

АКАДЕМИЯ НАУК СССР  
ИНСТИТУТ МОРФОЛОГИИ ЖИВОТНЫХ им. А. Н. СЕВЕРЦОВА

Г. М. ДЛУССКИЙ

# МУРАВЬИ РОДА ФОРМИКА

(HYMENOPTERA, FORMICIDAE,  
G. FORMICA)

*Биология,  
практическое значение и использование,  
таблицы для определения видов,  
распространенных в СССР*



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»  
Москва 1967

В монографии рассматриваются обобщенные современные данные о муравьях рода *Формика*, широко распространенных и многочисленных в Советском Союзе. Отражены результаты многолетних наблюдений автора, дан оригинальный систематический обзор всех групп и видов муравьев этого рода, помещены систематические таблицы. Автор приводит интересные материалы по межвидовым отношениям муравьев, строению гнезд, стациальному размещению видов и взаимоотношениям с различными видами тлей, по практическому значению и использованию муравьев для биологической борьбы с вредителями леса и другим вопросам.

Ответственный редактор  
*К. В. АРНОЛЬДИ*

## ПРЕДИСЛОВИЕ

Предлагаемая книга — результат большого труда энтомолога, зарекомендовавшего себя знающим специалистом в области биологии и систематики муравьев.

Г. М. Длусский проявил большой интерес к тонким вопросам жизни муравьев и их поведения. Несмотря на то, что этим вопросам посвящена громадная литература, он подошел к высказываниям авторов критически. На основании личного опыта автор проверил, подтвердил или подверг критике ряд важных положений о структуре гнездовой территории, питании, передаче информации муравьев и т. д., проявив себя тонким наблюдателем и экспериментатором и внося новое в такую популярную сейчас область знания. Автор в сжатом виде картину жизни и значения для человека муравьев вообще, сведя очень большую литературу и сделав ее теперь впервые доступной широким кругам советских читателей.

Но как бы ни были ценны сами по себе сведенные воедино литературные данные и результаты личных полевых наблюдений и опытов по вопросам образа жизни муравьев, эти сведения были бы оторваны от практики и мало доступны для использования, если бы они были лишены систематической основы, заключающейся в знании форм и умении правильно и точно определять добываемый в природе материал. Особая ценность книги Г. М. Длусского в том, что он изучил муравьев рода *Формика* как ведущий специалист-систематик, внося много нового в познание муравьев этого рода. Совершенно

оригинальные определительные таблицы видов Формика вместе с подробной характеристикой отдельных видов дают в руки широкого круга научных и практических работников фундаментальное пособие для определения этих муравьев, насущно необходимое особенно теперь при все возрастающем интересе к рыжим лесным муравьям, в первую очередь, и развертывающимся работам по их практическому использованию в борьбе с вредителями леса.

Можно быть уверенным, что предлагаемая книга завоеует симпатии самого широкого круга читателей, в том числе научных работников, специалистов по защите растений и лесного хозяйства, учащихся вузов, работников заповедников и ветеринарии и просто любителей природы.

Доктор биологических наук

*К. В. АРНОЛЬДИ*

## ВВЕДЕНИЕ

Муравьи — один из основных компонентов большинства наземных биоценозов. В лесных биоценозах Голарктики самыми заметными из муравьев являются виды рода *Formica*. Это объясняется сравнительно крупными размерами этих насекомых, многочисленностью их семей и тем, что многие виды строят хорошо заметные купола из растительных остатков. Биомасса этих насекомых в лесах юга таежной зоны, например, лишь немного меньше, чем таких массовых почвенных животных, как дождевые черви. Уже одно это должно говорить о том, что *Formica* играют немаловажную роль в жизни наших лесов. Большинство видов рода — активные хищники, причем их особенностью является реактивность, т. е. при массовом размножении какого-либо съедобного для них вида беспозвоночных они целиком переключаются на питание им. Таким образом, в лесных сообществах *Formica* являются важным фактором, регулирующим численность вредителей.

Немаловажны и другие стороны деятельности видов рода *Formica*. Хорошо известно, например, что эти муравьи охраняют и разводят тлей для получения пади. В ряде случаев, например, в садах, буковых лесах, это может принести вред деревьям. Но в хвойных лесах, напротив, увеличение количества тлей не сказывается отрицательно на деревьях, а избыток пади способствует размножению наездников и других полезных паразитических насекомых. Кроме того, во многих районах Западной Европы, где луга почти уничтожены, основой пчеловодства является «лесной», или «падевый» мед, и поэтому искусственное разведение муравьев в этих районах способствует повышению продуктивности пчеловодства. Немаловажное значение имеет почвообразующая деятельность муравьев, что, в свою очередь, способствует повышению устойчивости лесных насаждений. С другой стороны, ряд видов, преимущественно из подрода *Serviformica*, вредны, так как являются промежуточными хозяевами ланцетовидной двуустки (*Dicrocoelium lanceatum*), наносящей серьезный ущерб овцеводству.

Таким образом, роль муравьев рода *Formica* в природе сложна и многообразна. В последние годы этим полезным насекомым отводится большая роль в создании устойчивых продуктивных лесных биоценозов. Многие исследователи как у нас, так и за границей, начинают переселять полезные виды *Formica* в места, где их раньше не было, с целью защитить леса от массовых размножений пядениц, совок, пилильщиков, дубовой листовертки и других вредных насекомых. Для успешного проведения этих работ нужно хорошо знать биологию, систематику и экологию всего рода в целом.

Однако до настоящего времени нет ни одной полной сводки по этим муравьям. Например, если говорить о систематике *Formica*, то послед-

няя полная сводка о видах Палеарктики была опубликована более полувека назад Вилером (Wheeler, 1913), советские же исследователи до сих пор пользуются монографией М. Д. Рuzского (1905) или таблицами К. В. Арнольди в книге «Отределитель насекомых Европейской части СССР» (1948). Однако, в связи с интенсивным изучением, за последние 10 лет наши представления о систематике этого рода сильно изменились в результате опубликования нескольких серьезных региональных ревизий (см. ниже). Особенно хорошо изучены сейчас рыжие лесные муравьи (виды группы *F. rufa*), так как они широко используются для борьбы с вредителями леса. Что же касается биологии и этологии, то пока в мировой литературе имеется только монография Отто (Otto, 1962) по малому лесному муравью (*F. polyetena*) и аннотированная библиография работ по рыжим лесным муравьям с 1930 по 1961 гг., составленная Котти (Cotti, 1963).

Все это и побудило меня заняться составлением сводки по систематике и экологии муравьев рода *Formica*. Работа по изучению этих муравьев была начата в 1953 г., когда автор, занимаясь в кружке юных биологов Зоопарка, под влиянием работ Б. С. Щербакова начал собирать материал по питанию и активности рыжих лесных муравьев. В 1955—1956 гг. эти работы были продолжены и расширены в Воронежском государственном заповеднике под руководством Б. А. Смирнова, а потом под руководством заведующего кафедрой энтомологии Московского университета проф. Е. С. Смирнова. В 1956 г. в Воронежском заповеднике автором были проведены работы по искусственному переселению рыжих лесных муравьев. С 1959 г. начаты более серьезные исследования по систематике, экологии и зоогеографии всего рода *Formica* в лаборатории почвенной зоологии Института морфологии животных им. А. Н. Северцова АН СССР под руководством доктора биологических наук К. В. Арнольди. Пользуюсь случаем выразить свою глубокую признательность руководителям работ, в особенности К. В. Арнольди, за ту помощь, которую они оказали мне в этих исследованиях.

В работе использованы основные коллекции муравьев, хранящиеся в музеях СССР, многочисленные сборы, присланные из различных точек Советского Союза для определения в лабораторию почвенной зоологии, и материалы, любезно присланные мне рядом зарубежных ученых.

В публикуемой работе я попытался собрать все, что известно о муравьях рода *Formica* в настоящее время. Однако полное изложение всех известных данных об этих насекомых заняло бы несколько томов. Поэтому более или менее подробно рассматривались лишь вопросы, имеющие значение для практического использования полезных видов и разработки мер борьбы с вредными. Такие же вопросы, как история изучения, анатомия, морфология, связь с мирмекофилами и другие, даются конспективно, а проблемы зоопсихологии не затрагиваются. В списке литературы там, где это возможно, я ссылаюсь лишь на обзорные работы, в которых читатель, заинтересовавшийся той или иной проблемой, сможет найти полную библиографию.

## СТРОЕНИЕ МУРАВЬЕВ РОДА *FORMICA*

### 1. СОСТАВ СЕМЬИ И СТРОЕНИЕ РАННИХ СТАДИЙ РАЗВИТИЯ

У муравьев имеется три основные касты: самцы, самки и рабочие, или бесплодные модифицированные самки (рис. 1).

Самцы после вылета из гнезда и спаривания существуют недолго. Самки основывают новые семьи и срок их жизни у *Formica* превышает 10 лет. Рабочие, выполняющие все работы в муравейнике, сильно отличаются по строению от самок. В связи с редукцией крыльев грудь их претерпевает значительные изменения. Им приходится выполнять разнообразные, часто сложные задачи, поэтому надглоточный ганглий («мозг») их развит гораздо сильнее, чем у других каст. Кроме того, расположение внутренних органов в брюшке, в связи с редукцией яйцевых трубочек и сильным развитием ядовитых желез, отличается от самок. У целого ряда видов муравьев внутри касты рабочих наблюдаются особые подразделения, однако рабочие *Formica* в общем мономорфны и обычно лишь незначительно отличаются друг от друга размерами и пропорциями тела, а у некоторых видов, например у *F. fusca*, все особи имеют почти одинаковые размеры. Крайнюю степень полиморфизма в этом роде представляет *F. truncorum*, у которой наиболее крупные рабочие почти вдвое больше самых мелких.

Самцы муравьев гаплоидные, а самки и рабочие имеют диплоидный набор хромосом. У *F. sanguinea*, например, самцы имеют 24 хромосомы, а самки и рабочие — 48 (Schleip, 1908). Большинство родов муравьев подчиняется, как и все жалающие перепончатокрылые, так называемому «правилу Дзиерсона», согласно которому из оплодотворенных яиц развиваются самки (и рабочие), а из неоплодотворенных — самцы (Ledoux, 1954). Однако несколько родов, в том числе и *Formica*, являются исключением, и у них из неоплодотворенных яиц могут развиваться как самцы, так и самки (Hölldobler, 1936; Otto, 1960b).

Уже давно было установлено, что рабочие и неоплодотворенные самки откладывают яйца (Wheeler, 1903, 1904; Lucas, 1912 и др.), но цитологическая картина развития этих яиц была расшифрована только в 1945 г. (Haskins, Enzmann, 1945) на примере *Aphaenogaster*. Как стало известно, при развитии партеногенетических яиц выпадает одно редукционное деление и, таким образом, сохраняется диплоидность яйцеклеток. У рабочих *Formica*, как правило, яйца образуются только до стадии развития желтка, а потом резорбируются (Weyer, 1928), однако при определенных условиях развитие может продолжаться (см. главу V).

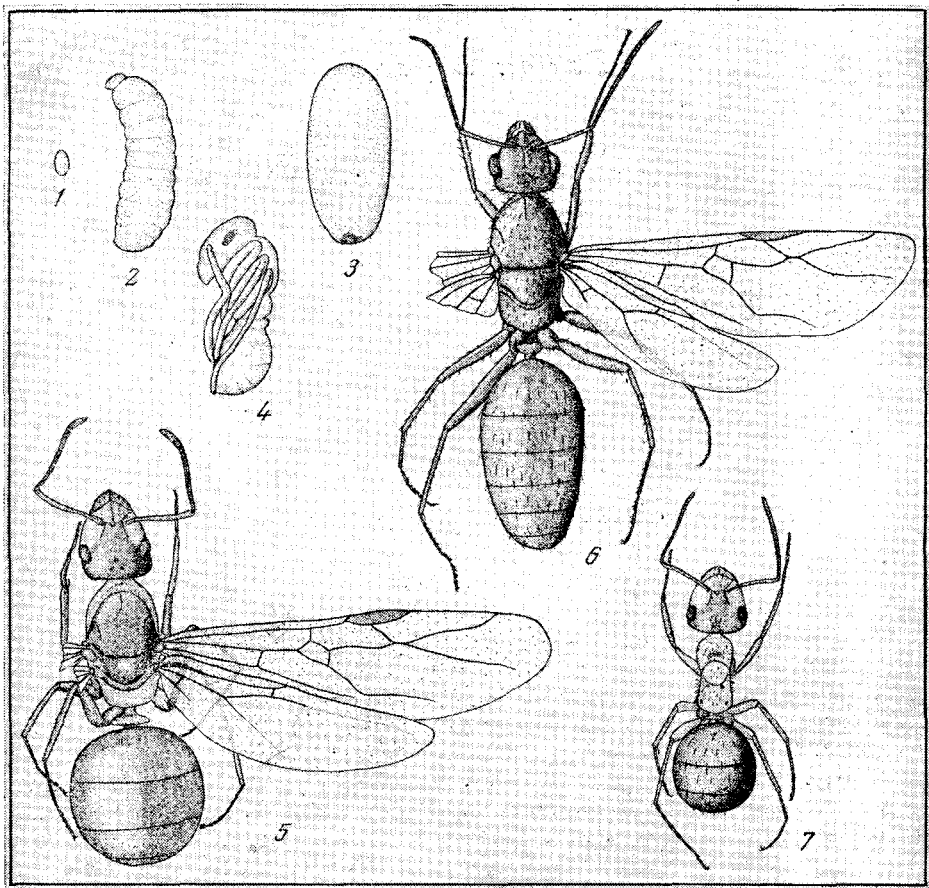


Рис. 1. Рыжий лесной муравей (*Formica rufa* L.)

1 — яйцо; 2 — личинка; 3 — кокон; 4 — куколка без кокона; 5 — самка; 6 — самец; 7 — рабочий

Прежде существовало две гипотезы, объясняющие причину возникновения самок или рабочих из диплоидных яиц: генетическая и трофическая. Согласно генетической гипотезе, направление развития особи предопределено наследственными факторами, заложенными в данной яйцеклетке, а по трофической гипотезе, направление развития целиком зависит от пищи, которой рабочие выкармливают личинок. Однако в последние годы убедительно доказано опытами Бира и Отто на *Formica* и Брайана на *Myrmica rubra*, что обе эти гипотезы в какой-то мере были верными. Оказалось, что в яйце заложено предрасположение к тому или иному направлению развития, но окончательный результат все же определяется рядом причин (см. главу V), в том числе и характером питания личинок.

**Яйцо.** Яйца *Formica* мелкие, овальные, длиной около 0,75 мм, белого или желтоватого цвета (рис. 1, 1).

Эмбриональное развитие муравьев своеобразно и отличается от развития прочих жалающих перепончатокрылых. Его характерными особенностями являются ранняя дифференциация бластодермы, своеобразное положение зародышевой полоски и редукция яйцевых оболочек. Подробнее этот вопрос изложен в монографии О. М. Ивановой-Казас (1961).



В зародыше *Formica* на стадии бластодермы можно различить четыре зоны: 1) переднюю часть, занятую крупными клетками, богатыми желтком, которые впоследствии частично резорбируются, а частично идут на построение серозы, 2) зародышевую полоску, 3) зону с клетками, богатыми желтком, 4) зону мицетоцитов. Настоящая бластодерма покрывает лишь брюшную и боковые стороны яйца, а спинная поверхность образована так называемым дорзальным синцитием (рис. 2, 1) — тонким слоем плазмы с редкими ядрами.

У *Formica* и, по-видимому, у других представителей подсемейства Formicinae имеется только серозная оболочка, образующаяся из клеток 1-й зоны путем обрастания зародыша, а амнион редуцируется. У изученных представителей других подсемейств сероза также редуцирована.

Цитологически яйца малого рыжего лесного муравья (*F. polyctena*), предрасположенные к развитию в самок («зимние яйца»), отличаются от «летних» яиц, предрасположенных к развитию в рабочих (Bier, 1952, 1954b; Gösswald, 1955d). У «зимних» яиц лучше развито ядрышко, более заметна базофильная зона вдоль ядерной оболочки и объем трофических клеток (1—3-я зоны зародыша) значительно больше. Полярная плазма, состоящая из секретов питательных клеток, у «зимних» яиц в 8 раз больше, чем у «летних».

Интересной особенностью *Formica* является трансовариальная передача симбионтов, изученная Лилиенштерном (Lilienstern, 1932). Симбионты — короткие палочковидные бактерии — были обнаружены этим автором у *F. fusca*, *F. gagates* и *F. rufibarbis* (? *cunicularia*).

В постэмбриональных стадиях симбионты находятся в специальных клетках — симбиоцитах. На стадии куколки происходит заражение симбионтами овариол. Проникнув в яйцо, бактерии концентрируются на его заднем полюсе, а после закладки бластодермы входят в состав клеток (4-я зона). На более поздней стадии, когда клетки 1-й зоны образовали серозную оболочку, происходит усиленное размножение бластодермальных симбиоцитов, которые мигрируют и смешиваются с полярными клетками 3-й зоны (рис. 2, 1). В период становления экто- и мезодермы симбиоциты отделяются и выходят в полость тела.

У *F. rufa* (s. l.) и *F. sanguinea* симбиоциты образуются и ведут себя так же, как и у предыдущих видов. Однако никаких симбионтов эти клетки не содержат. Исходя из этого, Лилиенштерн делает вывод, что у этих видов произошла вторичная утрата симбионтов<sup>1</sup>.

**Личинка.** У муравьев, в том числе и у *Formica*, имеется 5 личиночных возрастов. Личинки — белого или светло-желтого цвета с тонкими хитиновыми покровами. Тело их покрыто обильными волосками, особенно развитыми у первых возрастов, служащими для того, чтобы предотвратить склеивание личинок друг с другом.

Сразу же по выходе из яйца личинка имеет сравнительно большую головную капсулу и почти равномерно утолщенное тело (рис. 2, 3). Тело взрослых личинок вытянуто и сильно сужается кпереди (рис. 1, 2). Оно состоит из головной капсулы, 3 грудных и 10 брюшных сегментов. Голова (рис. 2, 2) слабо хитинизирована. В ее передней части можно различить большую верхнюю губу, вырезанную спереди. Глаза отсутствуют. Усики почти не различимы. Ротовые части представлены жвалами, нижними челюстями и нижней губой. Жвалы хорошо развиты, хотя и слабо склеротизованы, с вытянутым конечным зубцом. Мясистые нехитинизированные нижние челюсти несут два причлененных отростка, которые, по-видимому, следует гомологизировать с галеа и нижнечелюстным щупи-

<sup>1</sup> У *Tapinoma*, *Murmica*, *Leptothorax* зоны симбионтов (4-я зона) не образуется вообще (Strindberg, по Ивановой-Казас, 1961), так что у них симбионты отсутствуют первично.

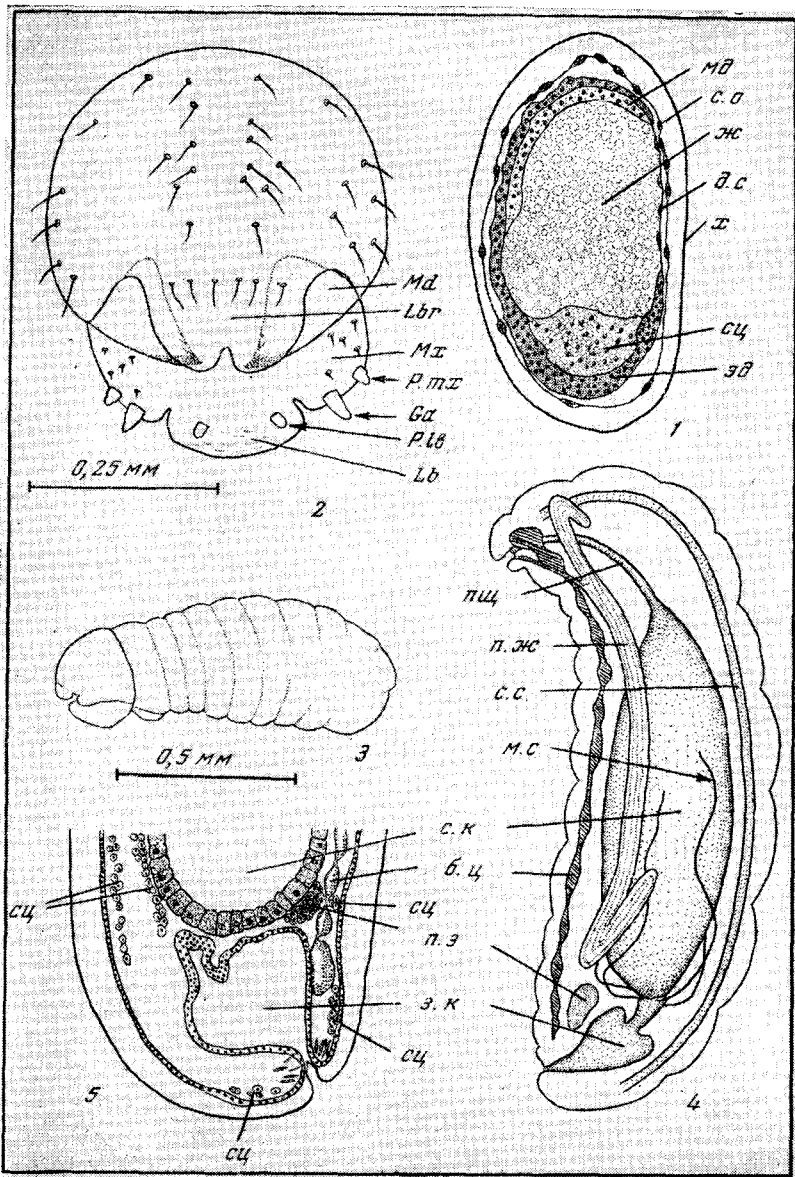


Рис. 2. Ранние стадии развития *Formica*

1 — продольный разрез через яйцо *F. fusca* в начале закладки мезодермы; 2 — голова личинки 5-го возраста *F. sanguinea* сверху; 3 — личинка 1-го возраста *F. aquilonia*; 4 — схема внутреннего строения личинки муравья; 5 — продольный срез через задний конец личинки *F. fusca* (1 — 5 по Lillienstern, 1932, схематизировано; 4 — по Wheeler, 1910, с небольшими изменениями).

