

П. И. Мариковский

О ВНУТРИВИДОВЫХ ОТНОШЕНИЯХ РЫЖЕГО  
ЛЕСНОГО МУРАВЬЯ *FORMICA RUFA* L. (HYMENOPTERA,  
FORMICIDAE)

[P. I. MARIKOVSKIJ. ON INTRASPECIFIC RELATIONS OF *FORMICA RUFA* L.  
(HYMENOPTERA, FORMICIDAE)]

Лесной рыжий муравей — полезнейшее насекомое, уничтожающее вредителей леса. Его использование как одного из активных энтомофагов в последние годы привлекает внимание, и первые шаги в этом направлении привели к обнадеживающим результатам. Но охрана и расселение рыжего лесного муравья немыслимы без достаточной изученности его биологии и в том числе внутривидовых отношений.

Внутривидовые отношения лесного муравья разнохарактерны и противоречивы. С одной стороны, они несут черты резко выраженной враждебности, с другой — взаимопомощи и терпимости. Для того чтобы в полевой обстановке выяснить отношения между жителями различных муравейников, в проволочную сетку или на большой лист растения помещалась часть конуса гнезда вместе с муравьями и переносилась на испытуемый муравейник. В том случае, если между муравейниками существуют нейтральные или дружественные отношения, перенесенные муравьи спокойно отправляются разыскивать дорогу в собственный муравейник. Если же между муравейниками враждебные отношения, то перенесенных рабочих вначале задерживают, и затем на них нападают и уничтожают.

При использовании подобного способа, особенно в прохладную погоду, прежде чем вынести определенное суждение, необходимо выждать некоторое время, так как реакция муравьев-хозяев иногда наступает не сразу. Кроме того, приходится иметь в виду, что иногда муравьи не враждуют, не нападают друг на друга при встрече и тем не менее не терпят присутствия чужого на своем муравейнике.

Враждебные отношения между соседними муравейниками носят различную степень. Обычно она определяется перенаселенностью территории, обитаемой муравьями. В том случае, когда территория для каждого муравейника достаточна, между соседними муравейниками может и не быть враждебных отношений, хотя муравьи при встрече могут проявлять признаки неприязни и попытки нападения друг на друга. Впрочем, и такое состояние бывает редко, так как муравейники при благоприятных условиях начинают вскоре же почковаться и невольно входят в соприкосновение с враждебными соседями.

Кроме того, враждебность муравьев зависит от принадлежности соседей к той или иной внутривидовой систематической группировке. Так, например, рыжие лесные муравьи наиболее враждебно относятся к степному муравью *Formica rufa pratensis*. Они узнают его почти моментально, а весь муравейник при этом приходит в величайшее возбуждение. Помимо этого, муравьи мелкие, так называемые *Formica rufa rufo-pratensis minor*, обитающие в больших муравейниках, относятся с большей неприязнью к муравьям крупным *Formica rufo rufa-pratensis major*, обитающим в маленьких муравейниках. В том случае, когда соседа определить легко, в силу принадлежности его к другой форме, враждебность проявляется

почти моментально и, наоборот, когда эти различия отсутствуют, муравьи тратят немало времени, прежде чем опознают в пришельце чужака. Иногда чужих муравьев растягивают за конечности и после этого долго и внимательно обследуют. В том случае если муравейники находятся рядом, то частые столкновения между их жителями способствуют быстрому опознаванию чужака и, как будет показано далее, даже в том случае, если муравейники произошли друг от друга и ранее были в близких родственных и дружелюбных отношениях.

Наиболее обычным выражением прямых конкурентных отношений является непрерывная охота муравьев друг на друга, а среди добычи, доставляемой в муравейник, легко видеть постоянно приносимых убитых муравьев. Иногда, особенно при обостренных отношениях, муравьи почти целиком переходят на подобное питание, истощая друг друга. Но, наблюдая подобное явление, нужно уметь отличить добычу от трупов естественно погибших членов своей семьи, приносимых в муравейник для съедения.<sup>1</sup> Следы драки, оторванные конечности, а иногда и висящие на охотниках отсеченные головы противников помогают разобраться в этом.

Систематической охотой друг на друга не ограничиваются враждебные отношения между муравейниками. В горах Тянь-Шаня автор наблюдал (Мариковский, 1956), как среди особенно враждующих муравейников периодически происходят ожесточенные побоища. Обычно они совершаются на более или менее свободной от растительности площадке, начинаются с утра и заканчиваются вечером. Во время драки можно видеть, как часть рабочих постоянно кормит отрывками муравьев-воинов, непосредственных участников битвы, по-видимому, нуждающихся в усиленном питании при столь большом напряжении сил и расходовании энергии. Одновременно муравьи растаскивают трупы как сожителей своего муравейника, так и противников. От места подобного сражения на значительное расстояние всегда чувствуется запах муравьиной кислоты. В драке принимают участие далеко не все жители муравейников, а лишь небольшая часть, в то время как остальные занимаются будничными делами: ухаживают за потомством, ходят на охоту, доят тлей и даже строят жилище.

