движения муравьев вблизи гнезда радиальны, а по мере приближения к границам территорий делаются параллельными. Это, по мнению автора, свидетельствует об отсутствии у муравьев стремления пересечь границу.

Возникает вопрос, каким образом муравьи узнают о приближении к границам кормовых участков? Многочисленные исследования показывают, что у *Formica* преобладает зрительная и светокомпасная ориентации (Jander, 1957; Ауге, 1969; Rosenggen, 1971 и др.). В то же время возможно, что при определении границ муравьи ориентируются, как и большинство животных, по запаху (Длусский, 1965). Чтобы выяснить, какой способ ориентации преобладает при определении *F. pratensis* границ своих территорий, была проведена серия экспериментов.

В 1-м эксперименте проверяли возможность обнаружения границы по запаховым отметкам на поверхности почвы или на растениях. На высоте 40 см над поверхностью почвы была установлена планка — по линии, пересекающей кормовые участки гнезд А и Б (рис. 6). Верхние части растений под планкой были срезаны. На самой планке и на земле под ней через каждые 30 см расставляли кормушки с сахарным сиропом. На кормушках было помечено по 200 муравьев из каждого гнезда. В течение 2 дней в часы высокой активности *F. pratensis* через каждые 10 мин проводились учеты количества муравьев на этих кормушках.

На рис. 6 обращает на себя внимание почти одинаковая повторяемость встреч муравьев на кормушках, расположенных на планке и на

земле под ней. Положение тех кормушек, где муравьи ни разу не были встречены, в точности совпадает на планке и на земле. Границы этого «нейтрального отрезка» приходится как раз на то место, где в обычных условиях прослеживается нейтральная зона. Важно, что на планке нейтральный отрезок образовался уже через 30 мин после начала эксперимента. При этом не было замечено столкновений между муравьями.

Таким образом, границы кормовых участков сохраняются даже в совершенно не привычной для муравьев ситуации. Маловероятно, чтобы, находясь на планке, муравьи могли пользоваться запаховыми отметками на земле и на растениях под планкой. Но не исключено, что муравьи из разных семей чувствовали запах друг друга уже на расстоянии метра и поэтому не приближались друг к другу. В следующем эксперименте мы хотели выяснить, какую роль в поддержании границ может играть запах муравьев, воспринимаемый на расстоянии.

Для имитации вторжения на кормовой участок чужих муравьев по 10 особей из гнезда Г помещали в клеточки из тонкой сетки (размер 60×30 мм, диаметр ячеек 1 мм). 60 клеточек были расставлены в средней полосе кормового участка гнезда В на расстоянии 30 см одна от другой (рис. 7). 6 учетов муравьев в метровых квадратах было проведено до эксперимента и 6 — после. В такой ситуации ожидалось сокращение территории, используемой гнездом В, и перемещение границы к линии клеточек. Но на рис. 7 видно, что территория гнезда В не только не сократилась, но даже несколько расширилась, впрочем, в пределах обычных суточных колебаний. Такое положение сохранялось в течение 4 ч эксперимента. Смещения границ не наблюдалось и в том случае, когда клеточки на 3 ч были помещены на самую границу (рис. 7).

Обобщая результаты 2 экспериментов, можно сказать, что запаховая ориентация не играет особой роли в поддержании границ кормовых участков.

Для того чтобы уточнить, какое значение могут иметь зрительные ориентиры в поведении муравьев на границах, мы исследовали, как влияет перестановка ближних ориентиров на устойчивость секторов в периферийной зоне кормового участка. В концевых частях секторов V и W (рис. 3, 1) на уровне 3 см были срезаны все растения. Лишив, таким образом, муравьев наиболее вероятных ближних естественных ориентиров, мы расставили вблизи каждой кормовой пещерки искусственные ориентиры: в секторе V — 8 бутылок, оклеенных черной бумагой, в секторе W — 10 бутылок, оклеенных белой бумагой. Через 2 дня распределение муравьев по территории, как показала серия контрольных съемок, оставалось таким же, как до эксперимента. На 3-й день мы поменяли местами белый и черный ориентиры в точках 1 и 2 (рис. 3, 1), т. е. как раз на границе секторов. В течение дня в концевых частях секторов непрерывно фиксировали траекторию каждого встреченного из 2 тыс. помеченных муравьев².