б. ч — брюшная нервная цепочка; ж — желток; д. с — дорсальный синцитий; пищ — пищевод; п. ж — прядильная железа; с. с — спинной сосуд («сердце»); м. с — мальпигиевы сосуды; с. к — средняя кишка; п. з — половой зачаток; з. к — задняя кишка; мд — мезодерма; с. о — серозная оболочка; х — хорион; эд — эктодерма; сц — симбиоты. Остальные обозначения те же, что на рис. 3.

ком. «Нижняя губа», образованная из настоящей нижней губы и гипофаринкса, несет редуцированные нижнегубные щупики.

Основные детали внутреннего строения показаны на рис. 2, 4.

В полости тела *Serviformica* находятся симбионты (рис. 2, 5; 7), которые делятся амитотически, и часть их концентрируется возле недифференцированного полового зачатка.

**Куколка.** Куколки *Formica* — свободные (рис. 1, 4), т. е. конечности их не слиты с телом по всей длине, и обычно заключены в коконы (рис. 1, 3), однако имеется много исключений. Один и тот же вид может при одних условиях делать кокон, при других — нет. Так, в горах Средней Азии *F. sanguinea*, как правило, коконов не делает, тогда как в средней полосе Европейской части СССР куколки этого вида обычно имеют кокон. Аналогичное явление наблюдается и у *F. picea* в Забайкалье. Форель (Fogel, 1874) отмечал, что чаще коконы отсутствуют у куколок, появляющихся осенью. Причины этого пока неизвестны. Ежиков (1929) высказал предположение, что низкие температуры и недостаточное питание подавляют секрецию прядильных желез.

Процесс образования кокона подробно описан Шмидтом (G. Schmidt, 1960a), а строение кокона — этим же автором совместно с Польшманом (Schmidt, Polmann, 1960).

Стадии куколки предшествует стадия предкуколки, когда в личиночной шкурке начинает образовываться куколка. Куколки разных каст хорошо различимы. Кокон самцов и самок обычно крупнее, чем коконы рабочих.

Внутренние процессы, протекающие в куколке, более или менее полно описаны Шмидтом (G. Schmidt, 1961).

Взрослые особи, вышедшие из куколки, как правило, не способны самостоятельно выбраться из коконов, и им помогают в этом рабочие, разгрызающие кокон.

## 2. МОРФОЛОГИЯ ВЗРОСЛЫХ МУРАВЬЕВ

**Голова.** Голова муравьев (рис. 3) состоит из головной капсулы, несущей пару сложных фасеточных глаз, 3 простых глазка, пару антенн, или усиков, и ротовые части.

Глаза хорошо развиты и состоят из большого количества фасеток. Особенно крупные глаза у самцов (рис. 3, 5). Простые глазки имеют все касты, но у рабочих (рис. 3, 1) они едва заметны, а у самцов (рис. 3, 5) развиты очень сильно.

На головной капсуле выделяются следующие части, фигурирующие в описаниях и определительных таблицах: на переднем крае верхней стороны головы хорошо заметен наличник, отделенный швами от остальной головной капсулы. К нему примыкают лобная площадка (лобный треугольник), также ограниченная швами, и расходящиеся в стороны лобные валики. Снаружи, в том месте, где лобные валики подходят к наличнику, в углублениях помещаются усиковые ямки — место приращения усиков. Участок головной капсулы между лобными валиками и простыми глазками называется лбом, участок на боках головы от нижнего края глаз до места прикрепления жвал — щекой, поверхность сразу же за глазками именуется теменем, за которым до затылочного отверстия следует затылок. Задний край головы, если смотреть на голову точно сверху, как изображено на рис. 3, 1, 4, 5, называется затылочным краем. На нижней стороне головы между жвалами видна гуларная пластинка. Следует отметить, что в американской литературе (например, Creighton, 1950) гулой часто называют всю нижнюю поверхность головы.

Усики (антенны) муравьев рода *Formica* (рис. 3, 1, 5) коленчатые, состоят у рабочих и самок из 12, а у самцов из 13 члеников. Первый членик

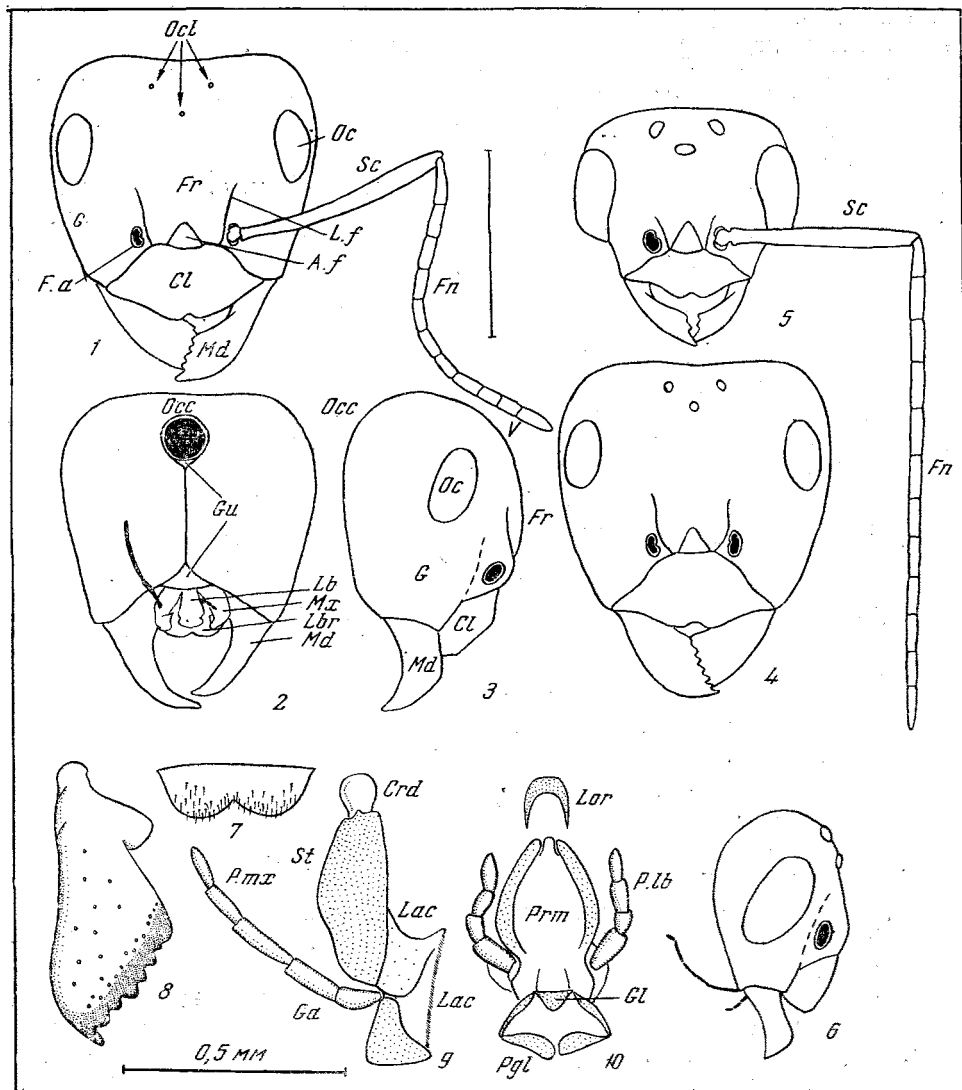


Рис. 3. Строение головы *Formica*

1 — голова рабочего *F. sanguinea* сверху; 2 — то же, снизу; 3 — то же, сбоку; 4 — голова самки *F. sanguinea* сверху; 5 — голова самца *F. sanguinea* сверху; 6 — то же, сбоку; 7—10 — части ротового аппарата рабочего *F. pressilabris*: 7 — верхняя губа; 8 — жвала; 9 — нижняя челюсть; 10 — нижняя губа

A. f. — лобная площадка; Cl — наличник; Crd — кардо; F. a. — усиковая ямка; Fn — жгутик усика; Fr — лоб; G — щека; Ga — галеа; Gl — глосса; Gu — гула; Lac — лациния; Lb — нижняя губа; Lbr — верхняя губа; L. f. — лобный валик; Lor — лорум; Md — жвала; Mx — нижняя челюсть; Oc — фасеточный глаз; Occ — затылок; Ocl — простые глазки; Pgl — параглосса; P. lb — нижнегубной щупик; P. mx — нижнечелюстной щупик; Prm — прементум; Sc — рукоять усика; St — стипес; V — темя

их (рукоять усика, или скапус), как и у всех муравьев, сильно удлинена и составляет у самцов более  $\frac{1}{4}$ , а у самок и рабочих — более  $\frac{1}{3}$  всей длины усика. Остальные членики составляют жгутик усика.

Роговые части состоят из непарной верхней губы (рис. 3, 7), парных мандибул, или жвал (рис. 3, 8), парных максилл (рис. 3, 9) и непарной нижней губы (рис. 3, 10), образовавшейся из слияния парных элементов. Общее расположение ротовых частей видно на рис. 3, 2.

Верхняя губа перепончатая, двулопастная. Жвалы массивные с хорошо выраженным жевательным краем из 6—8 зубцов, причем вершинный зубец лишь немного больше остальных. Максиллы состоят из кардо, при помощи которого максилла причленяется к головной капсуле, хорошо развитого стипеса, несущего 5—6-члениковые нижнечелюстные щупики, и мягких галеа и лацинии. Строение нижнечелюстных щупиков является важным систематическим признаком у муравьев. У большинства *Formica* они 6-члениковые и заходят за середину расстояния от рта до затылочного отверстия, но, как правило, не достигают последнего. 5-й (предпоследний) членик обычно лишь немного короче 4-го. Лишь у ископаемой *F. (Protoformica) proformicoides* членики щупика удлинены и 5-й в 1,5 раза меньше 4-го. У некоторых представителей подрода *Coptoformica* и ископаемых *F. clymene*, *F. phaethusa* щупики достигают лишь середины расстояния от рта до затылочного отверстия. Крайнюю степень редукции мы находим у *F. (Coptoformica) pressilabris* и близких к ней видов, у которых 3 и 4-й членики щупиков сливаются и щупики становятся 5-члениковыми.

Нижняя губа состоит из модифицированного субментума, носящего у перепончатокрылых название лорум, прементума, несущего пару 4-члениковых нижнегубных щупиков, сравнительно хорошо развитых параглосс и язычка, образованного слившимися глоссами.

Грудь и придатки груди (рис. 4). Грудь муравьев состоит из трех основных отделов: переднегруди, среднегруди и эпинотума, образовавшегося от слияния заднегруди и 1-го сегмента брюшка. Грудь самок и самцов расчленена сравнительно хорошо, во всяком случае не хуже, чем у других жалящих перепончатокрылых, и несет 3 пары ног и 2 пары крыльев (у самки они потом сбрасываются). Рабочие крыльев не имеют и грудь их сильно видоизменяется: большинство швов исчезает и различить отдельные склериты становится невозможным.

Прежде чем говорить о строении груди, остановимся на строении шейного отдела. У перепончатокрылых он образуется за счет слияния истинных шейных склеритов и плейритов переднегруди и подвижно сочленяется с переднеспинкой. К шейному отделу прикрепляется голова. Благодаря такой системе сочленения достигается большая подвижность головы, необходимая перепончатокрылым и особенно муравьям при их сложных строительных работах.

Переднегрудь самок (рис. 4, 1—3) и самцов представлена только переднеспинкой, или пронотумом. Плейриты переднегруди, как уже говорилось, слились с шейным склеритом, образовав шейный отдел, к которому неподвижно прикреплен рудимент стернита. Среднегрудь расчленена более полно, чем все остальные сегменты, и состоит из среднеспинки, расчлененной на скutum и скутеллюм, плейрита, расчлененного на эпимерит и эпистернит, и стернита.

Заднегрудь самок и самцов состоит из собственно заднеспинки и эпинотума, образовавшегося в результате слияния плейритов заднегруди и 1-го сегмента брюшка.

У рабочих (рис. 4, 4, 5) грудные склериты сливаются еще сильнее. В среднегруди можно различить только среднеспинку и плейрит (мезоплеву), разделенные едва заметным швом. Эпинотум не имеет швов и включает в себя уже всю заднегрудь. От среднегруди он также отделен неотчетливым швом. Дыхальца расположены между среднеспинкой и эпинотумом и на эпинотуме имеют округлую форму.

Каждый из трех сегментов груди несет по одной паре ног (рис. 4, 6), состоящей из тазика, или коксы, одного вертлуга, бедра, голени и 5-члениковой лапки с двумя коготками на последнем членике. Передняя нога отличается от остальных тем, что на ней имеется специальное приспособление для чистки усиков и лапок (рис. 4, 7), образованное изогнутыми

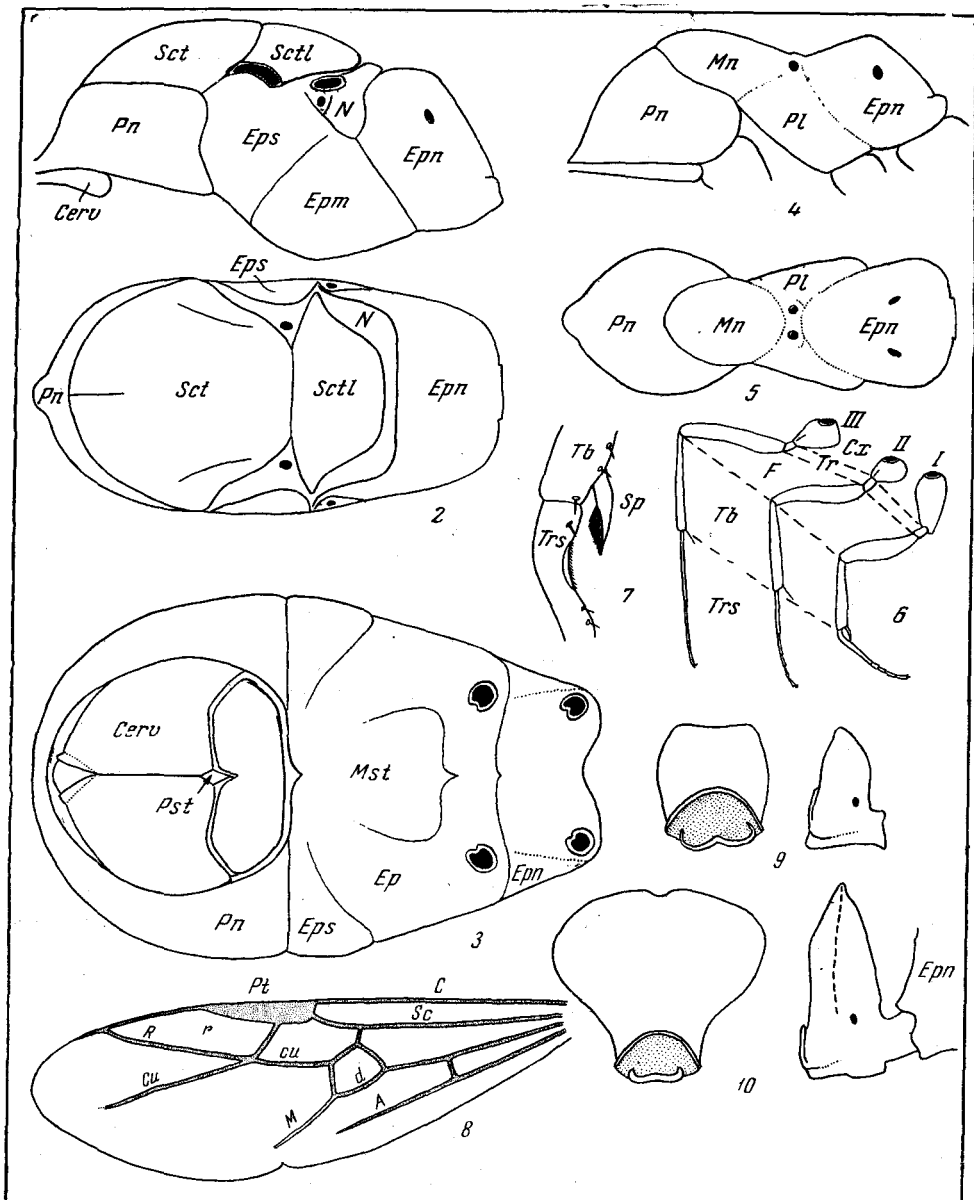


Рис. 4. Грудь и чешуйка *Formica*

1 — грудь самки *F. sanguinea* в профиль; 2 — то же, сверху; 3 — грудь самки *F. cunicularia* снизу; 4 — грудь рабочего *F. sanguinea* в профиль; 5 — то же, сверху; 6 — ноги рабочего *F. gagatoides*; 7 — аппарат для чистки усиков и лапок на передних ногах *F. gagatoides*; 8 — переднее крыло *F. sanguinea*; 9 — чешуйка самца *F. sanguinea*; 10 — чешуйка самки *F. cunicularia*

A — анальная жилка; C — костальная жилка; Cerv — шейный отдел; Cu — кубитальная жилка; cu — кубитальная ячейка; Cx — тазик; d — дискоидальная ячейка; Epm — эпимера; Eпп — эпинотум; Eps — эпистерна; F — бедро; M — медиальная жилка; Mп — среднеспинка; Mst — стернит среднегруди; N — заднеспинка; Pl — плейрит среднегруди; Pn — переднеспинка; Pst — стернит переднегруди; Pt — птеростигма; R — радиальная жилка; r — радиальная ячейка; Sc — субкостальная жилка; Sct — скутум; Sctl — скутеллюм; Sp — гребенчатая шпора; Tb — голень; Trs — лапка; Tr — вертилюр; I — передняя нога; II — средняя нога; III — задняя нога (1—5, 9, 10 — даны в одном масштабе)

вершиной голени и основанием 1-го членика лапки и большой изогнутой гребенчатой шпорой. На вершинах средней и задней голени имеется по паре прямых шпор.

Среднегрудь и заднегрудь самцов и молодых самок несут по паре крыльев (рис. 4, 8). Поскольку в систематике трибы жилкование крыльев не имеет значения (у всех представителей трибы оно очень сходно), специально эти признаки в работе не разбираются. Отмечу только, что на

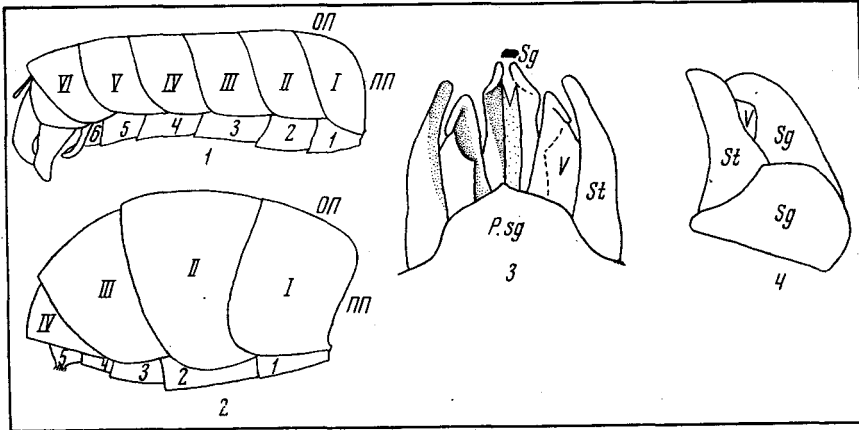


Рис. 5. Брюшко и копулятивный аппарат самца *F. rufibarbis*

1 — брюшко самца в профиль; 2 — брюшко самки в профиль; 3 — копулятивный аппарат самца снизу; 4 — то же, в профиль

ОП — основная поверхность; ПП — покатая поверхность; P. sg — субгенитальная пластинка; Sg — сагитта; Sq — сквамula; St — стипес; V — вольселла; римскими цифрами обозначены тергиты, арабскими — стерниты

переднем крыле имеется три ячейки — одна радиальная, одна кубитальная и дискоидальная, и наружная ветвь радиальной жилки сливается с костальной жилкой (признаки трибы).

Во всех работах по систематике муравьев используется номенклатура жилок и ячеек, данная Эмери (Emery, 1913), поэтому обозначения на рисунке даны по этой номенклатуре, хотя она и не вполне соответствует современным представлениям о гомологизации жилкования крыльев перепончатокрылых.