Посредством периодических сражений происходит взаимное сдерживание роста враждующих семей и регуляция их численности. Представляется загадочным явление периодизации этих сражений, а также те стимулы, которые побуждают подобные взаимные истребления. Описанные сражения происходят на сильно перенаселенных территориях, где муравьям явно не хватает пищи. Таким образом, кроме регуляции численности, которую муравьи производят посредством снижения рождаемости, существует еще и ограничение ее вышеописанным путем.

Небезынтересны приемы борьбы, применяемые муравьями. Массовые побоища представляют собою конгломерат скоплений муравьев небольшими группами, кроме того, дерутся и отдельные пары. Исход сражений каждой группы чаще всего решается численным перевесом враждующих. Обычно муравья, на которого напали противники, растягивают во все стороны, в то время как другие спешно отравляют его кислотой или одновременно отсекают голову или брюшко. Но так как у терпящего бедствие муравья всегда оказываются сообщники, то группа враждующих представляет собою сложное переплетение прицепившихся друг к другу за конечности и усики муравьев.

Обычно отравленного муравья тотчас же пытаются обезглавить или отсечь у него брюшко. И то и другое приводит к тому, что обороняющийся лишается возможности защищаться своим химическим оружием — кислотой.

Вследствие того, что убиваемый муравей, как правило, успевает ухватиться за противника челюстями, во время сражения немало воинов бро-

<sup>1</sup> Рыжему лесному муравью свойствен каннибализм, и он поедает трупы своего вида, в том числе членов своего муравейника.

дят, нося на себе отсеченные и прицепившиеся головы. Часто схватившиеся муравьи-противники погибают одновременно.

Если при групповом сражении исход, как уже говорилось, решается главным образом численным перевесом, то при поединках имеет значение опыт и сила враждующих. Некоторые муравьи особенно ловко умеют расправляться с противником. Они стараются прыгнуть ему на спину, уцепиться за шею, сковав тем самым его движения, и, изогнув брюшко, впрыснуть в рот кислоту. Подобный прием оказывается весьма эффективным, так как жертва вскоре же перестает сопротивляться.

Некоторые муравьи используют и другие способы борьбы. Так, например, особенно умелые хватают недруга за челюсти и, прижимая его голову к земле, не дают ему возможности подогнуть брюшко кпереди и использовать кислоту, сами же, быстро изгибаясь, выпрыскивают кислоту в рот, чем и решают исход поединка.

Наблюдения за дерущимися муравьями невольно убеждают в том, насколько различны умение и приемы, проявляемые враждующими. По-видимому, это обусловлено навыком неоднократного участия в битвах.

Во время сражений муравьи не высказывают решительно никакой боязни, несмотря на то, что в отдалении от жилища в обычной обстановке муравьи очень осторожны.

К явлению враждебных внутривидовых отношений также относится истребление бродячих самок своего же вида, закончивших брачный полет, как с той целью, чтобы не допускать их в свой муравейник, имеющий уже достаточное число самок, так и для того, чтобы избежать организации муравейника в непосредственной близости к своему жилищу. К этому же явлению относится ликвидация стихийно отпочковывающихся маленьких муравейничков в том случае, когда для их существования нет соответствующих условий. Последний процесс не сопровождается истреблением друг друга. Наконец, между муравейниками, находящимися в близости и не враждующими, могут быть косвенные конкурентные отношения, когда не хватает пищи, что сказывается на падении половой продукции, объем которой регулируется муравьями в зависимости от окружающей обстановки.

Ранее проведенное тщательное изучение морфологии рыжего лесного муравья с применением вариационной статистики убедило автора в чрезвычайной относительности многочисленных установленных внутривидовых категорий, так как между ними существуют постепенные переходы в одной и той же местности. Например, уже упоминавшиеся выше *Formica rufa rufo-pratensis minor* и *Formica rufa rufo-pratensis major* по меньшей мере являются вариациями, свойственными различной форме общественной жизни.