² Предварительные опыты на другом гнезде показали, что для того, чтобы муравьи не могли ориентироваться на самих наблюдателей, достаточно постоянно менять места и менять позиции наблюдения.

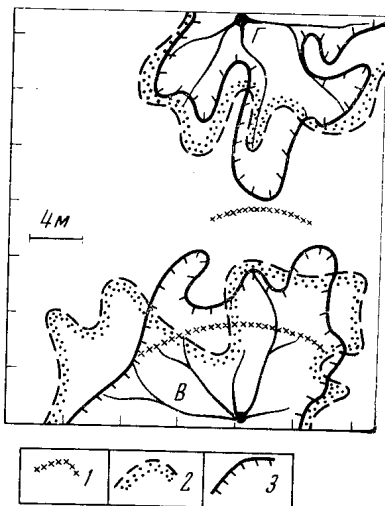


Рис. 7. Изменение границ территорий *F. pratensis* в случае имитации вторжения муравьев гнезда Г на территорию гнезда В
1 — линия, по которой были расставлены клеточки с муравьями, 2 — границы территорий до расставления клеточек, 3 — после расставления клеточек, 10 июля 1972 г.

Был отмечен в течение 3 ч переход 36 особей, ранее помеченных в секторе V, в сектор W и 14 особей из сектора W — в сектор V. Все они направлялись к привычному ориентиру и оставляли свою кормовую пещерку, видимо, лишь потому, что близ нее стоял незнакомый ориентир. Выше говорилось, что до эксперимента не более 6 муравьев обнаруживались за пределами своего сектора в течение всех проводимых за день съемок.

Эксперимент, проведенный в лабораторных условиях, где использовались постоянные искусственные ориентиры и все муравьи имели индивидуальную метку, подтвердил данные, полученные непосредственно на кормовом участке. 40—45% особей из числа тех, что посещали кормушки, после перестановки ориентиров меняли направление движения, но приходили к знакомому ориентиру. Они проделывали это регулярно при всех своих маршрутах к пище. Эксперименты с ориентирами высотой 3 и 50 см дали идентичные результаты.

Постоянство соотношения количества особей, реагирующих на перестановку ориентиров, и особей, сохраняющих первоначальное направление движения, несмотря на изменение обстановки, дает возможность предположить, что и в естественных условиях часть особей пользуется небольшими ближними зрительными ориентирами (например, травянистыми растениями), а остальные, по-видимому, используют более крупные и отдаленные ориентиры (например, деревья) или же светокомпасную ориентацию или кинестетическое чувство. Не исключено, что это связано с разделением семьи муравьев на функциональные группы, описанные в монографии Захарова (1972). Эти предположения, несомненно, нуждаются в проверке.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Территории, используемые разными семьями *F. pratensis*, разграничены нейтральными зонами. Дополнительную роль в этом разграничении играют периферийные зоны территорий соседних гнезд. Подробное картирование позволило выявить между ними области непосредственного контакта. Эти области часто посещаются большим количеством муравьев. Тем не менее основная масса муравьев не нарушает границ даже в условиях избытка пищи, а также в совершенно не привычных для муравьев положениях, например, на планке, установленной над поверхностью почвы. Подобно тому, как это имеет место при взаимодействии разных видов муравьев, область контакта территорий посещается муравьями из разных гнезд преимущественно в разные часы суток. Вместе с тем небольшие группы муравьев постоянно обнаруживаются на территории соседнего гнезда. Есть основания полагать, что в глубь чужой территории проникают постоянные по составу группы муравьев из числа тех, кто посещает область контакта территорий.