**Петиолюс.** Петиолюс (стебелек) муравьев гомологичен 1-му сегменту брюшка других перепончатокрылых или 2-му сегменту других насекомых и является характерной особенностью этого семейства. Тергит петлюлюса *Formica* развился в большую поперечную лопасть, несущую название чешуйки (рис. 4, 10). Она имеет различную форму: у некоторых видов на вершине с выемкой, иногда с выдающимися в бока лопастями (рис. 21, 7, 11). У самцов чешуйка развита значительно слабее, и часто петлюлюс в профиль почти треугольный (рис. 4, 9).

**Брюшко.** Брюшко рабочих и самок округлое, а самцов — вытянутое, цилиндрическое. На всех тергитах имеются отверстия дыхалец. Первый сегмент брюшка, гомологичный 3-му сегменту брюшка других насекомых, имеет вид куба без двух сторон, с сильно округленными углами и гранями. Верхняя поверхность его называется основной, а передняя — покатой. Остальные тергиты и стерниты в типе имеют форму полуколец.

На брюшке самок и рабочих хорошо различимы 6 тергитов и 5 стернитов. Последний стернит редуцирован и скрыт под предпоследним. Пятый, последний стернит гораздо больше соответствующего тергита. Края его загибаются и образуют так называемую анальную трубочку, покрытую

венчиком волосков, куда открываются прямая кишка, ядовитая железа и железы Дюфура.

У самцов на брюшке развиты 6 отчетливых тергитов и 6 стернитов. Последние 2 стернита гораздо меньше остальных, с большой вырезкой сзади.

Гениталии самцов (рис. 5) состоят из субгенитальной пластинки и трех пар створок. Наружная створка состоит из двух частей: широкой сквамумы и удлиненного стипеса. Внутренние створки (сагитты) широкие и зазубрены с брюшной стороны. Между стипесами и сагиттами помещаются вольселлы сложной формы с крючком на конце. В систематике рода *Formica* морфология гениталий самцов почти не используется, так как несмотря на изменчивость она в общем сходна у всех видов.

### 3. ОСНОВНЫЕ СВЕДЕНИЯ ПО АНАТОМИИ ВЗРОСЛЫХ МУРАВЬЕВ

**Органы пищеварения** (рис. 6). Органы пищеварения у муравьев разделяются на предротовую камеру и собственно пищеварительный тракт.

Предротовая камера — это сферическая полость, расположенная над нижней губой и под глоткой. Она служит приемником для жидкой и полужидкой пищи, а также для различных остатков после чистки тела. В предротовой камере происходит «сортировка» пищи — все съедобное попадает в рот, а несъедобные частицы выделяются в виде комочков, имеющих форму камеры.

Пищеварительный тракт состоит из переднего, среднего и заднего отделов. Передний отдел у взрослых муравьев состоит из глотки, пищевода, зоба и проventрикулюса. За несколько вздутой глоткой, находящейся в передней части головы и открывающейся ротовым отверстием, следует длинный пищевод, проходящий через всю грудь насекомого. Зоб, слепой отросток пищевода, у *Formica* большой и может сильно раздуваться. По образному выражению, зоб — это «общественный желудок» муравьев. Пища, хранящаяся в нем, распределяется среди всего населения гнезда.

Интересно строение проventрикулюса, или жевательного желудка, — последнего отдела передней кишки. Как показали исследования Эйзнера и его соавторов (Eisner, 1957; Eisner, Brown, 1958; Eisner, Happ, 1963), сложное строение этого отдела имеет большое функциональное значение. У примитивных муравьев прохождению пищи из зоба в желудок препятствует только кольцевой мышечный сфинктер, поэтому зоб не может в полной мере функционировать как «общественный желудок». Трофаллак-сис (обмен пищей) у этих муравьев развит слабо, длительное время хранить пищу в зобу они также неспособны. У *Formicinae* и *Dolichoderinae* появляются специальные приспособления, позволяющие без мышечных усилий удерживать пищу в зобу. Проventрикулюс у этих муравьев жесткий и склеротизованный, а чашеобразные и куполообразные структуры образуют клапаны, которые автоматически не пропускают пищу в желудок.

Во вздутой средней кишке, которую обычно называют желудком, происходит основное переваривание пищи. По данным Эйра (Auge, 1963b), у *Camponotus herculeanus* только здесь выделяется протеаза и преимущественно здесь же — липаза. Из ферментов, разлагающих углеводы, он обнаружил лишь небольшое количество инвертазы. Однако у *F. polyctena* в этом отделе активно разлагаются мальтоза, сахароза и мелитоза и слабее мелобиоза, раффиноза, трегалоза и крахмал (Graf, 1964).

Возле средней кишки *Serviformica* локализируются симбиоты — сильно видоизмененные клетки, содержащие симбиотические бактерии



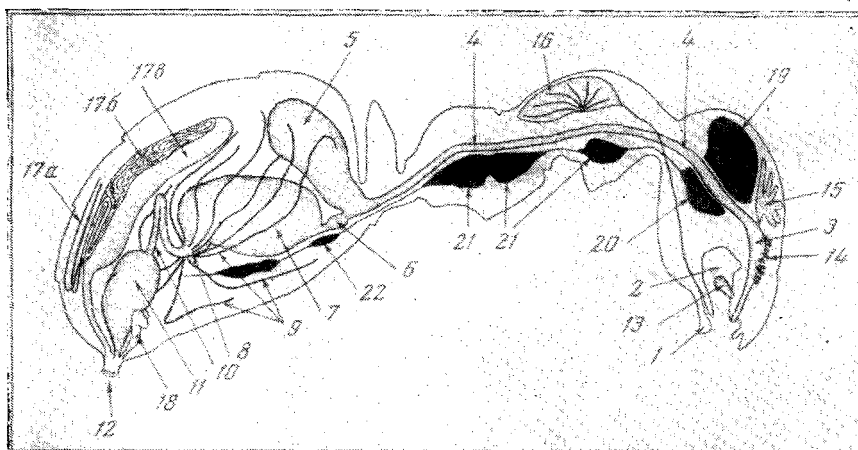


Рис. 6. Расположение пищеварительной и нервной систем и основных желез у рабочего муравья рода *Formica* (схема)

1 — нижняя губа; 2 — предротовая камера; 3 — глотка; 4 — пищевод; 5 — зоб; 6 — проventрикулюс; 7 — средняя кишка; 8 — пилорический отдел средней кишки; 9 — мальпигиевы сосуды; 10 — тонкая кишка; 11 — прямая кишка; 12 — анальное отверстие; 13 — максиллярная железа; 14 — нижнечелюстные железы; 15 — глоточная железа; 16 — слюнная железа; 17 — ядовитая железа: а — железистые отростки, б — секреторные трубочки, в — резервуар; 18 — железа Дюфура; 19 — надглоточный ганглий; 20 — подглоточный ганглий; 21 — грудные нервные узлы; 22 — брюшная нервная цепочка

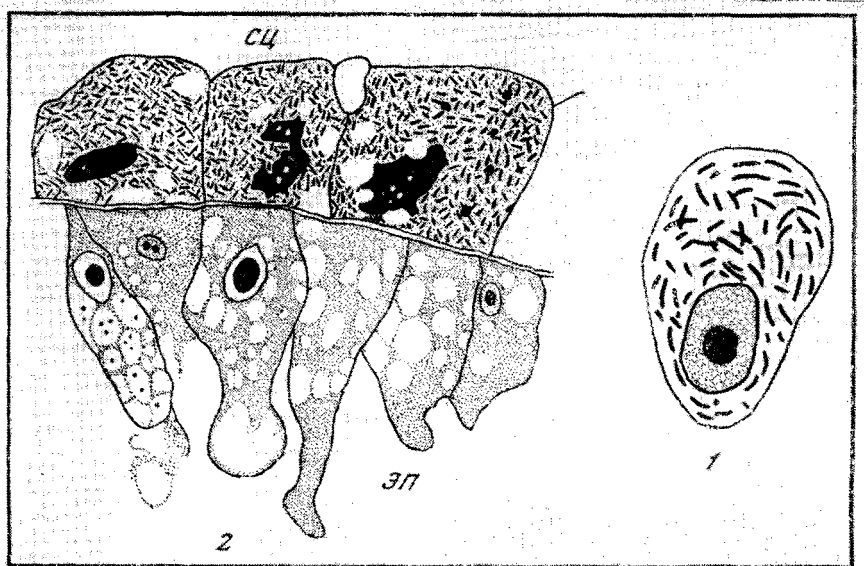


Рис. 7. Симбиоты *F. fusca*

1 — свободный симбионт личинки; 2 — симбиоты кишечника взрослой особи; СЦ — симбиоты; ЭП — эпителий средней кишки (по Lilienstern, 1932)

(рис. 7, 2) (Lilienstern, 1932). Функция этих симбионтов до сих пор неизвестна.

Задняя кишка подразделяется на три отдела: пилорический отдел, тонкую кишку и прямую кишку, или ректум. Последняя сильно вздута, снабжена мощной мускулатурой и открывается в анальную трубочку.

У *Formica* имеются следующие парные железы, принимающие участие в процессе пищеварения: максиллярные (нижнечелюстные), слюнные (лабиальные) и глоточные. У *F. polyctena* экскреты этих желез разлагают следующие углеводы: мальтозу, сахарозу, мелитозу, мелобиозу, раффинозу, трегалозу и крахмал (Graf, 1964).

Максиллярные железы открываются в глотку. У *C. herculeanus* они выделяют главным образом инвертазу и в меньшей степени — амилазу, т. е. ферменты, переваривающие углеводы (Auge, 1963b).

Лабиальные (слюнные) железы располагаются в груди и гомологичны прядильным железам личинок. Их две, но протоки этих желез сливаются вместе и образуют один непарный проток, открывающийся в нижней губе. У *F. rufa* на каждом из парных протоков перед слиянием имеются слепые отростки, способные раздуваться, служащие для хранения экскрета (Meinert, по Wheeler, 1910). У *C. herculeanus* основной фермент, выделяемый этой железой — амилаза (Auge, 1963b).

Как показали исследования Гессвальда и Клофта (Gösswald, Kloft, 1957—1960) с применением радиоактивного фосфора, экскрет лабиальных желез служит для кормления цариц и личинок половых особей. Меченый фосфор из желудка через 24 часа попадает в эти железы, а затем уже экскрет распределяется в гнезде.

Когда в гнездах *Formica* имеются мирмекофильные стафилиниды из родов *Lomechusa* и *Atemeles*, среди рабочих наблюдается характерное заболевание, выражающееся в гипертрофии лабиальных желез, которая в свою очередь влечет за собой изменения в строении больших особей (рис. 8, 4, 5) (Novak, 1948; Bausenwein, 1960; Ronchetti, 1961). Грудь таких рабочих напоминает грудь самок. Эти уроды носят название эргатоидов, псевдогин или секретэргатов и были описаны у *F. sanguinea*, *F. rufa*, *F. lugubris*, *F. pratensis* (рис. 8, 1). Б. Писарский нашел их также у *F. pisarskii*, а нами в большом количестве они были обнаружены у *F. aquilonia*. Причины этого заболевания рассматриваются в главе VI.

Глоточные (фарингеальные или, правильнее, постфарингеальные) железы муравьев не гомологичны глоточным железам других перепончатокрылых, например, пчел (Otto, 1958b). У *C. herculeanus* экскрет глоточных желез содержит небольшое количество липазы и следы амилазы (Auge, 1963b). Опыты с радиоактивным фосфором показали, что у *Formica* из железы этот экскрет поступает в зоб и затем распределяется между всеми особями гнезда (Naarman, 1963).

Кроме перечисленных желез, с ротовым аппаратом муравьев связаны парные мандибулярные (челюстные) железы, открывающиеся в основании жвала. К процессу пищеварения эти железы, по-видимому, не имеют отношения. Считается, что они выделяют вещества, используемые для склеивания частиц почвы при постройке гнезда или для изготовления картона (Donisthorpe, 1915). У ряда видов из подсемейств *Murgicinae* и *Dorylinae* эти железы выделяют пахучие вещества — торибоны (см. главу IX) (Wilson, 1963b).

Органы выделения представлены у муравьев мальпигиевыми сосудами (рис. 6), впадающими в пилорический отдел задней кишки. У *Formica* имеется 20 сосудов (Adlerz, по Wheeler, 1910). Функцией их является выведение из организма конечных продуктов обмена веществ, главным образом мочевой кислоты.

**Мускулатура.** Хитиновый наружный скелет служит основой, к которой прикрепляются поперечнополосатые скелетные мышцы. У рабочих строе-

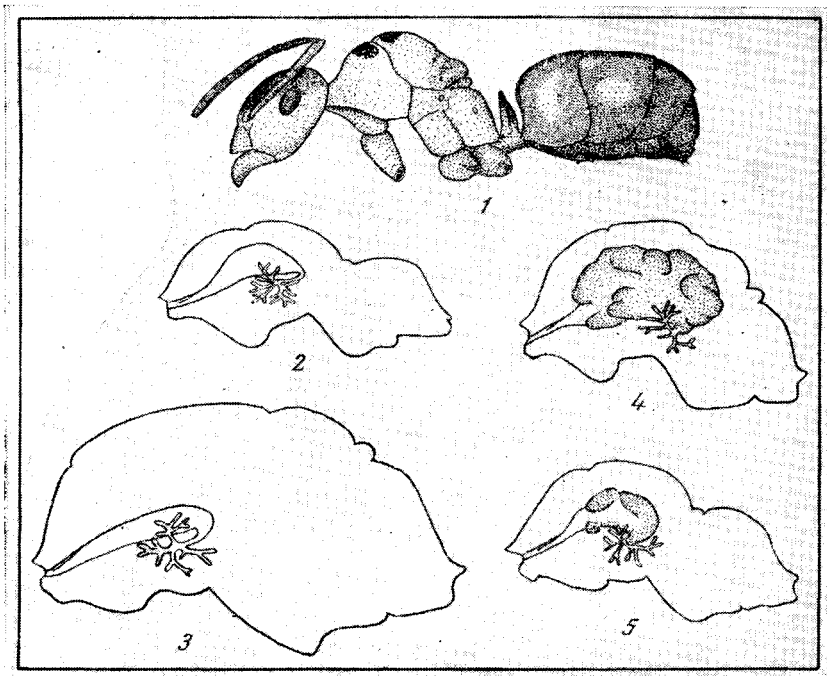


Рис. 8. Псевдогины *P. pratensis*

1 — общий вид; 2—5 — расположение лабиальных желез в груди: 2 — рабочего, 3 — самки, 4, 5 — псевдогин (по Ronchetti, 1961)

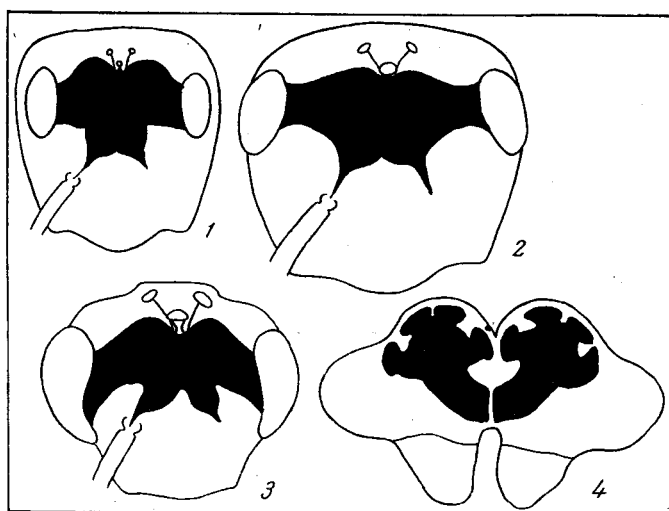


Рис. 9. Сравнительные размеры и форма надглоточного ганглия («мозга») рабочего (1), самки (2) и самца (3) *F. fusca* и расположение грибовидных тел в надглоточном ганглии рабочего *F. polyctena* (4). (1—3 — по Wheeler, 1910; 4 — по Otto, 1962, схематизировано)

ние мышечной системы проще, поскольку у них отсутствует летательная мускулатура, имеющаяся у самцов и самок. Однако у последних она, после сбрасывания крыльев, резорбируется и идет на образование экскрета, которым выкармливаются личинки (см. главу V).

**Дыхательная система** муравьев, как и у подавляющего большинства других насекомых, трахейная. Трахеи открываются наружу дыхальцами, или стигмами (рис. 4). Дыхальца имеются между среднегрудью и эпипнотумом (заднегрудные), на эпипнотуме, на стебельке у основания чешуйки и на каждом из сегментов брюшка.

**Кровеносная система.** Гемолимфа («кровь») муравьев — бесцветная жидкость. Она циркулирует по телу насекомого благодаря работе спинного сосуда («сердца») — мускулистой трубки, проходящей вдоль всей спинной поверхности тела.

**Центральная нервная система.** Центральная нервная система насекомых состоит из ряда ганглиев, связанных между собой. У *Formica* имеются следующие ганглии: надглоточный (рис. 6), подглоточный, три грудных (соответствующие каждому сегменту груди) и несколько небольших брюшных.

Наиболее важной частью является надглоточный ганглий, или «мозг» муравьев, в котором образуются временные связи. Объем «мозга» относительно наибольший у рабочих, меньше у самок и самый маленький у самцов (рис. 9, 1—3). По данным Маршала (Marchal, по Шовену, 1953), объем мозга *Formica* составляет  $\frac{1}{230}$  объема тела. У *Dytiscus* это отношение равно  $\frac{1}{4200}$ , у *Ichneumon* —  $\frac{1}{400}$  и у медоносной пчелы —  $\frac{1}{174}$ .

Временные связи образуются у муравьев в грибовидных телах (рис. 9, 4), являющихся аналогом коры головного мозга позвоночных. Размеры грибовидных тел муравьев связаны со способностью различных видов к образованию условных рефлексов (Brun, 1959). У рабочих *Formica* (Marchal, по Шовену, 1953) грибовидные тела составляют  $\frac{1}{2}$  объема мозга, у самок они относительно меньше, а у самцов совсем маленькие. Для сравнения отметим, что у медоносной пчелы, несмотря на то, что мозг их относительно больше, грибовидные тела составляют всего  $\frac{1}{15}$  размеров мозга.

**Органы чувств.** Органы зрения *Formica* представлены большими фасеточными глазами (рис. 4, 1) и тремя простыми глазками, имеющимися у всех каст.

Функция глазков пока не очень ясна. Имеются данные (Номанн, 1924), что *Formica* с глазками, покрытыми непрозрачным лаком, ведут себя как слепые.

Сложный глаз состоит из большого количества отдельных омматидиев. Для разрешающей способности глаза большое значение имеет угол зрения отдельных омматидиев. Например, у пчелы этот угол около  $1^\circ$ , а у ухвертки —  $8^\circ$ , так что там, где ухвертка видит только одну точку, пчела различает 64 (Шовен, 1953). У *F. rufa* угол зрения отдельного омматидия рабочего  $3,5^\circ$ , но насекомое может различать сферу при телесном угле  $2,5^\circ$  (Номанн, 1924).

Еще старыми наблюдениями Леббока и Фореля (Леббок, 1898; Forel, 1886a) было установлено, что муравьи собирают своих личинок на границе видимого и инфракрасного света (800 мкм), но избегают темной для нас зоны ультрафиолетовых лучей (380—330 мкм). Они уносят личинок под сосуд с сероуглеродом, поглощающим ультрафиолетовые лучи, но прозрачным для нас, предпочитая его экрану, зачерненному окисью никеля, пропускающей ультрафиолетовые лучи, но непрозрачной для видимых. Наиболее активно стимулирует у муравьев перенос личинок зона от 600 до 575 мкм (желтый свет) (Эббот, по Шовену, 1953). В последние годы (Vowles, 1950) доказано, что муравьи, так же как и пчелы, способны воспринимать направление колебаний поляризованного света.

ТАБЛИЦА 1

Вещества, воспринимаемые *Formica sanguinea*, *Lasius niger*  
и *Apis mellifera* как сладкие\*  
(по А. Schmidt, 1938)

Вещества	<i>F. sanguinea</i>	<i>L. niger</i>	<i>A. mellifera</i>	Вещества	<i>F. sanguinea</i>	<i>L. niger</i>	<i>A. mellifera</i>
Высшие спирты .				Гексозы:			
эритрит . . . . .	0	0	0	глюкоза . . . . .	+	1 : 8	1 : 4
маннит . . . . .	+	0	0	фруктоза . . . . .	+	1 : 64	1 : 4
сорбит . . . . .	+	1 : 4	0	галактоза . . . . .	0	0	2 : 1
дульцит . . . . .	0	0	0	манноза . . . . .	+	0	0
$\alpha$ -метилглюко- зид . . . . .	+	1 : 8	1 : 2	Дисахариды:			
Пентозы:				сахароза . . . . .	+	1 : 200	1 : 8—1 : 16
1-арабиноза . . . . .	0	0	0	мальтоза . . . . .	+	1 : 100	1 : 8
Метилпентозы:				лактоза . . . . .	0	0	0
раминоза . . . . .	0	0	0	целлобиоза . . . . .	?	0	0
				Трисахариды:			
				милицитоза . . . . .	+	1 : 100	1 : 4—1 : 1
				раффиноза . . . . .	+	1 : 400	0

\* Цифры обозначают, до какой степени надо разбавлять молярный раствор, чтобы насекомые привлекались им так же, как дистиллированной водой.

Запах муравьи воспринимают жгутиком усиков. Муравьи великолепно различают тончайшие оттенки запаха, недоступные для нас. Однако мнение старых авторов (Леббок, 1898; Forel, 1921 и др.), что муравьи способны различать по запаху даже направление следа, было опровергнуто опытами Шовена (Шовен, 1960).