В молодом муравейнике муравьи имеют крупные размеры. Такой муравейник отличается слабо выраженной специализацией рабочих и находится в обостренных отношениях с окружающими, к нему враждебно настроенными муравейниками. С течением времени муравейник увеличивается в размерах, увеличивается и число его жителей. Одновременно происходит изменение физического облика муравьев: они становятся меньше, окраска их делается менее контрастной. Дальнейшая судьба муравейника в зависимости от обстановки может быть различной. В том случае, если муравейник окружен со всех сторон близкими соседями, с которыми находится во враждебных отношениях, он достигает предела роста и в этом положении способен продолжать существование неопределенно долгое время. Такое состояние автор предлагает называть **одиночной формой общественной жизни**. Но если обстановка благоприятствует, то от муравейника постепенно отделяются небольшие группы муравьев, которые обычно вблизи строят самостоятельные муравейники — почки. Такому почкованию, по-видимому, способствует еще «психическая» направленность, так как нередко в одинаковой обстановке не каждый муравейник или группа муравейников способны к почкованию и наряду с индифферентными в этом отношении существуют безудержно разделяю-

щиеся муравейники. Постепенно из одного муравейника может образоваться колония муравейников, сочлены которой дружелюбны и связаны друг с другом.<sup>1</sup> Эту качественно особую форму общественной жизни автор предлагает называть колониальной формой общественной жизни. Как будет показано далее, последняя несет целый ряд особых, присущих только ей, биологических черт.

Колониальная форма общественной жизни муравьев представляет большой теоретический интерес, но насколько автору известно, она не изучена и никем еще не подчеркнуты ее специфические особенности. Существование муравейников колониями подмечено мирмекологами уже с давних пор. Упоминает о колониях муравейников известный русский мирмеколог Рузский (1905). О них говорит в своем классическом сочинении, посвященном муравьям, Виллер (Wheeler, 1913). Сообщает о них же и Форель (Forel, 1915) в своем капитальном труде о муравьях Швейцарии. Подробно прослежена колония муравейников у близкого к рыжему лесному муравью вида *Formica obscuripes* T. в окрестностях Чикаго Дрейером и Шербой (Dreier, 1932; Scherba, 1958). Огромные колонии, представляющие собою собственно один сплошной муравейник, раскинувшийся на большой территории, устраивает, по наблюдениям автора в Киргизии, муравей *Tetramorium caespitum* (L.). Обнаружена автором колониальная форма общественной жизни и у муравья-древоточца — *Camponotus herculeanus* (L.), она носит скрытые черты, нелегко улавливаемые наблюдателем. Очень часто большие колонии образует тонкоголовый муравей *Formica exsecta* N. Иногда склонность к колониальной форме общественной жизни у него настолько резко выражена, что все муравейники беспрерывно почкуются, занимая возможно большую территорию. Особенно энергично почкующиеся муравейники этого вида автор наблюдал на Алтае. Там же живет небольшими колониями и черноголовый муравей — *Formica uralensis* Ruzs. Можно быть уверенным, что эта черта свойственна всем представителям рода *Formica*, да и, по-видимому, остальным видам муравьев, деятельность которых несет черты наибольшего совершенства.

Колонии рыжего лесного муравья особенно обычны на севере в полосе темнохвойных лесов северных районов умеренной зоны. Вместе с тем распространены они не везде, а спорадически. По всей вероятности, для их возникновения требуются особые благоприятные условия и прежде всего отсутствие или малочисленность других враждебных видов муравьев. После просмотра и изучения множества старых и более молодых колоний у автора сложилось впечатление, что они наиболее легко возникают в местах с заново формирующимся лесом, где еще не успела сложиться фауна лесных муравьев. Они предпочитают участки с хорошо дренируемой почвой, с незахламленным нижним ярусом, около старых дорог, по которым было бы возможно беспрепятственное передвижение и расселение, а также связь друг с другом.

Размеры колоний бывают очень разнообразными. Часто колонии состоят всего лишь из нескольких дружественных друг другу и подчас старых муравейников, располагающихся то почти рядом, то в значительном отдалении друг от друга до 200 и более метров. Иногда вокруг таких муравейников удается обнаружить следы ранее существовавших муравейников, которые представляют собою осколки когда-то большой колонии.<sup>2</sup> Обычно поблизости от такой микроколонии находятся подобные же маленькие разобщенные друг от друга колонии. В некоторых случаях

<sup>1</sup> Общество муравьев, обитающее в одном жилище, нами условно называется «семьей» или «муравейником», хотя эти термины не совсем точны. В то же время группу «муравейников», внутри которой существуют дружелюбные отношения, предлагается называть колонией, вследствие особого смысла, который мы придаем этому термину. Некоторые авторы называют колонией то, что мы именуем «семьей» или «муравейником».

<sup>2</sup> От погибших муравейников очень долго сохраняется кольцевой земляной вал.

такие небольшие колонии усиленно растут и представляют собою зачинающиеся большие колонии. Особенный интерес представляют большие или даже гигантские колонии, расположенные на нескольких квадратных километрах и насчитывающие по нескольку тысяч муравейников. Вблизи от таких колоний могут находиться как бы в свою очередь отпочковавшиеся колонии меньших размеров, которые, постепенно уменьшаясь, исчезают по мере удаления от территории главной колонии.