Имитация вторжения на территорию чужих муравьев показала, что муравьи, посещающие периферийные зоны в области контакта территорий, узнают друг друга и предпочитают не сталкиваться. Искусственное изменение природных ориентиров выявило преобладание зрительной системы ориентации над запаховой при определении границ территорий.

Таким образом, территориальное взаимодействие семей *F. pratensis* осуществляется с помощью целой системы разграничений, во многом сходной с системой межвидовых взаимоотношений у муравьев.

ЛИТЕРАТУРА

- Длусский Г. М., 1965. Охраняемая территория у муравьев, Ж. общ. биол., 25, 4: 479—489.—1967. Муравьи рода Формика (Hymenoptera, Formicidae, *Formica*). Биология, практическое значение и использование, таблицы для определения видов, распространенных в СССР: 1—236, Изд-во «Наука», М.

- Захаров А. А., 1968. Некоторые вопросы колониальности у муравьев (*Formica polyctena* (Hymenoptera, Formicidae), Зоол. ж., 47, 2: 1659—1670.—1970. О структурной организации семьи муравьев *Formica polyctena* (Hymenoptera, Formicidae), Зоол. ж., 49, 7: 1025—1033.—1972. Внутривидовые отношения у муравьев: 1—209, Изд-во «Наука», М.
- Стебаев И. В., Родин О. Н., Ярославцева А. С., Бахтинова В. В., Никанорова С. И., Каяндер А. М., 1967. Структура и организация охотничьей территории лугового и черноголового муравьев в степных ландшафтах Западной и Восточной Сибири, Сб. «Муравьи и защита леса»: 42—45, М.—1971. Структура охраняемой территории *Formica pratensis* и взаимодействие муравьев одного и разных видов, Зоол. ж., 50, 10: 1504—1519.
- Ayre G. L., 1969. Comparative studies on the behaviour of three species of ants (Hymenoptera, Formicidae). II. Trail formation and group foraging, *Canad. Entomol.*, 101: 118—128.
- Dobrzanska J., 1958. Partition of foraging groups and modes of conveying information among ants, *Acta Biol.*, 18: 55—67.
- Elton C., 1932. Territory among wood ants (*Formica rufa* L.) at Picket Hill, *J. Animal Ecol.*, 1: 69—76.
- Jander R., 1957. Die optische Richtungsorientierung der Roten Waldameise (*Formica rufa* L.), *Z. vergl. Physiol.*, 40: 162—238.
- Rosengren R., 1971. Route fidelity, visual memory and recruitment behaviour in foraging wood ants of the genus *Formica* (Hymenoptera, Formicidae), *Acta Zool. Fennica*, 133: 106.

MECHANISM OF TERRITORIAL INTERACTION OF COLONIES IN *FORMICA PRATENSIS* (HYMENOPTERA, FORMICIDAE)

J. I. REZNIKOVA

Department of General Biology, State University of Novosibirsk

Summary

The micromapping of quantitative distribution of ants has shown that the territories of neighbour nests of *Formica pratensis* (Retz.) are separated not only by a narrow neutral zone, but also by peripheral zones of the territories. These zones differ from the middle parts of the territories in a very low density of ants. In the area of contact between the neighbour territories without the neutral zone, the density of ants is high. Nevertheless, the neighbour territories are constantly separated in these areas as well. As was shown by marking of ants at the boundaries of the territory, such a separation is kept at the excess of food as well when there is no apparent necessity in separation of the territories. The boundaries of the territories do not change even under such unusual for ants conditions as a lath suspended over the soil surface. The area of contact between the neighbour territories is frequented by ants from different nests mainly during different hours of the day. Special field experiments have shown that the members of groups frequenting constantly the area of contact are not hostile towards each other. The data of field and laboratory experiments suggest that the ants determine the position of the boundaries of the protected territories not by smell but, probably, by means of optical or light-compass orientation.