Органы вкуса муравьев расположены на жгутиках усиков, на нижней губе и, по-видимому, на максиллах. На жгутиках усиков, возможно, органами вкуса являются многочисленные здесь пластинки, пронизанные порами (Кунце, Минних, по Шовену, 1953). При помощи антеннальных органов муравьи способны отличать чистую воду от подслащенной или ощущать в ней примесь кислоты или хинина (А. Schmidt, 1938). Порог чувствительности муравьев к сахарозе выше, чем у человека, и гораздо выше, чем у пчелы. Так, по данным Фриша (приведены по Шовену, 1953), человек чувствует сахарозу при разбавлении молярного раствора в воде 1 : 80, пчела — 1 : 8 — 1 : 16, *Myrmica rubida* 1 : 100, *M. rubra* — 1 : 150, а *Lasius niger* — 1 : 200. В табл. 1 показано, какие вещества *F. sanguinea*, *Lasius niger* и медоносная пчела воспринимают как сладкие.

О восприятии звука муравьями Шовен (1953) пишет следующее: «Муравьи реагируют на звук только тогда, когда они оказываются в центре стоячих волн, а не у вершины, как млекопитающие. У насекомых, не имеющих тимпанных органов (муравьи), раздражением, вызывающим слуховые восприятия, по-видимому, является не изменение давления, а скорость движения молекул, максимальная в центре волн. Действительно, наблюдения показали, что некоторые волоски антенн начинают колебаться при помещении насекомого в центр волн, где амплитуда движения частиц уменьшена до 2 мк (Аутрум)». Вообще, по-видимому, звук для муравьев не играет существенной роли (Wilson, 1963b).

В разных местах на теле муравьев имеются небольшие участки, густо покрытые волосками, так называемые поля щетинок. Функциональное значение этих полей было недавно расшифровано Гюбером (R. Hubert,

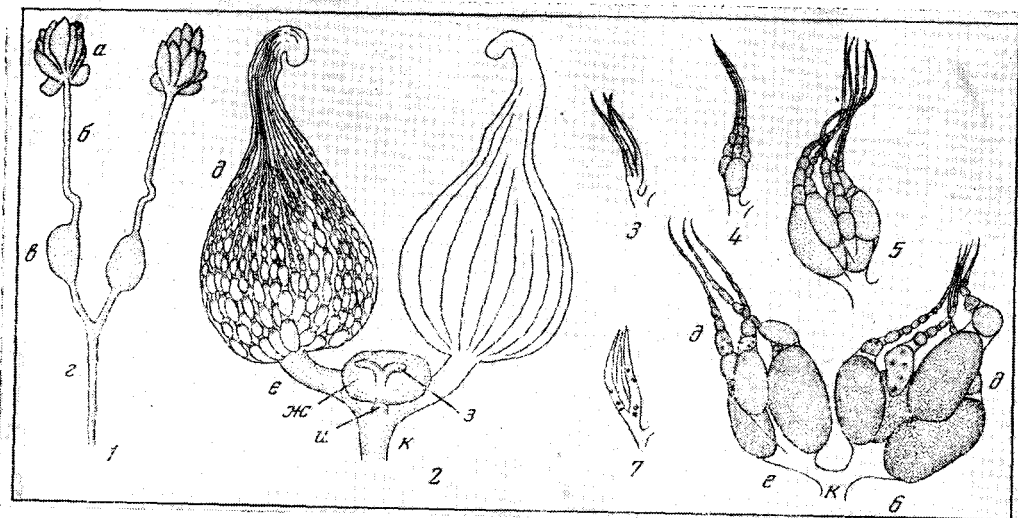


Рис. 10. Половая система *Formica*

1 — половая система самца (схема); 2 — половая система самки рыжего лесного муравья; 3—7— последовательные стадии развития яйцевых трубочек малого лесного муравья (? *F. polyctena*): 3 — начальная стадия; 6 — полностью развившиеся и функционирующие яйцевые трубочки; 7 — яйцевые трубочки старой особи с резорбированными яйцами  
а — семенники; б — парный семенной проток; в — семенной мешок; г — непарный семенной проток; д — яйцевые трубочки; е — парный яйцевод; ж — семеприемник; з — железа семеприемника; и — проток семеприемника; к — непарный яйцевод (2—7 — по Отто, 1958а, 1962)

1962). При помощи полей щетинок на усиках муравьи воспринимают движение воздуха. Другие поля являются рецепторами силы тяжести. При горизонтальном движении ориентацию осуществляют коксальные и брюшные поля, а при вертикальном — поля шеи, петиолюса, антенн и кокс. На *F. polyctena* показано путем последовательного исключения полей, что для правильной ориентации должна быть подвижной хотя бы одна из систем рецепторов.

Органами тактильного чувства (осозания) являются отстоящие волоски, расположенные на всем теле, и специальные органы усиков. При помощи этих же органов муравьи воспринимают сотрясения субстрата. Половая система и ядовитые железы. Половой аппарат самцов (рис. 10, 1) состоит из парных семенников, парных семенных протоков, которые затем сливаются в непарный семенной проток, открывающийся в эдеагус. На каждом из парных протоков перед их слиянием имеются семенные мешочки, служащие для хранения спермы. Семенники состоят из нескольких лопастей. У *F. sanguinea*, по данным Адлерца (по Wheeler, 1910), каждый семенник состоит из 21 лопасти.

Половой аппарат самок (рис. 10, 2) состоит из большого количества яйцевых трубочек, открывающихся в парные яйцеводы, которые, сливаясь, образуют непарный яйцевод. Семеприемник служит для хранения спермы, которая у муравьев сохраняется в течение всей жизни самок, так как оплодотворение у них однократное. Семеприемник снабжен специальной парной железой и открывается протоком в непарный яйцевод.

Развитие яиц до оплодотворения проходит в яйцевых трубочках. У самок *F. rufa* s. l. их 45, у *F. rufibarbis* s. l. — 18—20. У рабочих особей *Formica* также имеются яйцевые трубочки, но их значительно меньше. Так, у *F. sanguinea* их 3—6, у *F. pratensis* — 2—6, у *F. rufa* (s. l.) — 4—10 (Donisthorpe, 1915). Как показали последние исследования (Otto,

1958а и др.), у *F. polyctena* молодые рабочие имеют развитые функционирующие яичники (рис. 10, 3—6), а у старых особей яйца резорбируются (рис. 10, 7).

Из желез, принадлежащих половому аппарату (рис. 6), но изменивших свои функции, следует отметить ядовитую железу и железы Дюфура. У жалящих перепончатокрылых эти железы несут функцию ядовитых желез. Ядовитая железа имеет кислый экскрет, а дюфуровы — щелочной. У разных видов перепончатокрылых роль этих желез различна. У медоносной пчелы и шмелей, например, основное значение приобретают дюфуровы железы, а *Formica* являются крайним вариантом развития кислой ядовитой железы.

Ядовитая железа *Formica* состоит из большого мускульного резервуара, служащего для хранения яда, и дорзальной железистой части. Железы представляют собой трубочки, которые одним концом открываются в центре резервуара, а с другого конца образуют парные железистые отростки. Стенки трубочек состоят из полигональных клеток, каждая из которых имеет канал, начинающийся в цитоплазме и открывающийся в полость трубочки. В расправленном виде железы достигают 20 см (Wheeler, 1910).

Все представители подсемейства Formicinae не имеют жала и при защите используют челюсти и выбрызгивают экскрет ядовитой железы, причем в зависимости от преобладания того или иного способа защиты железа может быть развита по-разному (Stumper, 1952). *Formica* s. str. способны, сокращая мышцы резервуара, выбрасывать струю яда на расстояние около 20 см.

Состав яда *Formica* s. str. изучался многими авторами (Stumper, 1950, 1959а, б, 1960; Osman, Brander, 1961 и др.): 61—65% яда составляет муравьиная кислота (НСООН). Других кислот яд не содержит. 1,17—1,85% яда составляет сухое вещество, растворимое в ацетоне, в котором содержится 19,85%  $\text{NH}_3$  у зимующих или 4,83%  $\text{NH}_3$  у летних рабочих и 15—17% аминокислот. Фосфатов в яде муравьев нет (Osman, Brander, 1961). Около 75% сухого вещества яда составляет пахучее вещество, по видимому, терпиноид (Stumper, 1959а, б). Он образуется в железах Дюфура. Штумпер (Stumper, 1959а, б) высказывает предположение, что это вещество является следовым феромоном, однако это предположение бездоказательно (см. главу IX, раздел 6).

Количество муравьиной кислоты зависит от веса муравьев (Stumper, 1951). Через три недели истраченное содержимое резервуара восстанавливается (Sauerlander, 1961).

Процесс образования кислоты в организме неизвестен, и на этот счет высказывается несколько гипотез (обзор — O'Rourke, 1950b).

Яд муравьев обладает инсектицидным и антибиотическим действием. Инсектицидное действие оказывает только муравьиная кислота (Osman, Kloft, 1961). На лягушек она действует как нервный яд и влияет главным образом на работу сердца и дыхание (Цитович, Смирнов, 1915). Антибиотическое действие связано с другими компонентами яда (Sauerlander, 1961), возможно, с терпиноидным экскретом дюфуровых желез (Stumper, 1959b).

В Германии в 1942 г. были произведены исследования дезинсекционного действия муравьиной кислоты (Hase, 1942). Кусочки тканей со всеми стадиями развития вшей помещались в муравейники рыжих лесных муравьев. Муравьи полностью очищали ткань за 6—24 час. В парах кислоты вши гибли через несколько часов, однако яйца оставались живыми.

## КЛАССИФИКАЦИЯ МУРАВЬЕВ РОДА *FORMICA*

### 1. ОБЩИЙ ПОДХОД

Как уже отмечалось выше (глава I), в семействе Formicidae и особенно в роде *Formica* было описано огромное число варьететов, и до недавнего времени в систематике использовалась сложная квадринарная номенклатура. В результате этого для неспециалиста определение муравьев было непосильной задачей.

Основной задачей, которая была поставлена при ревизии системы рода *Formica*, было приведение ее в соответствие с правилами зоологической номенклатуры, изложенными в «Международном кодексе зоологической номенклатуры» (1966), что сделало бы возможным точное определение видов для любого квалифицированного энтомолога.

В этой главе мне хотелось бы изложить основные практические принципы, необходимые для понимания современной классификации рода *Formica*, не углубляясь в вопросы теории. Согласно современным правилам, существуют три основные таксономические категории низшего порядка: род (genus), вид (species) и географический подвид (subspecies). Кроме этого, существуют промежуточные категории надвидового порядка: подрод (subgenus) и группа видов или надвид.

Основной объективной единицей систематики является вид. Можно полностью согласиться с определением вида, данным Майром и др. (1956): «виды представляют собой группы фактически (или потенциально) скрещивающихся естественных популяций, которые репродуктивно изолированы от других таких групп». Однако в практической систематике, как правило, невозможно определить соответствие двух популяций этим требованиям, и большинство систематиков обычно пользуется правилом «разрыва (хиатуса) признаков»: два вида должны абсолютно отличаться по какому-либо признаку. Однако и это правило применимо далеко не всегда.

Как известно, в природе, наряду с так называемыми «хорошими видами», отличающимися от других целым комплексом признаков (например, *F. uralensis*, *F. picea*, *F. suecica* и т. д.), существуют виды-двойники (например, *F. rufa* и *F. polystena*) и аллопатрические виды (например, *F. cunicularia* и *F. rufibarbis*, *F. lemani* и *F. fusca* и т. д.), различить которые очень трудно. Особенно усложняет различие этих видов географическая изменчивость.

Как было показано Вильсоном (Wilson, 1955a) на примере *Lasius*, в ряде случаев у близких видов при отсутствии конкуренции, т. е. в тех географических районах, где встречается только один из них, наблюдается конвергенция по ряду признаков, которая создает видимость меж-



видовой гибридизации. Однако в местах, где оба эти вида встречаются вместе, они хорошо различаются. Аналогичную картину я обнаружил, анализируя род *Formica*. Поэтому, следуя за Вильсоном, можно предложить правило, применимое при анализе близких видов: «две формы являются самостоятельными видами, если они отличаются абсолютными признаками (имеется разрыв) в каждой точке, где они обитают вместе».

Поясним это на примере. Ярроу (Yarrow, 1954c) дал полный анализ отличий *F. cunicularia* и *F. rufibarbis* для Великобритании, который пригоден для большей части Западной Европы. В Европе эти два вида различаются следующими признаками: грудь *F. rufibarbis* почти красная, а у *F. cunicularia* — с большими темными пятнами, на груди и чешуйке у *rufibarbis* имеются отстоящие волоски, а у *cunicularia* — отсутствуют. По этим признакам эти виды также прекрасно различаются и на большей части Московской области. Однако, когда эти виды были изучены мною со всей территории СССР, то оказалось, что на юге Европейской части СССР, в Сибири и Средней Азии обитает форма с красной грудью и небольшим количеством отстоящих волосков на груди, т. е. по одному из основных признаков приближающаяся к *F. rufibarbis*, а по другому — промежуточная между *rufibarbis* и *cunicularia*. И только после того, как были отдельно проанализированы материалы из каждого географического района, оказалось возможным установить, что *F. rufibarbis* почти не изменяется с продвижением на юг, а *F. cunicularia* утрачивает темные пятна на груди и у нее появляются отстоящие волоски на груди и чешуйке. Эта форма, *F. cunicularia glauca*, отличается от *F. rufibarbis* тем, что отстоящие волоски у нее, в отличие от *F. rufibarbis*, никогда не заходят на заднюю половину среднеспинки (обычно только на переднеспинке), и на чешуйке отстоящие волоски располагаются в один ряд и направлены вверх, а у *F. rufibarbis* — в два ряда и направлены косо вперед и назад. Телосложение *glauca* более плотное, чем у других представителей группы *F. rufibarbis*, и сходно с *Formica* s. str. или *F. gagates*. На Кавказе ее заменяет еще один подвид — *F. cunicularia fuscoides* с такой же хетотаксией и телосложением, как и *glauca*, но с темной грудью.

Виды-двойники (Майр и др., 1956) обычно не имеют абсолютных морфологических различий, но резко отличаются экологически. Морфологически же их можно отличить только по комплексу признаков, имея серию из нескольких экземпляров. Ряд видов *Formica*, как это вообще часто характерно для муравьев, отличается только по половым особям, а по рабочим они практически неотличимы, но такие формы не могут трактоваться как виды-двойники. Среди палеарктических видов рода *Formica* видами-двойниками можно считать *F. rufa*, *F. polystena* и *F. aquilonia*, для различения которых нельзя дать ни одного абсолютного признака ни для одной из каст.

Что касается третьего номена — подвида, то он относится только к географическим подвидам. Трудно не согласиться с мнением Вильсона и Брауна (Wilson, 1955a), что как в случае географически изолированных популяций, так и в случае клинальной изменчивости широко распространенных видов с непрерывным ареалом, не имеет смысла выделять подвиды. Действительно, популяции, существующие длительное время изолированно, всегда в какой-то степени различаются, так что, строго следуя классическим принципам, пришлось бы каждую популяцию описывать как подвид. Что же касается широко распространенных видов с непрерывным ареалом и клинальной (постепенной) географической изменчивостью, то здесь разделение непрерывного ряда на подвиды зависит от желания автора, что и привело к отказу многих исследователей от этой категории (Кузнецов, 1915, Виноградов, 1937, по К. В. Арнольди, 1939; Wilson, 1955a и др.). Ряд авторов (Алпатов, 1927, цит. по К. В. Арнольди, 1939)

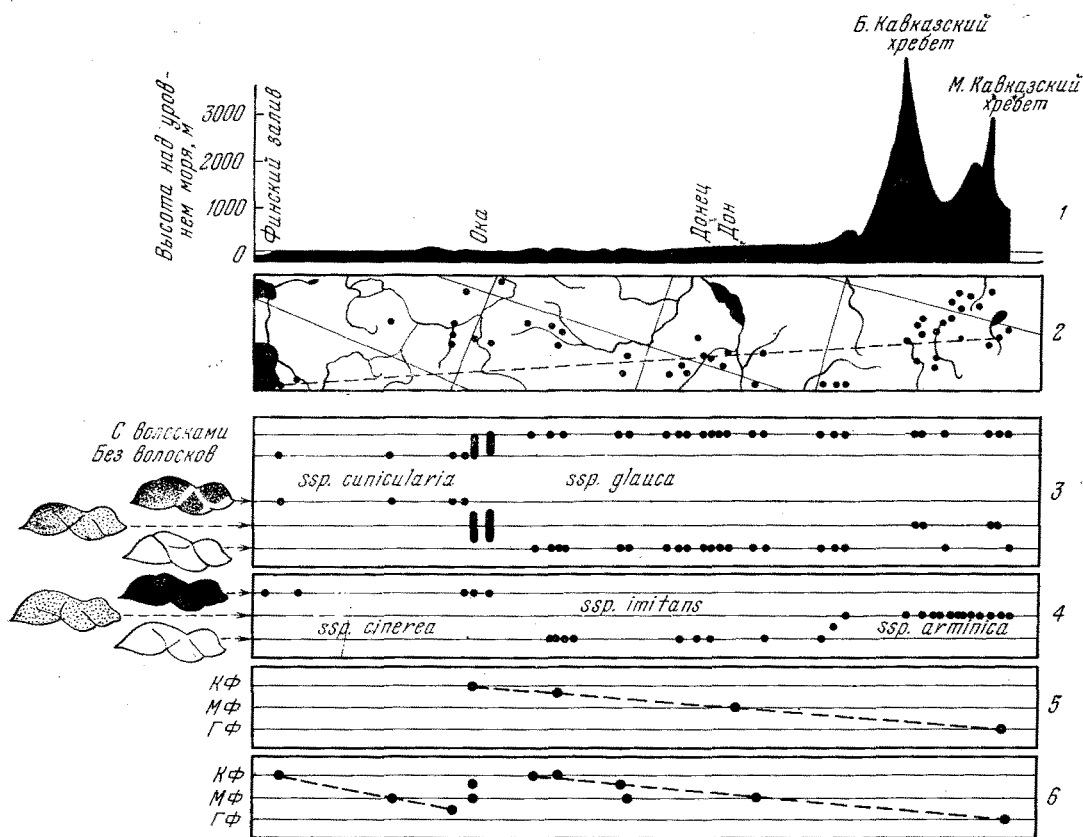


Рис. 11. Географическая изменчивость *F. cunicularia* и *F. cinerea*

1 — профиль рельефа на линии от Еревана до Ленинграда (пунктирная линия на рис. 2); по вертикали — высота над уровнем моря (в м); 2 — карта полосы шириной 3,5°, проходящей с северо-северо-запада на юго-юго-восток через Европейскую часть СССР и Кавказ, в которой изучалась географическая изменчивость. Точками обозначены места, из которых имеется материал. Эта карта является масштабом для горизонтальной оси всех остальных рисунков; 3 — географическая изменчивость хетотаксии и окраски *F. cunicularia*. Горизонтальные линии — классы окраски (рисунки) и хетотаксии; 4 — географическая изменчивость окраски *F. cinerea*; 5 — схема смены стадий у *Tetramorium caespitum* (L.); 6 — то же у *F. cunicularia*

КФ — ксерофитные станции (пески); МФ — мезофитные станции (поляны смешанных и лиственных лесов); ГФ — гигрофитные станции (сырые луга по берегам рек)

высказывали мнение, что подвидами нужно называть крайние типы непрерывного ряда, однако, как справедливо отмечает К. В. Арнольди (1939), «далеко не всегда именно крайние типы были установлены раньше промежуточных», так что применение этого принципа повело бы за собой нарушение правил приоритета.

Однако хорошо известен еще один тип клинальной изменчивости, при котором на большой территории вид более или менее однороден (подвид А), а на другой территории так же однороден (подвид В), но отличается от предыдущего, и лишь в узкой промежуточной зоне имеются промежуточные популяции (Huxley, 1940; Шварц, 1963). С. С. Шварц (1963) называет такую изменчивость географически непоследовательной изменчивостью отдельных признаков, а переходные зоны — зонами стабилизации признаков.

Автор в одной из своих работ (Dlussky, 1965) использовал менее удачный термин — «ступенчатая» изменчивость.

Вернемся к примеру с *F. cunicularia*. Если взять полосу<sup>1</sup> шириной около 3,5°, проходящую приблизительно с севера на юг через Европейскую часть СССР (рис. 11, 1, 2), и проследить изменчивость *F. cunicularia* в этой полосе, можно увидеть (рис. 11, 3), что в узкой зоне между Тулой и Серпуховом происходит смена подвида *F. cunicularia* s. str. подвидом *F. cunicularia glauca*. Аналогичным образом в горах *F. cunicularia glauca* замещается *F. cunicularia fuscoides*. Сходное явление наблюдается и у *F. cinerea* (рис. 3, 4) с той разницей, что промежуточных особей между *F. cinerea* s. str. и *F. cinerea imitans* не найдено (см. гл. VI).

Только в этом смысле я и применяю в данной работе категорию подвида.

На приспособительное значение подвидов указывают многочисленные параллелизмы в географической изменчивости разных видов (Шварц, 1963 и др.). Одним из примеров такого параллелизма может служить рассмотренная выше географическая изменчивость *F. cunicularia* и *F. cinerea*. Как видно из рис. 11, 3 и 11, 4, зоны стабилизации признаков у этих видов почти совпадают и направление изменений окраски сходно.