Колонии рыжего муравья характерны необычайно близким расположением друг к другу муравейников и вследствие этого большой плотностью популяции. Здесь муравейники находятся подчас в десяти—двадцати метрах друг от друга, а иногда даже и ближе. Места менее населенные чередуются с местами, где вся площадь леса всхолмлена муравейниками. Вторая черта, свойственная колониям, это наличие, как правило, больших муравейников со значительным количеством жителей. Преимущественно только в колониях удастся встретить муравейники-гиганты, конус которых достигает в высоту до двух, а в диаметре до шести метров. Даже зимою под глубоким снегом легко найти такие колонии муравейников по характерным снежным холмам.

В колониях насыщенность муравьями бывает настолько сильной, что в теплые дни нельзя прилечь или сесть на землю без того, чтобы не оказаться облепленным со всех сторон многочисленными муравьями. Там же, где в лесу имеется кустарник, на котором неизбежно сидят муравьи в поисках добычи или сладких выделений тлей, человек, идущий по лесу, цепляет на свою одежду массу муравьев, которые вскоре же напоминают о себе болезненными укусами.

Для того чтобы четко представить, что значит такая находящаяся в расцвете колония, автором был заснят план одного из ее участков размером в 6100 кв. м, располагающегося в семи километрах от города Томска вблизи села Кисловка. На этом участке находилось 111 муравейников. В среднем на один муравейник приходилось 56 м<sup>2</sup>, включая неиспользуемые муравьями значительные заболоченные места. Имея некоторый опыт в определении количества жителей, обитающих в муравейнике, на основании ранее производившихся раскопок, было приблизительно высчитано, что общее количество муравьев, живущих на заснятом участке, превосходило цифру в 140 миллионов. На один квадратный метр площади леса приходится около 4237 муравьев. Приведенные цифры кажутся почти невероятными. Тем не менее они явно уменьшены и на самом деле значительно больше. В действительности даже в теплый день на поверхности почвы оказывается муравьев меньше указанной цифры, так как значительное количество их находится в муравейниках, а часть ползает по деревьям. Деревья увеличивают фактическую площадь столь изобильно заселенной муравьями территории.

Необыкновенно высокая плотность популяции муравьев в колониях является следствием более совершенной колониальной формы общественной жизни. Подобная плотность популяции невозможна при одиночной форме общественной жизни.

В некоторых случаях колония может быть разреженной. Таковы огромные колонии, расположенные в редких лиственных лесах Алтая. Но здесь каждый муравейник находится под определенной лиственницей и вследствие того, что деревья растут в отдалении друг от друга, плотность популяции в таких колониях ничтожна.

Как уже было сказано, большие колонии муравейников более свойственны северной части ареала рыжего лесного муравья. Тем не менее есть они и в южных участках, но вследствие того, что на юге колонии и составляющие их муравейники никогда не бывают крупными, они не так бросаются в глаза.

Аналогичные колонии, но только в степной зоне, устраивает и степной рыжий муравей. Размеры этих колоний также не бывают большими, тем

не менее они хорошо выражены и, таким образом, и степному рыжему муравью свойственны две формы общественной жизни.

Для колониальной формы жизни рыжего лесного муравья характерен ряд особенностей биологии.

Прежде всего вследствие высокой численности муравьев на территории колонии, как правило, всегда уничтожаются все другие виды муравьев. Здесь отсутствует конкуренция между различными видами муравьев, достигающая всюду столь резко выраженных форм. Постепенно распространяясь во все стороны, отпочковывающиеся муравейники благодаря своему численному перевесу уничтожают муравейники других видов. Наиболее серьезные враги рыжего лесного муравья — муравей «рабовладелец», муравьи-древоточцы — вытесняются с территории колонии. Уничтожаются или вынуждены бывают покинуть территорию, занимаемую колонией, черно-бурый лесной муравей *Formica fusca* L., а также всюду широко распространенный черный лазиус — *Lasius niger* L. Нет места на территории колонии и степному рыжему муравью, обычно заселяющему разреженные участки леса. Не способны прижиться тут и молодые муравейники одиночной формы общественной жизни лесного муравья. Лишь на периферии колонии иногда можно встретить перечисленные виды муравьев, над которыми постоянно висит угроза истребления.

Изредка некоторые виды муравьев способны ужиться на участках, близких к периферии территории, занимаемой колонией рыжего лесного муравья. Но они вынуждены изменить образ жизни и всецело перейти к подземному обитанию, не показываясь на поверхности. Так поступает лесная мирмика — *Myrmica laevinodis* N., а также черный лазиус — *Lasius niger* L., которые начинают воспитывать тлей в подземных камерах, не показываясь на поверхности из опасения быть уничтоженными всюду ползающими разведчиками рыжего муравья. Благодаря исключительно подземному образу жизни иногда кое-где на территории колоний уживается и желтый лазиус — *Lasius flavus* F.

Несмотря на то, что эти виды защищены от рыжего муравья подземными помещениями, они терпят сильный ущерб во время выпуска крылатых особей, которых истребляют их соседи, и рано или поздно вынуждены покинуть заселенную рыжим муравьем территорию.