Причины появления подвидов несколько проясняются при попытке построить диаграмму смены стадий. Принцип смены стадий, выдвинутый известным советским энтомологом Г. Я. Бей-Биенко в 20-х годах, состоит в том, что широко распространенные виды, занимающие на севере ареала ксерофитные формации, на юге занимают гигрофитные, что вполне естественно, так как температурные режимы этих формаций сходны (Бей-Биенко, 1961).

Именно такую картину можно наблюдать, сравнивая экологию одного и того же вида с широким ареалом, но не имеющего четких подвидов из разных географических точек, например, *Tetramorium caespitum* (рис. 11, 5).

Но если построить такую же схему для *F. cunicularia* (рис. 11, 6, высокогорные точки не брались), можно видеть, что смена стадий наблюдается в пределах каждого из подвидов, однако в зоне стабилизации признаков происходит смещение. В окрестностях Ленинграда *F. cunicularia* обитает на песках (ксерофитные стадии), а в Московской области на полянах лиственных и смешанных лесов (мезофитные стадии). В Воронежской и Липецкой областях *F. cunicularia glauca* также встречается только на задернованных полянах сосняков на песках (ксерофитные стадии), а в окрестностях Еревана — на сырых лугах по берегам рек (гигрофитные стадии). Сходным образом обитающая в долинах рек Тянь-Шаня *F. subpilosa litoralis* в оазисах и тугаях на равнине Средней Азии сменяется более светлой *F. subpilosa* s. str. Таким образом, у ряда *Serviformica* переход от одного подвида к другому сопровождается резкой сменой стадии. К сожалению, данные такого рода пока еще крайне скудны, но они заставляют предположить, что образование подвидов, возможно, является средством вида стабилизировать свою стадию.

Остальные внутривидовые категории, такие как экологические расы (*F. polyclena* сосновых монокультур и смешанных лесов, *F. pratensis* и *F. nigricans*) или цветовые aberrации (меланисты у *F. rufa*, красноголовые *F. exsecta*), могут описываться, но правила приоритета на них не распространяются.

Что же касается надвидовых категорий, то они в общем довольно субъективны. Дело в том, что между всеми видами имеются разные степени близости, и границы надвидовых категорий будут зависеть от того, на каком уровне различий было произведено разделение. Например, можно, как это делают в последнее время некоторые западные энтомологи (Парашивеску, Гессвальд и др.), назвать подроды родами. В таком случае

<sup>1</sup> Узкая полоса взята потому, что граница смены подвидов происходит не строго в широтном направлении и к западу изгибается на юг.

старые роды становятся надродами. Суть дела от этого не меняется, но система усложняется.

Другое дело, когда новый подрод выделяется на том основании, что столь же хорошо отличающиеся группы в пределах того же рода уже выделены в подроды. Именно на этом основании Мюллер выделил подрод *Coptoformica*.

В настоящей работе я придерживаюсь наиболее принятой в европейских странах системы, окончательно сформулированной независимо друг от друга Мюллером и Ломницким (G. Müller, 1923; Lomnicki, 1925). Американские авторы не признают некоторых подродов на том основании, что в Неарктике имеются промежуточные формы (Wheeler, 1913; Creighton, 1950), однако часто это связано с незнанием европейской фауны, как, например, в случае с *Coptoformica*, которые не имеют ничего общего с североамериканской «группой *exsecta*» (Длусский, 1964а). Точно так же до недавнего времени (Creighton, 1950) американские мирмекологи считали *Proformica* подродом *Formica* на основании близости американских представителей к *Formica*. Однако, если сравнить представителей неарктических «*Proformica*» с *Formica* и настоящими *Proformica* по комплексу признаков, можно видеть, что они гораздо ближе к представителям рода *Formica* (а именно подроду *Serviformica*), нежели к настоящим *Proformica*. С последними они сходны только в строении члеников жгутика усика (Wilson, Brown, 1955). Настоящие *Proformica* (тип рода *P. nasuta* Nyl.) — это, по-видимому, чисто палеарктический род центральноазиатского происхождения.

Вильсон и Браун (Wilson, Brown, 1955) уничтожили и подроды *Raptiformica* и «*Proformica*» (группа *F. neogagates*) на том основании, что представители группы *F. obtusopilosa* по комплексу признаков близки к группе *neogagates*, но имеют вырезку на переднем крае наличника, как *Raptiformica*. Таким образом, современные американские авторы оставляют в настоящее время статус подрода только за *Neoformica*, именуя подроды «группами видов».

Группа видов (надвид) — «это монофилетическая группа очень близких и в значительной мере или полностью аллопатрических видов» (Майр и др., 1956). Мы используем эту категорию для удобства при описании, так как виды, входящие в одну группу, очень сходны. Специальных названий группы не имеют и называются по основному виду («группа *Formica rufa*», «группа *Formica exsecta*» т. д.).

В то же время американские авторы объединяют в группы явно далекие друг от друга виды, например, *F. fusca* и *F. subpolita* и т. д. Если исходить из определений подродовых категорий Майра и др. (1956), «группы видов» американских авторов следует считать подродами.

## 2. СРАВНИТЕЛЬНОЕ ЗНАЧЕНИЕ РАЗЛИЧНЫХ ПРИЗНАКОВ ДЛЯ СИСТЕМАТИКИ РОДА *FORMICA*

Виды могут отличаться друг от друга либо относительными, либо абсолютными признаками. К относительным относятся признаки типа: «в среднем крупнее», «опушение гуще» и т. д., т. е. признаки, по которым виды можно отличить, только имея сравнительный материал и серии экземпляров. К сожалению, в систематике часто приходится иметь дело с такими признаками.

Одна из основных задач систематики — найти абсолютные признаки и описать их так, чтобы можно было вести определение по одному экземпляру (например: «вид А имеет длину головы 1—2 мм, а вид В — 3—5 мм» или «на голове у вида А имеются хеты, а у вида В — нет»). Однако найти та-

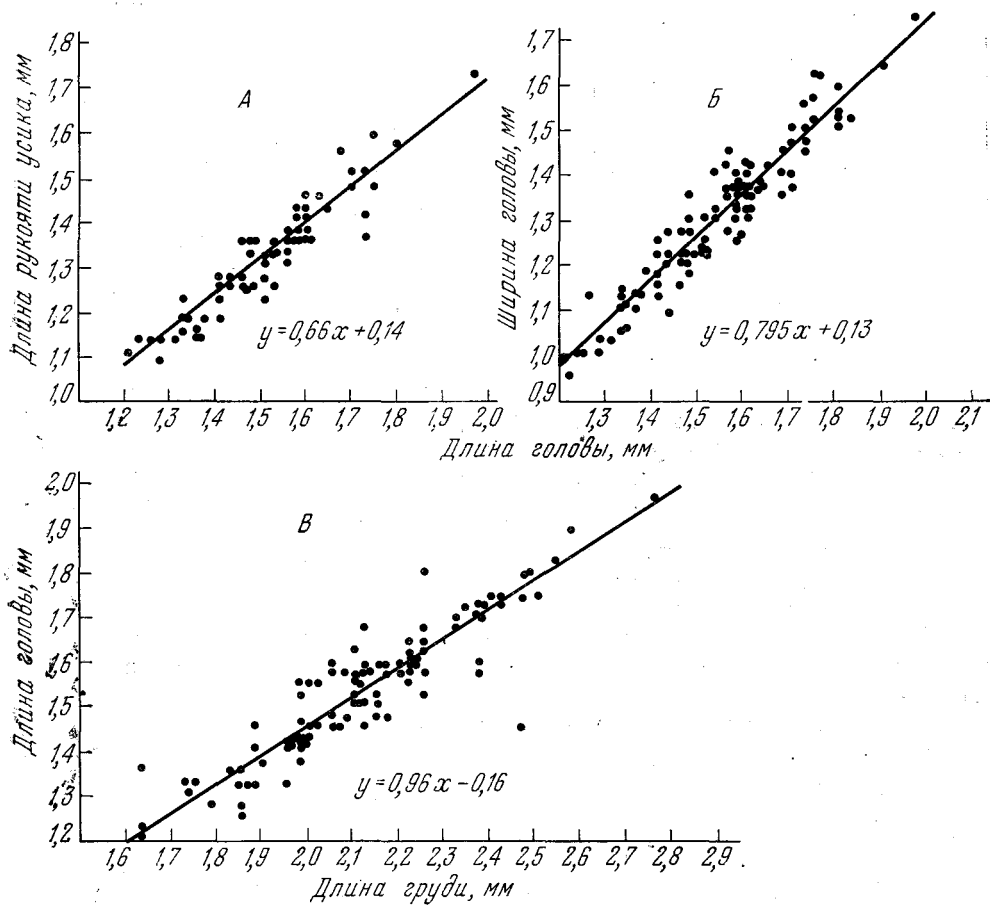


Рис. 12. Корреляция между длиной головы и длиной рукоятки усика (А), длиной и шириной головы (Б) и длиной груди и длиной головы (В) у *F. rufa* (Московская область)

кие четкие признаки для всех каст удается далеко не всегда. Часто бывают случаи, когда по самкам или самцам виды отличаются хорошо, а по рабочим различить их трудно, а иной раз и просто невозможно.

Абсолютные отличия следует искать среди тех признаков, которые в данном роде мало изменчивы в пределах вида, но изменчивы в пределах рода. Например, у *Tarionota* — это гениталии самцов, у *Myrmica* — рукоятки усиков самцов, у *Tetramorium* — форма груди и стебелька самок, у желтых *Lasius* — форма чешуйки и т. д. Рассмотрим, какова изменчивость разных признаков в пределах *Formica*.

Габитуальные признаки имеют значение у этого рода только для различения крупных подродов. В пределах каждого подрода наблюдается изменчивость размеров и пропорций, связанная с полиморфизмом рабочих, но все эти вариации у разных видов, как правило, перекрываются. Особенно варьируют такие признаки, как форма профиля груди и особенно эпинотума, что для *Serviformica* отмечалось Алпатовым (1924а). Исключение представляют только *F. picea* и *F. gagates*, которые в Европе хорошо отличаются по форме эпинотума, хотя в Азии, где *F. gagates* не встречается, *F. picea* часто имеет округлый эпинотум, как у *F. gagates* (v. *orientalis* Ruzs). Однако в работах прежних авторов (Emery, 1909; Finzi, 1928 и др.) часто разделение форм производилось по этому признаку, так что создалась видимость, будто бы имеются переходные формы между видами.

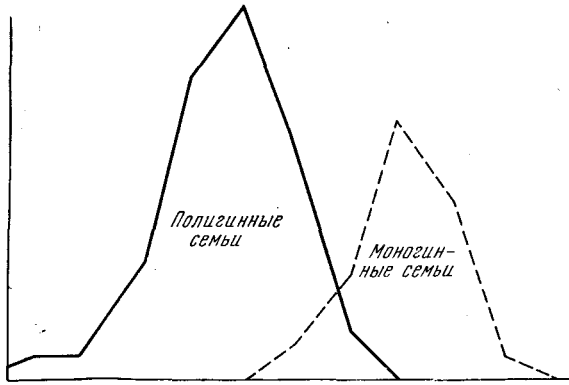


Рис. 13. Зависимость размеров рабочих *F. rufa* и *F. polyctena* от количества самок в гнезде (по Otto, 1962)

длина и ширина головы и длина рукоятки усика *Formica*, сравнительно мономорфных муравьев, тесно коррелируют друг с другом и соотношения почти не меняются в зависимости от размеров (зависимость почти прямолинейная), так что практически не имеет значения, какое из этих измерений брать в качестве показателя размеров. Мы обычно используем длину груди, так как она имеет наибольшее абсолютное значение, а поэтому ее легче всего измерить точно.

Как показали работы Отто (Otto, 1959с, 1960а, 1961б, 1962), средние размеры рабочих в гнездах рыжих лесных муравьев не являются видовым

В ряде случаев (Gösswald, 1941б, 1942с, 1944с, 1954б и др.; Кузнецов-Угамский, 1926) в качестве отличий разных форм брались размерные признаки. Прежде всего надо сказать, что общая длина тела это совершенно не подходящий для муравьев признак: измерить ее точно практически невозможно, так как брюшко у муравьев мягкое и постоянной длины не имеет. Поэтому в качестве показателя длины нужно брать измерение каких-либо твердых частей. Как видно из графиков на рис. 12, длина груди,

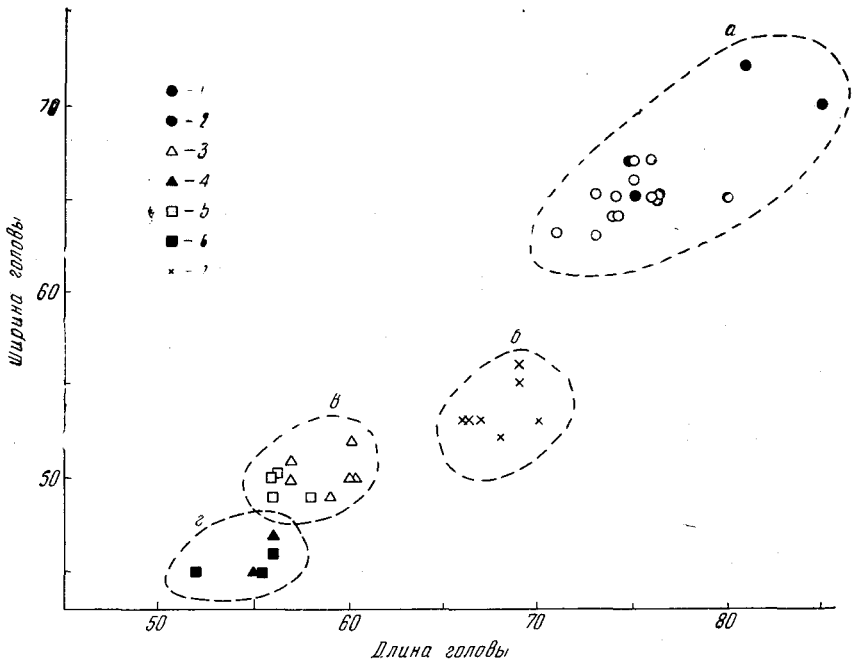


Рис. 14. Корреляции между длиной и шириной головы у самок *Coptiformica*

Группы: а — *F. exsecta*; б — *F. longiceps*; в — *F. pressilabris*; г — *F. forsslundi*.  
1 — *exsecta*; 2 — *mesasiatica*; 3 — *pressilabris*; 4 — *pisarskii*; 5 — *tamarae*;  
6 — *brunneonitida*; 7 — *longiceps*

Размеры в делениях окуляр-микрометра МВС-1 при  $\times 4$  (10 = 0,247 мм)

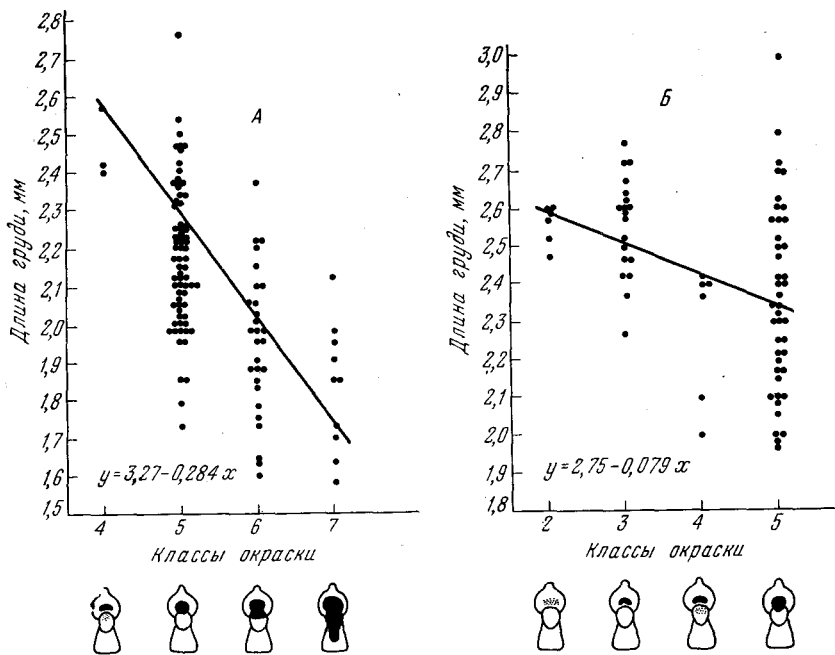


Рис. 15. Корреляция между размерами и окраской рабочих полигинной семьи *F. rufa* (А) и моногинной семьи *F. polyctena* (Б) (Дорохово, Московской области)

показателем, а зависят от биологического состояния семьи, в частности от количества самок (рис. 13). Этим он доказал неправильность выделения форм Гессвальдом (Gösswald, 1941b) на основании различий средних размеров рабочих.

Как уже отмечалось, длина и ширина головы и длина рукояти усика тесно коррелируют. Однако в ряде случаев пропорции этих частей могут служить хорошими признаками для различения разных групп видов. Пропорции могут быть выражены в виде индексов (соотношение длины и ширины головы и т. д.) или графически, нанесением точек на график (рис. 14) и в виде линии регрессии.

Прежними авторами в качестве отличительных признаков часто применялась окраска тела. Голова и грудь *Formica* могут быть либо совершенно черными, либо красными с темными пятнами. Лишь эти альтернативные различия могут быть использованы для различения видов. Соотношение же красного и черного цветов у красногрудых форм настолько сильно варьирует в пределах вида, что в лучшем случае они могут быть использованы в качестве подвидовых различий. Исключение представляет лишь *F. pratensis*, но и здесь имеет значение не размер темного пятна, а то, что это пятно имеет четкие границы.

У *Formica* s. str., как это видно из графиков на рис. 15, окраска тела коррелирует с размерами (крупные особи в среднем светлее). Аналогичную, хотя и менее четкую закономерность, мы наблюдали и у других красногрудых видов: *F. sanguinea*, *F. exsecta*, *F. cunicularia*, *F. rufibarbis*.

Гессвальд (Gösswald, 1941b, 1942c, 1944c, 1954b) для различения выделенных им форм рыжего лесного муравья использовал, кроме средних размеров, среднюю окраску рабочих. Как видно из приведенных данных, средняя окраска этих муравьев зависит от средних размеров и поэтому также не может быть применена в качестве отличительного признака.

В последние годы при различении видов рода *Formica* все чаще используются признаки хетотаксии, почти не применявшиеся прежними

авторами. Хотя количество щетинок у муравьев сильно варьирует, наличие или отсутствие их на тех или иных частях тела может служить хорошим отличительным признаком. К такому выводу пришли разные авторы как в Америке (Creighton, 1950), так и в Европе (Yarrow, 1954c, 1955; Otto, 1961b; Betrem, 1954, 1960; Lange, 1954, 1958a, c, 1959b), и в настоящее время характер хетотаксии является основным признаком, по которому различают близкие виды *Formica*.

Как показали исследования автора, хорошим отличительным признаком для ряда форм оказался характер прилежащего опушения. При этом нужно длину прилежащих волосков относить к расстоянию между ними.

Скульптура тела, за исключением тех случаев, когда имеются сильно блестящие виды (*F. picea*, *F. gagates*), не может быть использована как отличительный признак. Различия в скульптуре, обнаруженные Ярроу (Yarrow, 1955) у группы *F. rufa*, при более детальном исследовании не подтвердились (Lange, 1958c).

Мне не удалось найти различий в генитальном аппарате самцов *Formica*, которые можно было бы использовать для определения разных видов. Правда, Клаузен (Clausen, 1938), детально проанализировав гениталии ряда видов *Formica*, нашел ряд отличий, но этот автор работал с небольшим числом экземпляров, а на больших сериях эти различия не подтверждаются. Возможно это связано с тем, что *Formica* — быстро эволюционирующая группа, а самцы у муравьев являются наиболее консервативной кастой, и часто в тех случаях, когда рабочие и самки хорошо различаются, самцы еще остаются сходными (Wheeler, 1930).

В последние годы исследователи из группы Гессвальда (G. Schmidt, 1958; Gösswald, Schmidt, 1959a, b, 1960b) пытались применить для различения видов группы *F. rufa* хроматографический анализ вытяжки муравьев. Однако сами авторы указывают, что основными веществами, определяемыми таким методом, являются несвязанные аминокислоты. В то же время известно, что несвязанные аминокислоты не являются строго видоспецифичными и набор их в большой степени зависит от питания. Поэтому вполне естественно, что отличия между семьями одного вида, взятыми из разных условий (еловые, сосновые, смешанные леса), оказались большими, чем между разными видами.

Немного остановимся на значении разных каст для систематики *Formica*. Лучше всего в пределах этого рода различаются самки. Особенно хорошо это заметно в подроде *Coptoformica*, где часто различить рабочих вообще невозможно (Kutter, 1957; Длусский, 1964a). У *Serviformica*, как правило, рабочие и самки отличаются одинаково. Самцы всех видов трудно отличимы друг от друга и часто определить их возможно только до группы видов. Рабочих в большинстве случаев можно достоверно определить только по серии.