Муравьи, населяющие колонии, всегда относятся друг к другу дружелюбно. Им неведома враждебность. Даже в том случае, если муравейники расположены в различных местах обитания (например, один в тени — конус из хвой высокого, другой на солнце — конус из семян березы низкий) и несомненно вследствие гнездовых особенностей обладают различными запахами, между ними не бывает враждебности. Проба на отношение друг с другом, о которой упоминалось выше, всегда дает положительные результаты. Муравьи, перенесенные в чужой муравейник, свободно расходятся во все стороны и, покидая конус чужого муравейника, отправляются на поиски своего жилища. В том случае, если с муравьями и частью конуса были захвачены и принесены на чужой муравейник личинки или куколки, они заботливо принимаются новыми хозяевами и уносятся в камеры, где и помещаются наравне со своими собственными.

Нельзя сказать, чтобы муравьи не узнавали рабочих, перенесенных из других муравейников, принадлежащих к одной колонии. Если муравейник расположен рядом или поблизости, то на муравьев не обращают решительно никакого внимания. Если муравейник располагается далеко, муравьев-чужаков иногда ощупывают с вниманием, степень которого может быть весьма различной. В очень редких случаях муравьи, перенесенные из далеких муравейников, располагающихся на расстоянии нескольких километров, вызывают подозрение и иногда наиболее крупных из них контрастной окраски, по облику близких к типу, называемому *Formica rufa rufa-pratensis*, пытаются вначале удерживать за ноги, но и в подобных случаях никогда не доходит до уничтожения. На мелких же

муравьев типа *Formica rufa rufa-pratensis minor* решительно никто не обращает внимания. Мало того, муравьи проявляют дружелюбие даже к муравьям из других колоний, расположенных за несколько десятков километров. Таким образом, проявление миролюбия обитателями колонии, полное исчезновение прямой формы борьбы и взаимного уничтожения друг друга являются не только результатом родственных отношений, а вообще изменения норм деятельности. В поведении муравьев обитателей колоний происходит перестройка, вследствие которой изменяются отношения к особям, принадлежащим к своей же форме общественной жизни. Вместе с тем такие муравьи сохраняют враждебную реакцию к муравьям из одиночных муравейников.

В связи с тем, что обитатели различных колоний, произошедших из явно различных источников, дружелюбны друг к другу, не исключена возможность того, что колонии муравьев по мере роста, соприкасаясь друг с другом, способны сливаться вместе, образуя еще более крупные соединения, простирающиеся на многие километры.

Как происходит у муравьев определение принадлежности к той или иной форме общественной жизни? Этот вопрос остается неразгаданным. По всей вероятности, муравьи руководствуются не только запахом, внешним видом, деталями строения тела, а также еще какими-то особенностями поведения, возможно, сигнализации, установить которые трудно при настоящем уровне знания жизни этого общественного насекомого.

Наряду с весьма дружелюбными отношениями между рабочими, обитателями колоний, могут существовать враждебные отношения к самкам как к бродяжкам, закончившим брачный период, так и к самостоятельно перекочевавшим с одного муравейника на другой. Вместе с тем самки могут принимать в муравейник, когда в них ощущается недостаток. Но отношение к самкам является частной особенностью, отражающей скорее вопрос регуляции численности.

Между муравейниками колонии существует постоянная и непрерывающаяся связь. Обычно муравьи близко расположенных муравейников всегда посещают друг друга, а между гнездами бывает протоптана хорошая дорога. Они часто переносят друг от друга личинки и куколки, реже перетаскивают и самок. Но самой замечательной особенностью колониальной формы общественной жизни рыжего лесного муравья является обнаруженный автором периодически происходящий и принимающий широкие масштабы взаимный обмен жителями. Этот обмен происходит, как правило, осенью. Обычно он возникает внезапно. В течение нескольких дней между двумя не обязательно соседними муравейниками устанавливается тропинка, по которой муравьи переносят друг друга в челюстях в обоих направлениях даже иногда на большие расстояния до 300 м. Помимо занятых переноской, по тропинке движется не меньшее число свободно перемещающихся рабочих. Весьма вероятно, что наряду с переселением посредством переноса происходит и самостоятельное взаимное переселение, о чем можно судить хотя бы по тому, что когда муравьи забрасывают старое жилище и переселяются в новое, частично муравьи также переходят сами.<sup>1</sup>

Интенсивность переноса обычно бывает очень высокой, особенно если этому способствует теплая осенняя погода. Подсчеты показали, что в среднем по тропинке мимо наблюдателя в одну сторону пронесется около 400 муравьев. Имея в виду некоторое ослабление темпа переноса ночью, следует полагать, что за сутки переносится около 6—7 тысяч рабочих. Переселение происходит в течение нескольких суток. Если погода благо-

<sup>1</sup> Способны к самостоятельному переселению в новое жилище, по наблюдениям автора в горах Тянь-Шаня, и муравьи-древоточцы — *Camponotus herculeanus* (L.). Лишь немногих рабочих и крылатых самок муравьи перетаскивают, в то время как остальные идут друг за другом плотной и густой полосой.