### 3. ТАКСОНОМИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА РОДА *FORMICA*

Род *Formica*, насчитывающий 102 современных вида, делится на 8 четких подродов (или «групп» американских авторов, см. главу II): *Serviformica* (31 вид), *Formica s. str.* (24 вида), *Raptiformica* (8 видов), *Coptoformica* (13 видов), *Neoformica* (4 вида), «группа *F. neogagates*» (7 видов), «группа *F. microgyna*» (12 видов) и «группа *F. exsectoides*» (3 вида).

Отсутствие многих неарктических видов в коллекциях Советского Союза не позволяет сделать полный таксономический анализ рода или отдельных подродов (кроме *Coptoformica*). Поэтому в большинстве случаев сравнение производится лишь на основании небольшого количества признаков.

Для более наглядного изображения таксономической структуры приводятся диаграммы, на которых прямоугольниками ограничены сходные



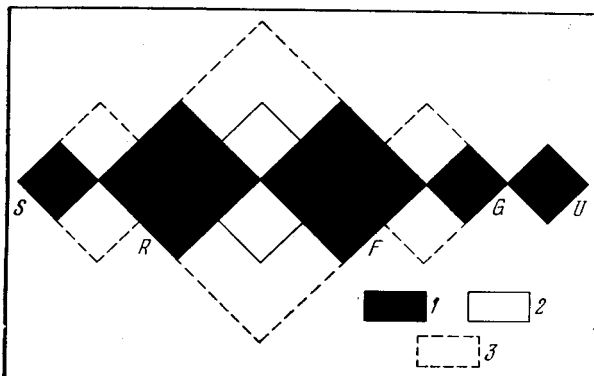


Рис. 16. Таксономическая структура палеарктических видов подрода *Serviformica*

1 — группы видов; 2 — сходство 1-го порядка; 3 — сходство 2-го порядка; F — группа *F. fusca*; G — *F. gagates*; R. — группа *F. rufibarbis*; S — *F. subrufa*; U — *F. uralensis*

группы. Можно выделить несколько степеней сходства, что и отражается на диаграмме. Например, на рис. 18 группы видов изображены в виде черных квадратов, подроды в виде заштрихованных квадратов. Сплошной линией ограничиваются наиболее сходные подроды, а пунктирной — менее сходные.

Для таксономического анализа рода Е. С. Смирновым (1960) был предложен метод, позволяющий количественно оценить степень сходства видов на основе анализа большого количества признаков и выразить это сходство для каждой пары видов одной цифрой. В основе метода лежит положение, что сходство в признаке имеет для таксономического анализа тем большую роль, чем оригинальнее признак (т. е. чем реже он встречается). Это существенным образом отличает метод Е. С. Смирнова от метода американских систематиков, разработанного Снитом, Сокалом и другими исследователями и использованного Вильсоном (Wilson, 1964) для анализа индо-австралийских *Dorylinae*.

Центральным подродом рода *Formica* следует признать *Serviformica*, поскольку он обладает наибольшим количеством банальных признаков. Действительно, нельзя найти ни одного признака, по которому бы этот подрод абсолютно отличался от остальных. В пределах этого подрода можно выделить несколько более или менее четких групп. Здесь прежде всего следует отметить стоящих особняком *F. gagates* с ее плотным телосложением при сохранении мономорфности рабочих, *F. uralensis*, у которой сохранилось примитивное строение мандибул самцов (с зубчиками), но развился полиморфизм рабочих, что вообще-то характерно для *Formica s. str.*, и обитающую в Юго-Западной Европе *F. subrufa* с коротким округлым эпинотумом. Из неарктических форм особое положение занимают *F. subpolita* с сильным диморфизмом рабочих и очень широкой головой крупных рабочих и *F. pilicornis*, у которой все тело, в том числе рукоять усика и глаза, покрыто отстоящими волосками. Остальные виды в Палеарктике распадаются на две довольно четкие группы: группа *F. fusca* и группа *F. rufibarbis*, однако разделить на такие же группы неарктические виды невозможно. Структура палеарктических видов подрода изображена на рис. 16.

Близко к *Serviformica* стоит подрод *Formica s. str.*, у которого диморфизм рабочих и наличие волосков на глазах являются признаками, присутствующими всем видам. Самки имеют меньшие (по сравнению с рабочими) размеры, чем у *Serviformica*. В Неарктике *Formica s. str.* очень разно-

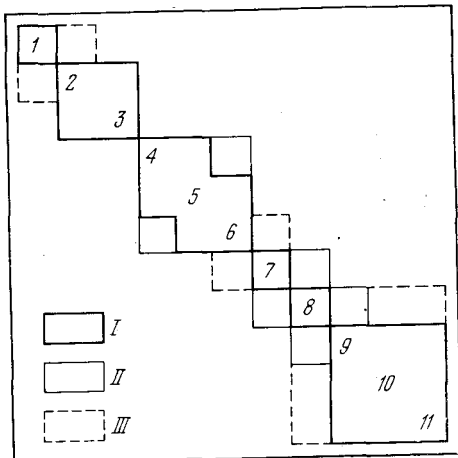


Рис. 17. Таксономическая структура подрода *Coptoformica*

I — сходство 1-го порядка (средний удельный вес совпадений больше 50% от степени оригинальности более оригинального вида); II — сходство 2-го порядка (25—50%); III — сходство 3-го порядка (менее 25%). Нумерация видов соответствует таковой табл. 2

стипесами копулятивного аппарата самцов (длиннее, чем вольселлы и сагитты). В пределах «группы» выделяются два «комплекса» (Wilson, Brown, 1955) (группы видов), из которых «комплекс *F. obtusopilosa*» характеризуется наличием вырезки на переднем крае наличника, как у *Raptiformica*, однако ведет непаразитический образ жизни. Виды «комплекса *F. neogagates*» в общем довольно сходны с некоторыми *Serviformica* из группы *F. fusca*.

Основным признаком подрода *Raptiformica* до недавнего времени считалась вырезка на переднем крае наличника. Однако Вильсон и Браун

образны, но в Палеарктике представляют довольно компактную группу, в пределах которой можно выделить лишь группу *F. rufa*, к которой близко примыкают *F. pratensis* и *F. truncorum*.

Близки к *Formica* s. str. неарктические «группа *F. exsectoides*» с неглубокой выемкой на голове (меньше чем у рабочих нашей *F. suecica*) и своеобразной хетотаксией самок (грудь их покрыта извилистыми золотистыми волосками, расположенными правильными рядами) и «группа *F. microgyna*», рабочие которых не отличаются от рабочих *Formica* s. str., но самки меньше рабочих. Эти две группы либо являются группами видов в пределах *Formica* s. str., либо самостоятельными подродами.

Своеобразная неарктическая «группа *F. neogagates*» (*Proformica* Ruzsky sensu Wheeler) характеризуется стройным, как у *Serviformica*, телосложением рабочих, укороченными члениками жгутика и удлиненными

ТАБЛИЦА 2

Таблица результатов таксономического анализа подрода *Coptoformica* \*

№ п/п	Виды	Средние удельные веса										
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
1	<i>longiceps</i> . .	+2,55	+0,40	-0,13	-0,20	-0,20	-0,02	-0,19	-0,70	-0,58	-0,51	-0,38
2	<i>exsecta</i> . . .		+1,56	+1,04	-0,38	-0,44	-0,40	-0,41	-0,50	-0,43	-0,31	-0,19
3	<i>mesasiatica</i> .			+1,16	-0,27	-0,32	-0,29	-0,30	-0,38	-0,27	-0,20	-0,07
4	<i>forsslundi</i> . .				+0,54	+0,49	+0,33	-0,12	-0,21	-0,09	-0,03	-0,10
5	<i>brunneonitida</i>					+0,88	+0,60	-0,13	-0,26	-0,15	-0,09	-0,16
6	<i>pisarskii</i> . . .						+0,75	+0,15	-0,41	-0,30	-0,24	-0,31
7	<i>suecica</i> . . . .							+0,84	+0,33	+0,12	-0,06	-0,13
8	<i>naefi</i> . . . . .								+1,22	+0,43	+0,26	+0,18
9	<i>tamarae</i> . . .									+0,54	+0,37	+0,29
10	<i>pressilabris</i> .										+0,43	+0,36
11	<i>foreli</i> . . . .											+0,49

\* Объяснение в тексте.

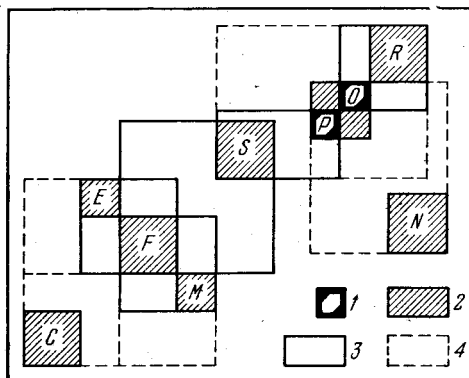
(Wilson, Brown, 1955) доказали, что включавшаяся прежде в этот подрод группа *F. obtusopilosa* (Wheeler, 1913; Creighton, 1950) на самом деле гораздо ближе к группе *F. neogagates*, чем к настоящим *Raptiformica*. Сейчас следует принять за основной признак подрода примитивное строение жвал самцов (имеется 5—6 зубчиков) и своеобразное строение груди самок (она очень узка). Последний признак, по-видимому, следует связывать с «рабовладельческим» образом жизни этих муравьев. Неарктические виды и *F. sanguinea* представляют компактную группу, особняком от которой стоит почти неизученная *F. sentschuensis*.

Неарктический подрод *Neoformica* резко отличается от всех остальных подродов очень стройным телосложением рабочих и сильно удлиненной рукоятью усика (более чем в 1,5 раза длиннее головы). По строению копулятивного аппарата самцов *Neoformica* сходны с «группой *F. neogagates*».

Так же особняком в роде *Formica* стоит подрод *Coptoformica*, характерными особенностями которого является своеобразное строение груди самок (резко изогнутый в профиль скутум), тенденция к укорочению нижнечелюстных щупиков, выемчатый затылочный край головы (у большинства видов выемка глубокая) и тенденция к резкому уменьшению размеров самок, достигшая крайней степени у групп *F. pressilabris* и *F. forsslundi*. Последними двумя признаками *Coptoformica* сходны с неарктическими «группами *F. exsectoides*» и «*F. microgyna*», но сходство это лишь частичное (и явно вторичное).

Рис. 18. Таксономическая структура рода *Formica*

1 — сходство 1-го порядка (группы видов и «комплексы» американских авторов); 2 — сходство 2-го порядка (подроды европейских авторов и «группы видов» американских авторов); 3 — сходство 3-го порядка; 4 — сходство 4-го порядка; C — *Coptoformica*; E — «группа *F. exsectoides*»; F — *Formica* s. str.; M — «группа *F. microgyna*»; S — *Serviformica*; N — *Neoformica*; O — «группа *F. obtusopilosa*»; P — «группа *F. neogagates*»; R — *Raptiformica*



Поскольку в нашей коллекции имеются все виды подрода *Coptoformica*, оказалось возможным провести его таксономический анализ (см. выше). В расчеты не включались два вида: *F. rufomaculata* и *F. fossilabris*, половые особи которых неизвестны. Были использованы все признаки, применяемые для различия рабочих, самок и самцов у видов этого подрода (21 альтернативный признак). Результаты анализа показаны в табл. 2 и схеме на рис. 17. Из этих данных можно видеть, что подрод распадается на 5 групп: 1) *F. longiceps*, 2) *F. exsecta* и *F. mesasiatica*, 3) *F. forsslundi*, *F. brunneonitida* и *F. pisarskii*, 4) *F. suecica*, 5) *F. tamarae*, *F. pressilabris* и *F. foreli*. *F. naefi* занимает промежуточное положение между группами *F. suecica* и *F. pressilabris*, но стоит ближе к последней. Менее близкое сходство наблюдается у *F. longiceps* и *F. exsecta*, *F. suecica* и *F. pisarskii*, *F. suecica*, *F. naefi* и *F. tamarae*.

Общая структура рода, изложенная выше, изображена на схеме на рис. 18.



- 3(4) Первый членик брюшка отделен от остальных перетяжкой. Жало хорошо развито (рис. 19, 2) . . . . . **Ponerinae**
- 4(3) Брюшко без перетяжки. Жало отсутствует.
- 5(6) Анальное отверстие вытянуто в трубочку, окруженную венчиком волосков (рис. 19, 4). Шпоры средних и задних голеней самцов простые. Куколки обычно в коконах . . . . . **Formicinae**
- 6(5) Анальное отверстие без трубочки, окруженной венчиком волосков (рис. 19, 3). Шпоры средних и задних голеней самцов гребенчатые. Куколки всегда без коконов . . . . . **Dolichoderinae**

## 2. ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ОСНОВНЫХ РОДОВ ПОДСЕМЕЙСТВА FORMICINAE, ВСТРЕЧАЮЩИХСЯ В СССР

- 1(4) Усики рабочих и самок 11-члениковые, самцов — 12-члениковые.
- 2(3) Длина тела рабочих 1—2,5 мм. Эпинотум без зубчиков, округлый . . . . . **Plagiolepis**
- 3(2) Длина тела рабочих 3—5 мм. Эпинотум с тупыми зубчиками . . . . . **Acantholepis**
- 4(4) Усики рабочих и самок 12-члениковые, самцов — 13-члениковые.
- 5(6) Усики причлениаются на значительном расстоянии от наличника (рис. 19, 7). Дискоидальная ячейка на передних крыльях отсутствует. . . . . **Camponotus**
- 6(5) Усики причлениаются у заднего края наличника (рис. 3). Дискоидальная ячейка на передних крыльях имеется (рис. 4, 8).
- 7(8) Эпинотум рабочих в профиль угловатый, причем его основная поверхность в несколько раз меньше покатой (рис. 19, 4), либо тело целиком желтое и длина тела рабочих 3—3,5 мм. Глазки у рабочих отсутствуют. Рабочие средних размеров (3—5 мм) . . . . . **Lasius**
- 8(7) Эпинотум рабочих в профиль округлый или угловатый, но его основная поверхность приблизительно равна покатой. Глазки у рабочих имеются. Рабочие средних и крупных размеров.
- 9(10) Рукоять усика тонкая и короткая, далеко не достигает резко выемчатого затылочного края головы. . . . . **Rossomyrmex**
- 10(9) Рукоять усика длинная, достигает затылочного края.
- 11(12) Жвалы узкие, тонкие, без зубчатого жевательного края (рис. 19, 5) . . . . . **Polyergus**
- 12(11) Жвалы широкие, с зубцами на жевательном крае (рис. 3, 8).
- 13(14) Нижнечелюстные щупики очень длинные, их 4-й членик почти вдвое длиннее 5-го (рис. 19, 12, 13). Стебелек у некоторых видов не с чешуйкой, а конический или узловидный в профиль. 2—5-й членики жгутика усика длиннее последующих (кроме конечного). Лобные валики параллельные или слабо расходящиеся. Лобная площадка с явственными границами. Окраска различная. . . . . **Cataglyphis**
- 14(13) 4-й членик челюстных щупиков лишь немного длиннее 5-го (рис. 19, 9, 11). Стебелек у всех видов с чешуйкой. Лобные валики отчетливо расходящиеся (рис. 3). Тело черное, бурое или двуцветное, но не желтое. Соотношение члеников жгутика усика различное.

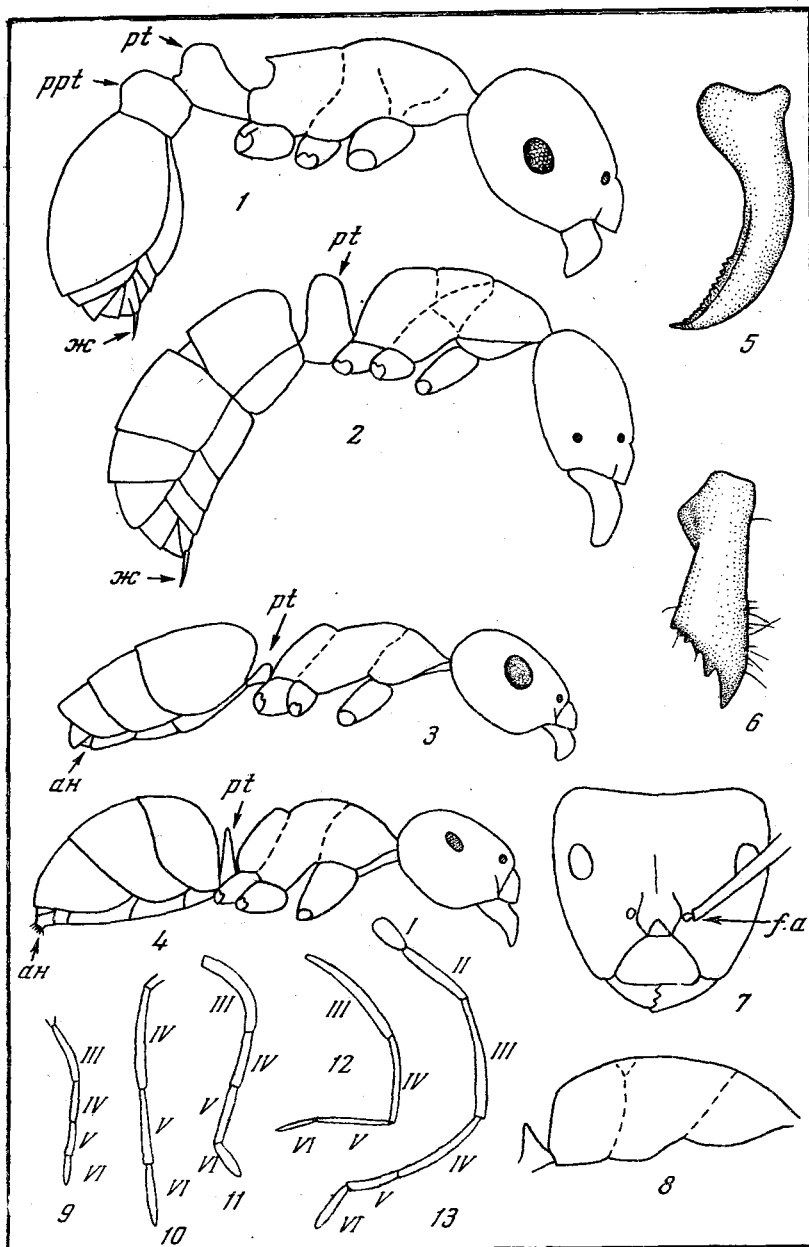


Рис. 19. Представители различных подсемейств и родов муравьев (рабочие)

1 — *Tetramorium* (Myrmicinae); 2 — *Ponera* (Ponerinae); 3 — *Tapinoma* (Dolichoderinae); 4—13—Formicinae: 4 — *Lasius umbratus*; 5 — жвала *Polyergus*; 6 — жвала *Proformica*; 7 — голова *Camponotus herculeanus*; 8 — грудь его же в профиль; 9—13 — нижнечелюстные щупики Formicini: 9 — *Proformica epinotalis*; 10 — *Formica proformicoides*; 11 — *Formica fusca*; 12 — *Cataglyphis pallida*; 13 — *Cataglyphis flavigastra*. а.н. — анальное отверстие; жс — жало; f. a — усиковая ямка; pt — петиолюс; ppt — постпетиолюс; римскими цифрами на рис. 9—13 обозначены членики щупиков.