приятствует, то оно завершается за двое-трое суток, в противном случае может тянуться несколько дольше, но никогда не больше пяти-семи дней. Интенсивность происходящего обмена между муравейниками позволяет смело утверждать, что за время переноса обновляется более половины жителей даже самого крупного муравейника. Самки перетаскиваются редко.

Иногда взаимообмен жителями захватывает одновременно несколько соседних муравейников и протекает в определенной последовательности.

В некоторых случаях можно заметить, что перенос происходит из года в год между определенными излюбленными муравейниками. Так, например, один из муравейников, расположенных на краю колонии, менялся жителями в 1957, 1958 и 1959 гг. не с ближайшими к нему муравейниками, а с отдаленными, находившимися значительно дальше и в стороне.

Не все муравейники занимаются в одинаковой степени взаимным обменом. Некоторые муравейники из года в год в этом отношении особенно активны. Весьма вероятно, что взаимный обмен является укоренившейся привычкой. Вместе с тем вследствие каких-то причин он может затухать на некоторый период.

Не обмениваются жителями муравейники, расположенные совсем рядом, по всей вероятности потому, что этот обмен происходит в достаточной мере незаметно в течение лета.

Особый характер переноса имеет место среди муравейников, восстановившихся к осени после весеннего пожара. Муравьи установили тропы переноса не между погорельцами, а избрали дальние пути к муравейникам, не перенесшим пожара. Последний факт позволяет во взаимном обмене усматривать действие, способствующее установлению своеобразного равновесия между муравейниками.

Тропинки взаимного переноса, несмотря на то, что они обновляются и становятся видными только осенью, когда по ним начинают переселяться друг к другу муравьи, хотя и незаметны для глаза наблюдателя, существуют все остальное время. Обычно они имеют прямое направление.

Исключительно редко взаимный обмен происходит не осенью, а весной. Подобное явление автор наблюдал в 1959 г., возможно, вследствие того, что осень предыдущего года была дождливой.

Взаимный обмен между муравейниками не следует путать с иногда происходящим переселением муравьев весной из основных муравейников во временные летние и в обратном направлении осенью. Это переселение вначале также происходит в обоих направлениях, пока не возникнет всеобщее устремление на переселение. Впрочем, отличить переселение от взаимного обмена легко по характеру архитектуры временных летних жилищ. Весьма вероятно, что взаимный перенос между муравейниками произошел от подобных переселений из временных летних жилищ в постоянные зимние. Впоследствии, когда летние жилища превращались в постоянные, зимние, перенос мог сохраняться по традиции и закрепленному навыку поведения. В дальнейшем эта особенность поведения усложнилась и закрепилась благодаря своей целесообразности.

Взаимный перенос, как уже говорилось, происходит всегда осенью. Обычно он совпадает с началом листопада или происходит несколько раньше его. Осеннее переселение имеет явные преимущества перед переселением в другое время года, так как оно осуществляется, когда уже закончены все сезонные заботы по воспитанию крылатых особей и рабочих, накоплению запасных питательных веществ, приведению в порядок жилища, одним словом, когда у муравьев оказывается время, свободное от первоочередных задач. Кроме того, и это может быть высказано только в качестве предположения, вероятно, зимняя и долгая спячка, следующая за переселением, в какой-то мере способствует закреплению муравьев за новым жилищем, куда они переселились самостоятельно или были переселены.

Многозначительное явление взаимного обмена между жителями колонии имеет глубокий смысл. Во-первых, его главная сущность сводится,



без сомнения, к тому, чтобы противостоять возможному проявлению враждебности между обособившимися муравейниками и тем самым избежать опустошительной внутривидовой борьбы. Кроме того, взаимным переносом достигается некоторое усереднение качественных особенностей между жителями соседних муравейников, возможно, даже уравнивание численного соотношения муравьев определенной «специализации» и возраста. Этим можно объяснить, почему муравьи стараются установить взаимный обмен с муравейниками, расположенными возможно дальше. Одновременно с этим, вследствие указанных выше соображений, обмен жителями усиливает жизнеспособность муравейников и способность их противостоять неблагоприятным условиям среды. И, наконец, он является важной мерой, препятствующей вырождению и угасанию активности муравейника, чему автором посвящено специальное сообщение.