Рис. 9—13 даны в одном масштабе

- 15(16) Конечный зубец жвал длинный, значительно длиннее остальных (рис. 19, 6). Лобная площадка с нечеткими границами наверху. 2—5-й членики жгутика усика равны последним или короче. Рабочие резко диморфные: наряду с мелкими рабочими имеются крупные «медовые бочки» с сильно раздутым брюшком . . . . . *Proformica*
- 16(15) Конечный зубец жвал короткий и толстый (рис. 3, 8). Лобная площадка с четкими границами. 2—5-й членики жгутика усика длиннее последующих (кроме конечного). Диморфизм рабочих выражен слабо . . . . . *Formica*

### 3. ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ПОДРОДОВ РОДА *FORMICA*

- 1(2) Затылочный край головы с отчетливой глубокой выемкой (рис. 20, 4, 5, рис. 21 и 22). Скutum самок спереди (смотреть в профиль) изогнут резко, округленным прямым углом (рис. 21, 5, 6). Рабочие двуцветные: брюшко бурое или черное, а голова и грудь частично или целиком красные. Делают гнездовые холмики из мелких растительных остатков с земляной внутренней частью . . . . . *Coptoformica* (стр. 41)
- 2(1) Затылочный край головы выпуклый, прямой или слабо выемчатый (рис. 3 и 23). Скutum самок спереди (смотреть в профиль) очень плавно и постепенно изогнут (рис. 4, 1).
- 3(4) Передний край наличника с вырезкой (рис. 3, 1, 4, 5). Глаза без волосков. Муравьи-«рабовладельцы», держащие в качестве рабов различные виды из подрода *Serviformica* . . . . . *Raptiformica* (стр. 39)
- 4(3) Передний край наличника без вырезки, округленный или угловатый (рис. 20, 23). Глаза с волосками или без них. . . . .
- 5(6) Лобная площадка рабочих и самок матовая, если блестящая, то все тело черное, гладкое и блестящее. Глаза без волосков у всех каст (рис. 20, 2, 3). Мезоплевры рабочих с отстоящими волосками или без них. Рабочие и самки одноцветные, бурые или черные, либо двуцветные с бурым брюшком и частично или целиком красными головой и грудью. Гнезда, как правило, целиком подземные . . . . . *Serviformica* (стр. 50)
- 6(5) Лобная площадка рабочих и самок блестящая, во всяком случае всегда структура ее отличается от структуры лба. Глаза самцов с отстоящими волосками (рис. 20, 1). Мезоплевры рабочих с отстоящими волосками. Телосложение рабочих плотное. Окраска рабочих и самок всегда двуцветная. Гнезда с наружными постройками из хвои, травы и веточек, с «внутренним конусом» из более крупных веточек . . . . . *Formica* s. str. (стр. 46)

### 4. ТАБЛИЦЫ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ ПОДРОДА *RAPTIFORMICA*

#### Рабочие

- 1(1) Отстоящие волоски на теле редкие и имеются на лбу (1—2 пары), в районе глазков, на наличнике, на переднеспинке (1—3 пары), на брюшке и редко на среднеспинке (1 пара). Брюшко бурое, большая

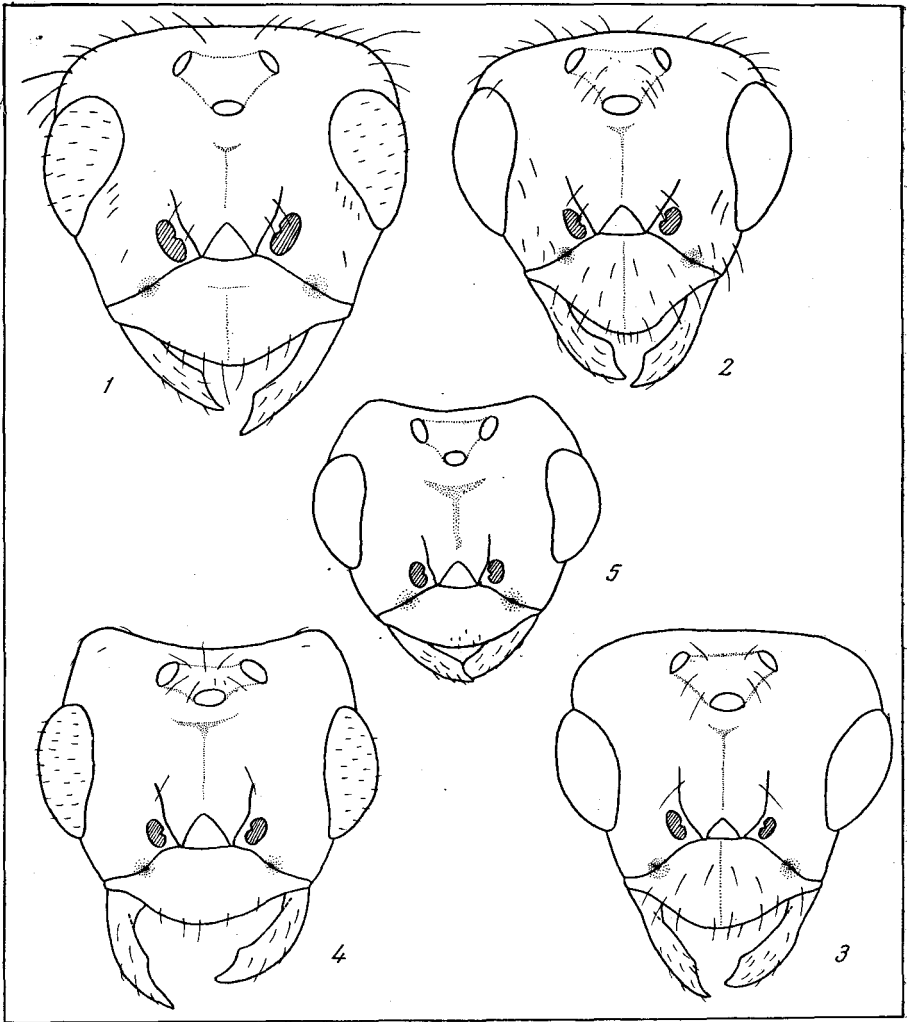


Рис. 20. Головы самцов *Formica* сверху

1 — *F. (Formica) rufa*; 2 — *F. (Serviformica) cinerea*; 3 — *F. (S.) gagatoides*; 4 — *F. (Coptoformica) mesasiatica*; 5 — *F. (C.) tamarae*

часть головы и груди красные, лоб и затылок, а иногда и пятно на верху груди красновато-бурые; у некоторых особей голова и грудь целиком красные . . . . . 21. *F. (R.) sanguinea* Latr.

С а м к и

1(1) Отстоящие волоски на теле редкие. Грудь, если смотреть сверху, уже головы. Все тело тонко скульптурированное, с очень слабым шелковистым блеском; брюшко матовое. Верх головы и брюшко бурые, грудь и передняя часть головы красные или буровато-красные; иногда попадаются особи с бурой головой . . . . . 21. *F. (R.) sanguinea* Latr.

С а м ц ы

1(1) Жвалы с 3 (до 5) отчетливыми зубцами. Глаза без волосков. На голове отстоящие волоски имеются около глазков и на лбу (1—2 пары); на



груди отстоящие и полуотстоящие волоски имеются на заднем крае переднеспинки, на скутуме, скутеллюме и боках эпинотума; чешуйка, как правило, лишь с многочисленными микроскопическими отстоящими волосками, но иногда есть и отдельные более длинные волоски; на брюшке отстоящие волоски имеются на всех стернитах и в небольшом количестве на 5 и 6-м тергитах. Тело черное, ноги желтоватые  
 . . . . . 21. *F. (R.) sanguinea* Latr.

## 5. ТАБЛИЦЫ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ ПОДРОДА *СОРТОФОРМИСА*

### С а м к и <sup>1</sup>

- 1(6) Глаза с волосками (см. под увеличением 30—40 раз) (рис. 21, 1—3).  
 2(3) Все тело темно-коричневое. Длина головы более чем в 1,2 раза больше ширины. Ширина головы под глазами менее 1,4 мм; длина груди 2,3—2,5 мм. Наличник в профиль плоский или с поперечным вдавлением. Нижнечелюстные щупики почти достигают середины расстояния от рта до затылочного отверстия. Ширина груди (см. сверху) приблизительно равна ширине головы. Настоящих отстоящих волосков немного, но прилежащее опушение сильно развито и отстоит от тела под углом 30—45°, так что все тело покрыто обильными полуотстоящими волосками (рис. 21, 5). Щеки, бока переднегруди и эпистерны блестящие, остальное тело матовое . . . . . 30. *F. (C.) longiceps* Dluss.  
 3(2) Тело двуцветное: задняя часть головы, брюшко и частично грудь бурые, остальное тело буровато или желтовато-красное. Длина головы менее чем в 1,2 раза больше ширины. Ширина головы под глазами более 1,5 мм, длина груди 2,3—3,2 мм. Наличник в профиль выпуклый. Нижнечелюстные щупики длинные, заходят за середину расстояния от рта до затылочного отверстия. Грудь узкая: ширина ее в 1,2—1,3 раза меньше ширины головы.  
 4(5) Бока, затылочный край и нижняя сторона головы с полуотстоящими волосками (рис. 21, 1) . . . . . 22. *F. (C.) exsecta* Nyl.  
 5(4) Полуотстоящих волосков на голове нет: опушение короткое и плотно прилежит к телу (рис. 21, 2) . . . . . 23. *F. (C.) mesasiatica* Dluss.  
 6(1) Глаза без волосков (рис. 21, 4). Мелкие, длина груди менее 2,4 мм. Наличник, как правило, с поперечным вдавлением (смотреть в профиль). Грудь узкая: ширина ее в 1,2—1,3 раза меньше ширины головы.  
 7(14) Тело одноцветное, коричневатое-черное.  
 8(9) Чешуйка с угловатыми боковыми лопастями (рис. 21, 11). Голова и грудь гладкие и блестящие, брюшко матовое. Отстоящие волоски имеются только на переднем крае наличника и на последних тергитах и стернитах брюшка, начиная с 3-го. На брюшке обильные прилежащие волоски: длина волосков в несколько раз больше расстояния между ними . . . . . 31. *F. (C.) suecica* Adl.  
 9(8) Чешуйка постепенно расширяется кверху (рис. 21, 12). Все тело гладкое и блестящее.  
 10(11) Прилежащее опушение верха брюшка обильное: длина прилежащих волосков приблизительно равна расстоянию между ними или

<sup>1</sup> Самки *F. rufomaculata* неизвестны.

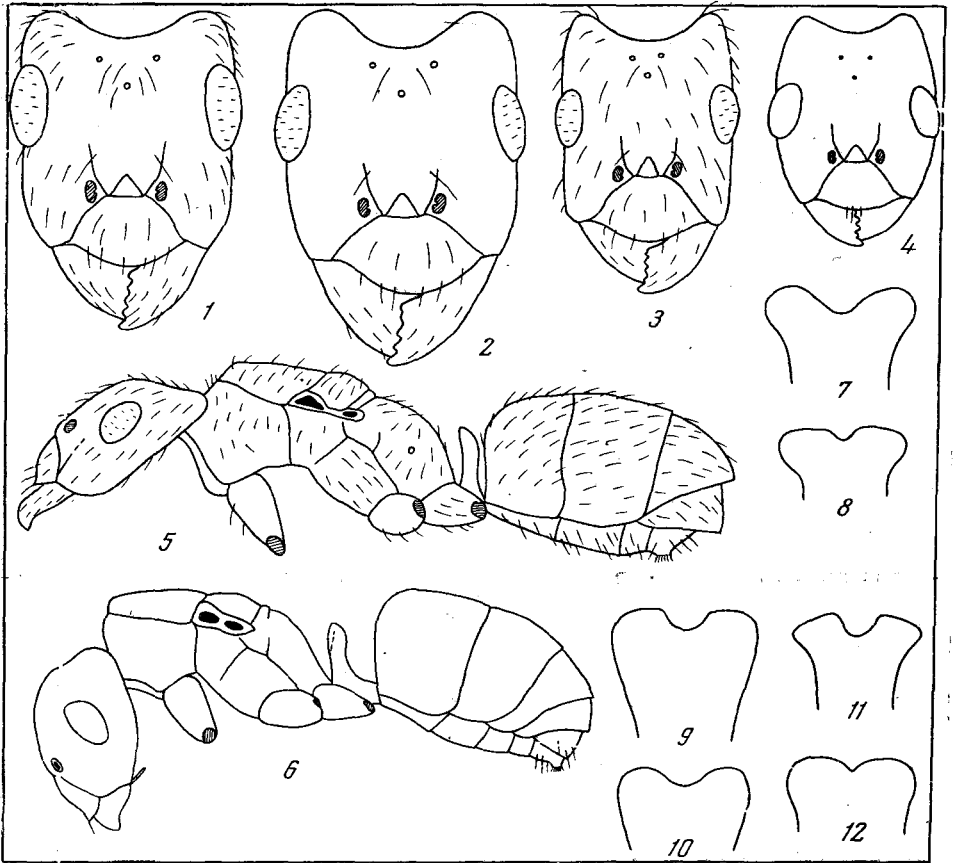


Рис. 21. Самки *Coptoformica*: голова сверху (1 — 4), профиль тела (5, 6) и чешуйка сзади (7—12)

1 — *F. exsecta*; 2 — *F. mesasiatica*; 3, 5 — *F. longiceps*; 4, 7, 8 — *F. tamarae*; 6 — *F. foreli* (Кавказ); 9, 10 — *F. pressilabris*; 11 — *F. suecica*; 12 — *F. brunneonitida*

- больше. На верхней стороне 1-го тергита брюшка отстоящих волосков нет; на голове они имеются только на переднем крае наличника, на груди отсутствуют. Нижнечелюстные щупики 6-члениковые, почти достигают середины расстояния от рта до затылочного отверстия . . . . . 27. *F. (C.) forsslundi* Lohm.
- 11(10) Прилежащее опушение брюшка редкое: длина прилежащих волосков значительно меньше расстояния между ними. На всей поверхности тергитов брюшка имеются редкие отстоящие волоски.
- 12(13) Отстоящие волоски часто имеются на лбу (1 пара), около глазков, на наличнике, заднем крае переднеспинки, на скутуме и скутеллюме. Нижнечелюстные щупики почти достигают середины расстояния от рта до затылочного отверстия . . . . . 29. *F. (C.) pisarskii* Dluss.
- 13(12) На голове отстоящие волоски имеются только на переднем крае наличника, на груди их нет. Нижнечелюстные щупики короткие, далеко не достигают середины расстояния от рта до затылочного отверстия . . . . . 28. *F. (C.) brunneonitida* Dluss.
- 14(7) Тело двуцветное: лоб, затылок, скутум и скутеллюм, брюшко, а иногда также задняя часть переднеспинки, передняя часть эпинотума, мезоплевры и верх чешуйки бурые, остальное тело буровато- или желтовато-красное. Нижнечелюстные щупики короткие, 5—6-

- члениковые, далеко не достигают середины расстояния от рта до затылочного отверстия. Отстоящие волоски имеются только на переднем крае наличника и на последних сегментах брюшка, начиная с 4—5-го (рис. 21, 6). Брюшко с густым прилежащим опушением: длина волосков в несколько раз больше расстояния между ними.
- 15(16) Чешуйка с выдающимися округлыми боковыми лопастями (рис. 21, 7, 8). Бока груди и в меньшей степени голова блестящие . . . . . 26 *F. (C.) tamarae* Dluss.
- 16(15) Чешуйка постепенно расширяется кверху, без лопастей (рис. 18, 9, 10).
- 17(18) Все тело матовое . . . . . 25. *F. (C.) foreli* Em.
- 18(17) Голова и верх груди гладкие и блестящие . . . . . 24. *F. (C.) pressilabris* Nyl.

### Рабочие

- 1(2) Затылочные углы головы сильно округлены, выемка на затылочном крае неглубокая (рис. 22, 3). Глаза без волосков. Отстоящие волоски имеются на наличнике, на лбу и в районе глазков, на последних тергитах брюшка, начиная с 4-го, и всех стернитах . . . . . 31. *F. (C.) suecica* Adl.
- 2(1) Затылочные углы более приостренные, выемка на затылочном крае глубокая (рис. 22, 1, 2).
- 3(6) Отстоящие волоски имеются только на последних тергитах (начиная с 4-го) и стернитах (начиная с 3-го) брюшка (рис. 22, 7). На голове и груди отстоящих волосков нет, имеется только несколько хет на переднем крае наличника, направленных вперед. Глаза без волосков. Наличник (в профиль), как правило, с поперечным вдавлением (как на рис. 21, 6). Нижнечелюстные щупики 5—6-члениковые, короткие, далеко не достигают середины расстояния от рта до затылочного отверстия (рис. 22, 12).
- 4(5) Голова и грудь целиком желто-красные, брюшко желто-коричневое. Передний край наличника с 1 сравнительно длинной хетой. Длина головы в 1,04—1,18 раза больше ширины; длина рукоятки усика в 0,94—1,09 раза больше ширины головы . . . . . 32. *F. (C.) rufomaculata* Ruzs.
- 5(4) Задняя часть головы и пятно на верху груди красновато-бурые, брюшко бурое; остальное тело буровато-красное. На переднем крае наличника, как правило, имеется 3 (от 1 до 5) хеты (рис. 22, 2). Длина головы в 1,10—1,23 раза больше ширины, длина рукоятки усика в 1,00—1,20 раз больше ширины головы . . . . . 24—26 группа *F. (C.) pressilabris*  
(*F. pressilabris* Nyl., *F. foreli* Em., *F. tamarae* Dluss.)
- 6(3) На брюшке отстоящие волоски имеются на всех стернитах и часто по заднему краю тергитов или на всей поверхности тергитов (рис. 22, 4—6). Как правило, волоски имеются также на наличнике и реже на лбу, около глазков, и на переднеспинке.
- 7(12) Глаза, по крайней мере у части особей гнезда (смотреть при увеличении более 40 раз), с волосками (рис. 22, 1).
- 8(9) Боковые (рис. 22, 1) и нижняя стороны головы обычно с полуотстоящими волосками. Прилежащее опушение брюшка редкое: длина волосков приблизительно равна расстоянию между ними (рис. 22, 9). Наличник в профиль выпуклый, без поперечного вдавления (рис. 22, 8). Нижнечелюстные щупики длинные, 6-члениковые, заходят за сере-

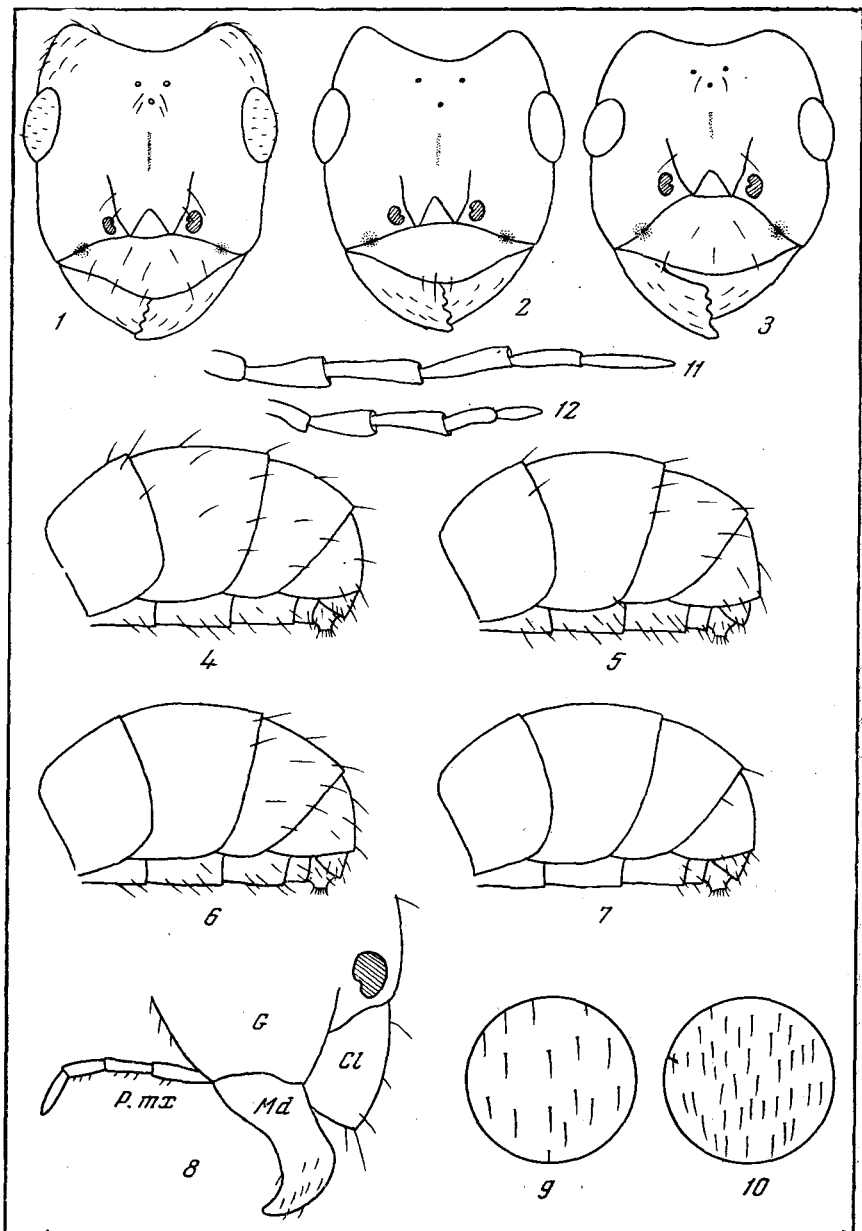


Рис. 22. Рабочие *Coptoformica*

1 — голова *F. exsecta* сверху; 2 — то же *F. pressilabris*; 3 — то же *F. suecica*; 4—7—  
схема хетотаксии брюшка: 4 — *F. exsecta* и *F. mesasiatica*; 4—5—*F. pisarskii*; 5—6 —  
*F. brunneonitida* и *F. forsslundi*; 6 — *F. longiceps*; 7 — *F. rufomaculata* и группа *F.*  
*pressilabris*; 8 — передняя часть головы *F. exsecta* в профиль (обозначения те же, что  
на рис. 3); 9 — прилежащее опушение середины 2-го тергита брюшка *F. exsecta* (диа-  
метр круга 0,25 мм); 10 — то же *F. mesasiatica*; 11 — нижнечелюстные щупики  
*F. exsecta*; 12 — то же *F. pressilabris*

- дину расстояния от рта до затылочного отверстия (рис. 22, 11) . . . . . 22. *F. (C.) exsecta* Nyl.
- 9(8) Боковые и нижняя стороны головы всегда только с прилежащими волосками.
- 10(11) Лоб, затылок и пятно на верху передне- и среднеспинки черные. Длина прилежащих волосков на брюшке несколько больше расстояния между ними. Наличник в профиль выпуклый, плоский или с поперечным вдавлением. Нижнечелюстные щупики доходят до середины расстояния от рта до затылочного отверстия . . . . . 30. *F. (C.) longiceps* Dluss.
- 11(10) Лоб и затылок красновато-бурные, пятно на верху груди буро-красное; у крупных особей голова и грудь бывают целиком красные. Длина прилежащих волосков на брюшке много больше расстояния между ними; сами волоски короче, чем у предыдущих видов (рис. 22, 10). Наличник в профиль выпуклый. Нижнечелюстные щупики заходят за середину расстояния от рта до затылочного отверстия . . . . . 23. *F. (C.) mesasiatica* Dluss.
- 12(7) Глаза у всех особей без волосков (группа *F. forsslundi*).
- 13(14) Европа. . . . . 27 *F. (C.) forsslundi* Lohm.
- 14(13) Сибирь, вне СССР встречается в Монголии
- 15(16) У части особей гнезда переднеспинка с отстоящими волосками . . . . . 29. *F. (C.) pisarskii* Dluss.
- 16(15) Переднеспинка всегда без отстоящих волосков . . . . . 28. *F. (C.) brunneonitida* Dluss.