Интересны наблюдения над одним муравейником, который удалось сделать автору в течение нескольких лет (окр. г. Томска). Около этого муравейника, расположенного в сосновом бору-беломошнике, в 1957 г. в десяти метрах находился произошедший из него другой маленький муравейничек. Между обоими муравейниками существовала отличная тропинка, по которой все время происходило оживленное движение. В следующем 1958 г. маленький муравейник сильно вырос, тогда как старый увеличился в размерах сравнительно немного. Тропинка между муравейниками продолжала существовать, муравьи находились в дружественных отношениях и часто бывали друг у друга на конусе. Осенний взаимообмен рабочими автор не наблюдал среди этих муравейников, хотя довольно часто посещал их. Летом 1959 г. в отношениях муравейников произошла перемена. Муравьи стали охотиться друг на друга. Проба искусственного переноса показала выраженную враждебность. К осени враждебность муравьев еще более возросла и множество рабочих было занято истреблением друг друга, а охотничьи трофеи в виде убитых соседей постоянно поступали на оба муравейника. Когда-то дружественные муравейники стали резко враждебными. Ранее торная тропинка, существовавшая между муравейниками, заглохла, и, видимо, с самой весны никто ею уже не пользовался. Наглядность этого наблюдения подтверждает значение взаимного обмена между муравейниками как меры, препятствующей прежде всего возникновению враждебных отношений. Эта мера особенно важна в том случае, когда муравейники расположены на малокормных угодиях и находятся близко друг около друга. Надо полагать, что только благодаря взаимному обмену и возможно существование колоний со столь насыщенной плотностью популяции.

Этот же факт объясняет неожиданные исходы экспериментов по переноске муравьев с муравейника на муравейник с целью испытаний их отношения друг к другу: в некоторых, правда, весьма редких случаях враждебность оказывалась односторонней, т. е. относилась враждебно к своим соседям только один из муравейников, тогда как другой такой враждебностью не обладал. Подобная ситуация, по всей видимости, складывалась в начале возникновения недружелюбных отношений между двумя ранее родственными муравейниками.

Большой интерес также представляют некоторые другие особенности отношений между муравейниками колоний, подтверждающие укоренившуюся обстановку дружелюбия и взаимопомощи. Например, случайно уцелевшие от огня муравейники, угодия которых во время лесного пожара пострадали почти со всех сторон, а находившиеся на промысле охотники и разведчики погибли, вскоре же установили связь с ближайшими сохранившимися муравейниками, хотя они и находились в значительном отдалении, и стали переносить к себе муравьев, очевидно, недостающей «специализации».

Автору приходилось видеть, как из очень старого и слабо восстанавливаемого муравейника (кстати, он был ко всему прочему из-за дефектив-

ности постройки промочен дождями, отсырел и в нем завелась плесень) рабочих разносили в окружающие муравейники до тех пор, пока муравейник окончательно не опустел и не был совершенно заброшен. Иногда такие опустевшие муравейники попадают довольно часто.

При попытках подсчета числа жителей муравейника, во время которых приходилось его целиком разорять, автор сталкивался с большими затруднениями в связи с тем, что пострадавшие муравьи вскоре же начинали уноситься в окружающие муравейники своими соседями. Этот процесс разгорался иногда настолько активно и принимал такие массовые размеры, что приходилось отказываться от начатой работы. Таким образом, в колониях муравейников отношения между муравьями проявляются не только в дружелюбии, но и в отчетливо выраженной взаимной помощи. Весьма вероятно, что взаимоотношения между муравейниками при колониальной форме общественной жизни имеют еще большее разнообразие, чем это удалось нам наблюдать.

Какова судьба колоний муравейников? Многие из них, особенно расположенные в глухих местах, удаленных от человеческих поселений, могут существовать неопределенно долгое время. Но благополучие колонии не бесконечно, хотя бы потому, что окружающая обстановка в лесу нередко меняется с годами даже без вмешательства человека. Неожиданные ветровалы, гибель леса вследствие осушения местности или, наоборот, заболачивания его, постепенный рост захламленности рано или поздно создают тяжелые условия существования. В лесах, близких к населенным пунктам, из-за частых выборочных или сплошных вырубок, периодических пожаров, а также и просто прямых разорений, большие колонии могут распасться на маленькие изолированные группы муравейников. Постепенно жизнь такой небольшой группы муравейников, вскоре окружаемой другими враждебными муравьями, накладывает отпечаток на поведение. Муравьи, поддерживая дружелюбные отношения между собою внутри маленькой колонии, становятся враждебными к муравьям других, таких же, но уже удаленных маленьких колоний. Подобные примеры распада больших колоний на маленькие и не связанные друг с другом группы автор наблюдал неоднократно.

Следующие друг за другом лесные пожары могут совершенно уничтожить колонии муравейников. Сохранившиеся муравейники, перенесшие несколько тяжелых катастроф и ставшие маленькими, превращаются в типичные одиночные муравейники, враждебно относящиеся друг к другу. В этом отношении интересен участок леса, расположенный к северу от села Коларово в окрестностях Томска. Здесь, на месте сильно эксплуатированного леса прошло несколько пожаров, уничтоживших муравейники большой колонии, которую помнят старожилы села. Территорию просветленного леса постепенно заселили потомки колонии — одиночные муравейники. Лишь кое-где среди густой поросли черемухи сохранились большие и типичные для колоний муравейники, ставшие уже враждебными к окружающим их муравейникам-потомкам.

Вместе с тем, как частично упоминалось выше, в случае успешного роста колонии и распространения ее на большом пространстве, постепенно обстановка массовости дружественных жилищ содействует изменению поведения и ведет к тому, что муравьи начинают вообще дружелюбно относиться ко всем другим колониальным муравьям. Последнее способствует тому, что колонии при соприкосновении могут сливаться, занимая огромные территории. Взаимная переноска муравьев благоприятствует подобным слияниям и, весьма вероятно, она наиболее активно возникает между немного разнящимися муравейниками или даже произошедшими из разных колоний. Таким образом, далеко не во всех случаях колония происходит из одной семьи, когда-то начавшей усиленно почковаться: этот способ вследствие его длительности представляет собою скорее исключение, чем правило.

Итак, колониальная форма общественной жизни не вечна. Вследствие неблагоприятных условий жизни она может превращаться в одиночную форму общественной жизни и наоборот.

Колониальная форма жизни, без сомнения, явление исторически более позднее и представляет собой прогрессивную форму общественной жизни. Способность существования в обстановке предельной плотности популяции, максимальное использование территории обитания, возможность преодоления сопротивления врагов и постепенного изгнания их со своей территории и, наконец, устранение губительной внутривидовой борьбы, подтверждает высказанное предположение.

Надо полагать, однако, что возникновение колониальной формы общественной жизни шло сложным и долгим путем; одним из факторов, способствовавших ее возникновению, послужило преодоление посредством жесточайшего естественного отбора различных контагиозных заболеваний и в связи с этим способность жить обществами с большой плотностью населения. Рыжему лесному муравью так же, как и многим другим муравьям, не свойственны заболевания, которыми бы они заражались друг от друга, за некоторыми исключениями. Это новое качество, кроме того, позволило безопасно утилизировать для питания трупы погибших от старости и от ранений членов общины — фактор немаловажный для экономики муравейника, особенно во время напряженных периодов бескормицы и повышенного потребления пищи во время выплода потомства. В связи с этим интересно заметить, что каннибализм сохраняется и поддерживается как полезный инстинкт и среди одиночных муравейников, находящихся в благоприятной обстановке и не испытывающих недостатка в пище. Последнее дает основание предполагать, что каждый одиночный муравейник обладает потенциальной возможностью перехода к колониальной форме общественной жизни, для осуществления которой далеко не всегда имеются соответствующие условия.<sup>1</sup> Прогрессивность колониальной формы жизни также подтверждается тем, что одиночные муравейники, не могущие перейти к колониальной форме существования, менее долговечны и обречены на постепенное вымирание вследствие понижения жизнеспособности и распада своего общества.

Каковы дальнейшие пути эволюции общественной жизни рыжего лесного муравья — нам неизвестно. Но думается, что тщательное изучение этого интересного насекомого, особенно в различных участках его ареала, поможет вскрыть зачатки еще более прогрессивной формы общественной жизни так же, как и вообще дальнейшее изучение колониальной формы жизни таит еще много неразгаданного и представляющего собой весьма большой интерес.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Мариковский П. И. 1956. Наблюдения над биологией муравья-древоточца и лесного рыжего муравья в горных лесах Киргизии. Тр. Инст. зоол. АН Кирг. ССР, V : 89—108.
- Русский М. Д. 1905. Муравьи России. Тр. Общ. естествоисп. Казанск. унив., XXXVIII, 4, 5, 6 : 1—800.
- Dreyer W. A. 1932. Local distribution of *Formica ulkeri* mound-nests with reference to certain ecological factors. *Psyche*, XXXIX, 4 : 127—133.
- Forel A. 1915. Die Ameisen der Schweiz. *Fauna Insectorum Helvetiae*. Dübendorf : 1—253.
- Scherba G. 1958. Reproduction neet orientation and population structure of an aggregation of mound nest of *F. ulkeri*, Em. *Insectes Sociaux*, 5, 2 : 201—213.
- Wheeler W. M. 1910. *Ants, their structure, development and behaviour*. Columbia University Press : 1—666.

Кафедра зоологии беспозвоночных  
Томского государственного университета.

<sup>1</sup> Интересно отметить, что инстинкт взаимного осеннего обмена проявляется даже среди одиночных муравейников; нередко можно наблюдать, как осенью вокруг таких муравейников бесцельно бродят носильщики вместе с пошей в челюстях и возвращаются обратно, не находя, куда ее пристроить.