С а м ц ы <sup>1</sup>

- 1(7) Глаза с волосками (рис. 20, 4). Наличник в профиль без поперечного вдавления. Длина груди 2,1—3,2 мм.
- 2(5) Вся грудь, в том числе мезоплевры и переднеспинка, с многочисленными отстоящими волосками. Прилежащее опушение брюшка сравнительно обильное: длина волосков в несколько раз больше расстояния между ними. Нижнечелюстные щупики длинные, доходят до затылочного отверстия. Длина груди 2,3—3,2 мм.
- 3(4) Щеки с полуотстоящими волосками . . . . . 22. *F. (C.) exsecta* Nyl.
- 4(3) Щеки без полуотстоящих волосков . . . . . 23. *F. (C.) mesasiatica* Dluss.
- 5(2) Редкие отстоящие и полуотстоящие волоски имеются только на верху груди; мезоплевры и, как правило, переднеспинка без отстоящих и полуотстоящих волосков. Прилежащее опушение брюшка редкое: длина волосков приблизительно равна расстоянию между ними. Нижнечелюстные щупики достигают переднего края глаза. Длина груди 2,1—2,4 мм . . . . . 30. *F. (C.) longiceps* Dluss.
- 7(1) Глаза без волосков (рис. 20, 5). Наличник (в профиль) обычно с поперечным вдавлением. Длина груди 1,9—2,4 мм.
- 8(9) Отстоящие и полуотстоящие волоски на груди и чешуйке отсутствуют. Прилежащее опушение брюшка обильное: длина волосков в несколько раз больше расстояния между ними. На брюшке отстоящие волоски начинаются только на 6-м тергите. На голове нет полуотстоящих волосков по бокам и, как правило, — отстоящих на лбу и в районе глазков.

<sup>1</sup> Самцы *F. rufomaculata* неизвестны, а самцы *F. succica* отсутствуют в коллекциях СССР и недостаточно полно описаны, так что не могли быть включены в таблицу.

- Нижнечелюстные щупики короткие, не достигают переднего края глаза  
 . . . . . 24—26. Группа *F. (C.) pressilabris*  
 (*F. pressilabris* Nyl., *F. foreli* Em., *F. tamarae* Dluss.)
- 9(8) Грудь, в том числе мезоплевры и чешуйка, в многочисленных от-  
 стоящих и полуотстоящих волосках. Прилежащее опушение брюшка  
 редкое: длина волосков приблизительно равна расстоянию между ними.  
 Отстоящие волоски имеются на всех тергитах брюшка, на наличнике,  
 на лбу и около глазков; боковые стороны головы с полуотстоящими  
 волосками. Нижнечелюстные щупики достигают переднего края глаза  
 . . . . . 27—29. Группа *F. forsslundi*  
 (*F. forsslundi* Lohm., *F. pisarskii* Dluss., *F. brunneonitida* Dluss.)

## 6. ТАБЛИЦЫ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ ПОДРОДА *FORMICA* S. STR.

### Рабочие

- 1(8) Затылочный край головы (смотреть при 10—20-кратном увеличении  
 в таком положении, как на рис. 23, 1—3) с отстоящими или наклон-  
 ными волосками (рис. 23, 1—2).
- 2(3) Отстоящие волоски по заднему краю головы редкие, наклонные,  
 значительно короче, чем волоски на спине; обычно их бывает всего 2—3  
 пары (рис. 23, 2). На мезоплеврах отстоящие волоски имеются, как  
 правило, только на переднем крае. У западных популяций хетотаксия  
 груди, как у *F. rufa*, а у северных и восточных — как у *F. polycтена*  
 . . . . . 17. *F. (F.) aquilonia* Yarr.
- 3(2) Отстоящие волоски на затылочном крае головы (рис. 23, 1) и на груди  
 (рис. 23, 8), в том числе и на мезоплеврах, многочисленные и хорошо  
 заметные.
- 4(5) Голова и грудь крупных рабочих обычно целиком красные. Отстоя-  
 щие волоски чрезвычайно обильные, но короткие и все приблизительно  
 одинаковой длины, что хорошо заметно в профиль на нижней стороне  
 головы (рис. 23, 5). Часто отстоящие волоски имеются на рукояти  
 усика . . . . . 15. *F. (F.) truncorum* F.
- 5(4) У всех рабочих (кроме дальневосточных *F. lugubris*), по крайней мере  
 область глазков бурая, обычно бурыми или черными бывают лоб и темя.  
 Отстоящие волоски более редкие и длинные, их длина снизу головы  
 неодинакова (рис. 23, 4).
- 6(7) Черное пятно на верху груди всегда имеется, резко очерчено (рис. 23, 8).  
 Лоб и затылок всегда черные . . . . . 16. *F. (F.) pratensis* Retz.
- 7(6) Черное пятно на верху груди (если имеется) с размытыми очертания-  
 ми. Большинство северных и восточных популяций окрашены очень  
 светло: черное пятно на верху груди у крупных рабочих чаще всего  
 отсутствует, либо имеется небольшое красно-бурое пятнышко на перед-  
 неспинке. Дальневосточные популяции наиболее светлые: грудь и  
 голова крупных рабочих совершенно красные. От *F. truncorum* отли-  
 чаются характером хетотаксии (рис. 23, 4) . . . . . 18. *F. (F.) lugubris* Zett.
- 8(1) Затылочный край головы без отстоящих или наклонных волосков  
 (рис. 23, 3) или они незаметны при 10—20-кратном увеличении. На ме-  
 зоплеврах отстоящие волоски имеются только вдоль переднего края.  
 (рис. 23, 6, 7). Лоб и затылок бурые или красновато-бурые, как и не-

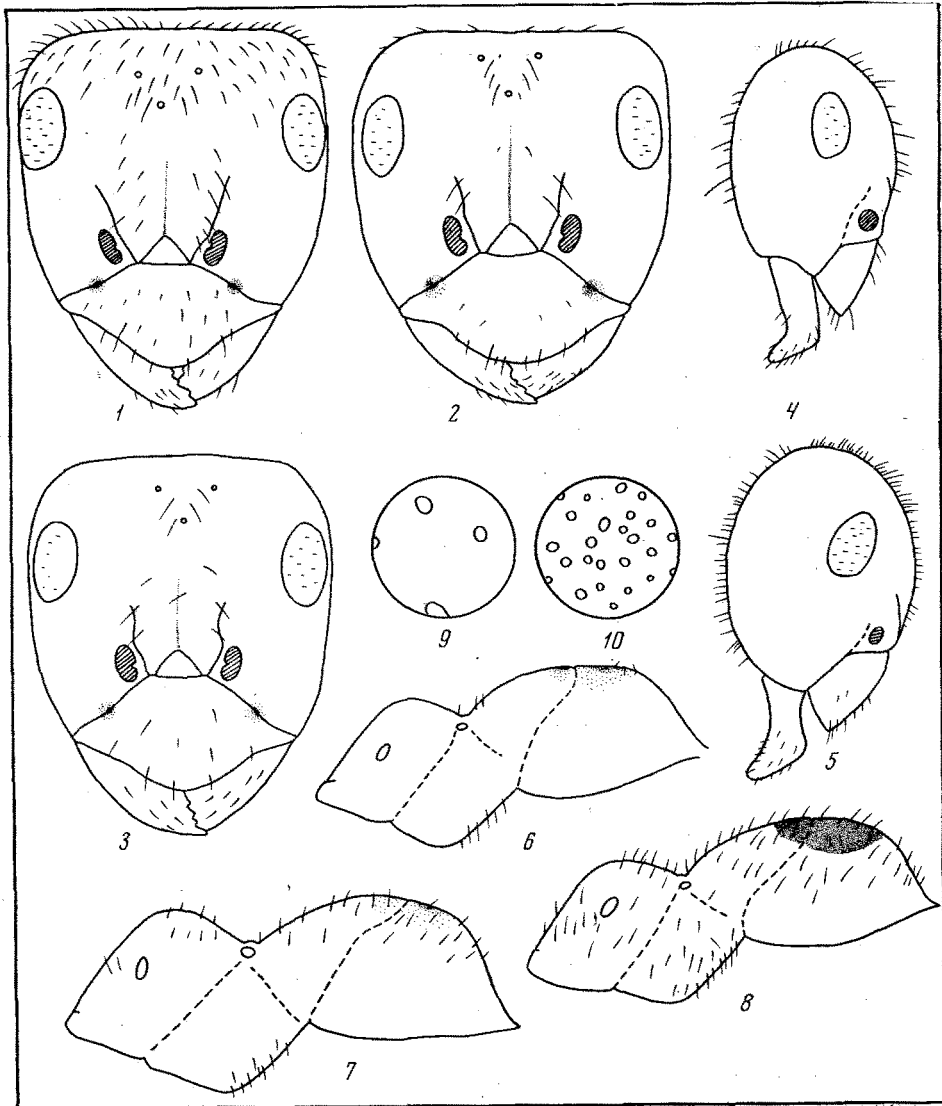


Рис. 23. Голова сверху (1—3) и в профиль (4, 5), профиль груди (6—8) рабочих, расположение и относительный размер пунктировки на середине верхней поверхности 1-го тергита брюшка самок (9, 10) *Formica* s. str.

1, 8 — *F. pratensis*; 2, 10 — *F. aquilonia*; 3, 7, 9 — *F. rufa*; 4 — *F. lugubris*; 5 — *F. truncorum*; 6 — *F. polyctena*; (9, 10 — по Yarrow, 1955)

резкое пятно на верху груди, которое чаще бывает небольшим и у крупных рабочих не заходит на среднеспинку или изредка вообще отсутствует (рис. 23, 6, 7).

9(10) На затылочном крае головы (смотреть, как на рис. 23, 2 или несколько козади), ближе к углам имеется 1—3 пары наклонных волосков . . . . . 17. *F. (F.) aquilonia* Yarg.

10(9) На затылочном крае головы имеются только тонкие прилежащие волоски.

11(12) На каждом из сегментов груди сверху имеется более 3 пар отстоящих волосков. Снизу головы, как правило, имеется несколько пар отстоящих волосков, такой же длины, как волоски на верху груди.

Волоски толстые и длинные, как волоски на наличнике и лбу, или больше (рис. 23, 7) . . . . . 20. *F. (F.) rufa* L.

12(11) У большинства рабочих либо на каждом из сегментов груди менее 3 пар отстоящих волосков, либо снизу головы нет отстоящих волосков, либо они маленькие и полуотстоящие. Отстоящие волоски обычно короткие и тонкие, короче и тоньше волосков на наличнике и на лбу (рис. 23, 6) . . . . . 19. *F. (F.) polyclena* Först.

#### Самки

1(2) Скutum всегда светлее, чем скутеллум: он либо красный, либо имеются темные полосы вдоль швов, либо целиком буровато-красный; у многих особей голова совершенно красная. Все тело, включая и тергиты брюшка, покрыто обильными отстоящими волосками. Иногда отстоящие волоски имеются на рукояти усика . . . . . 15. *F. (F.) truncorum* F.

4(3) Скutum всегда черный, как и скутеллум, верх головы темный. Хетотаксия различная, но на рукояти усиков отстоящих волосков не бывает.

5(6) Брюшко матовое, с обильным прилежащим опушением и густо скульптурированное. Волосистость самок сильно варьирует: чаще всего встречаются либо совершенно лишенные отстоящих волосков особи, либо особи, все тело которых покрыто многочисленными отстоящими волосками (форма *nigricans*). Реже встречаются особи с промежуточной хетотаксией . . . . . 16. *F. (F.) pratensis* Retz.

6(5) Брюшко блестящее, с редкими точками и короткими прилежащими волосками. Верх брюшка без отстоящих волосков (у *F. lugubris* они имеются у самого основания основной поверхности 1-го тергита).

7(10) Покатая поверхность брюшка без отстоящих волосков (рис. 24, 1). Отстоящие волоски отсутствуют также на голове и груди. На брюшке отстоящие волоски имеются только на стернитах и последнем тергите, на бока 1—4-го тергитов они не заходят. На чешуйке отстоящие волоски могут быть только снизу и очень редко 1 пара у дыхалец. Брюшко гладкое и зеркально блестящее, так как его скульптура состоит из редких точек, диаметр которых во много раз меньше расстояния между ними (рис. 23, 9).

8(9) Скutum, как правило, матовый, весь покрыт густой точечной скульптурой. Брюшко более или менее матовое . . . . . 19. *F. (F.) polyclena* Först.

9(8) Скutum, как правило, блестящий, по крайней мере его центральная часть зеркальная, с редкими отдельными точками. Брюшко обычно зеркально блестящее . . . . . 20. *F. (F.) rufa* L.

10(7) Покатая поверхность брюшка с отстоящими волосками (рис. 24, 2, 3), которые иногда могут быть очень короткими, но заметными в профиль при увеличении 40 раз. На голове груди и чешуйке часто имеются отстоящие волоски. Брюшко с несильным блеском, что связано с более густой скульптурой: диаметр точек лишь в 1—3 раза меньше расстояния между ними (рис. 23, 10).

11(12) Отстоящие волоски на покатой поверхности 1-го тергита брюшка длинные и заходят на верхнюю поверхность и волоски снизу брюшка на 1—4 тергитах заходят за линию, соединяющую дыхальца (рис. 24, 3), или длинные отстоящие волоски имеются на мезоневрах и снизу головы, а часто также и на верху груди и на верхней стороне головы, в том числе и на затылочном крае . . . . . 18. *F. (F.) lugubris* Zett.



12(11) Отстоящие волоски на покато́й поверхности 1-го тергита брюшка короткие (иногда заметны лишь при увеличении в 40 раз) и никогда не заходят на основную поверхность; на боках тергитов волоски никогда не заходят за линию, соединяющую дыхальца. На чешуйке может быть лишь 1—2 пары волосков возле дыхалец (рис. 24, 2). На голове и груди отстоящих волосков обычно не бывает, мезоплевры всегда без отстоящих волосков . . . . . 17. *F. (F.) aquilonia* Yarr.

С а м ц ы

1(2) Вдоль внутреннего края глаз (смотреть сзади, как на рис. 25, 2) и на щеках нет отстоящих волосков. Голени самое большое с одиночными отстоящими волосками. Лобная площадка матовая . . . . . 20. *F. (F.) rufa* L.,  
19. *F. (F.) polycetena* Först.

2(1) Вдоль внутреннего края глаз имеются отстоящие волоски (рис. 25, 1).

3(4) Щеки либо без отстоящих волосков, либо имеется 1—2 длинных волоска, часто расположенных очень близко от глаза. Голени самое большое с одиночными отстоящими волосками. Отстоящие волоски вдоль внутреннего края глаза близко прилежат к глазу. Лобная площадка матовая . . . . . 17. *F. (F.) aquilonia* Yarr.

4(3) Щеки с многочисленными отстоящими волосками, распределенными по всей поверхности; голени снаружи с обильными отстоящими волосками; если смотреть на голову сзади, то отстоящие волоски располагаются от переднего края глаза, до наличника (рис. 25, 1).

5(6) Лобная площадка матовая . . . . . 16. *F. (F.) pratensis* Retz.,  
18. *F. (F.) lugubris* Zett.

6(5) Лобная площадка блестящая . . . . . 15. *F. (F.) truncorum* F.

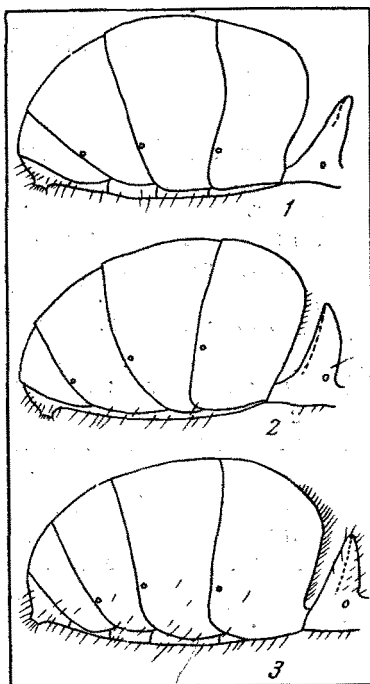


Рис. 24. Брюшко самок *Formica* s. str. в профиль

1 — *F. rufa*; 2 — *F. aquilonia*;  
3 — *F. lugubris*

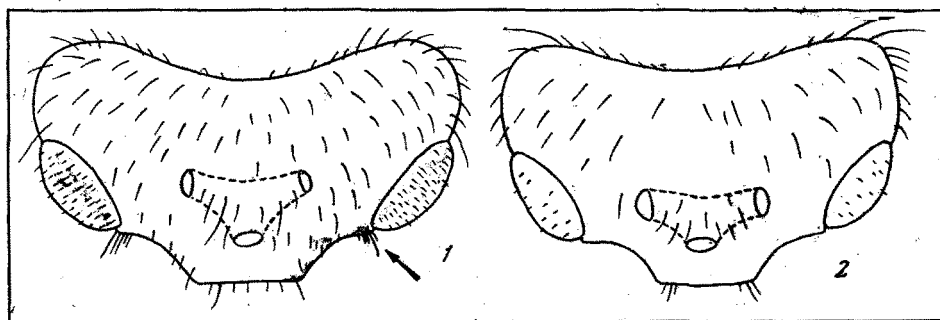


Рис. 25. Головы самцов *F. pratensis* (1) и *F. rufa* (2) сзади (стрелкой показаны отстоящие волоски вдоль внутреннего края глаза)

## 7. ТАБЛИЦЫ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ ПОДРОДА *SERVIFORMICA*

### Р а б о ч и е

- 1(2) Голова совершенно черная, грудь с темным пятном на передне- и среднеспинке, брюшко черное. Затылочный край головы и эпинотум без отстоящих волосков; на верху головы отстоящие волоски имеются на наличнике, лбу и в районе глазков, снизу головы (2—3 пары), на передне- и среднеспинке, на переднем крае мезоплевр, на чешуйке и на всем брюшке. Телосложение плотное, как у представителей подрода *Formica* s. str. Все тело матовое. Эпинотум округлый. Гнезда с куполами из растительных остатков . . . 14. *F. (S.) uralensis* Ruzs.
- 2(1) Окраска другая: либо все тело черное или бурое, либо, если грудь красная, по крайней мере щеки тоже красные. Мезоплевры без отстоящих волосков либо все тело покрыто обильными отстоящими волосками.
- 3(4) На нижней стороне головы (смотреть в профиль!) имеется более 3 пар отстоящих волосков. Все тело, в том числе затылочный край головы, в обильных отстоящих волосках, лишь у некоторых особей (особенно часто на Кавказе и в Крыму) волоски отсутствуют на эпинотуме. Окраска головы и груди варьирует от почти совершенно красной до черной. Телосложение стройное. Эпинотум различной формы, часто угловатый. Тело матовое; брюшко, вследствие чрезвычайно обильного прилежащего опушения, шелковисто блестящее (рис. 26, 5) . . . . . 7. *F. (S.) cinerea* Mayr
- 4(3) Затылочный край головы без отстоящих волосков либо, если они имеются, на нижней стороне головы их не более 3 пар (рис. 26, 3, 4).
- 5(20) Все тело одноцветное, черное, бурое или коричневое.
- 6(7) Прилежащее опушение брюшка очень редкое: длина волосков значительно меньше расстояния между ними (рис. 26, 15). Тело черное, реже бурое, гладкое и блестящее. Отстоящие волоски имеются на наличнике, лбу, около глазков, на внутреннем крае всех бедер, передне- и среднеспинке, на всей поверхности брюшка и иногда на нижней стороне головы (1—2 пары) (рис. 26, 9). Тело стройное. Эпинотум у западных популяций в профиль угловатый, хотя на востоке встречаются особи с округлым эпинотумом. 2-й членик жгутика менее чем в 2 раза длиннее своей ширины . . . . . 4. *F. (S.) picea* Nyl.
- 7(6) По крайней мере на верхней стороне 1-го тергита брюшка длина отстоящих волосков больше расстояния между ними (как на рис. 26, 12—13). Если тело блестящее, то на верху груди нет отстоящих волосков, либо они короткие (короче, чем на лбу) и прямые, а не изогнутые, как у предыдущего вида (как на рис. 26, 6, 7). Часто тело матовое, и на всем брюшке длина отстоящих волосков в несколько раз больше расстояния между ними.
- 8(11) На 2—3-м тергитах брюшка длина прилежащих волосков вдвое больше или равна расстоянию между ними (рис. 26, 14). Брюшко блестящее. Лобная площадка со слабым блеском. На нижней стороне головы могут, хотя и редко, присутствовать 1—2 пары отстоящих волосков. Тело стройное.
- 9(10) Средние бедра без отстоящих волосков, расположенных в ряд вдоль внутреннего края, редко имеется 1—2 волоска при основании. Прилежащее опушение 1-го тергита значительно гуще, чем 2 и 3-го: на 1-м тергите длина волосков значительно больше расстояния между ними, а на 2—3-м — по крайней мере они равны . . . . . 5. *F. (S.) gagatoides* Ruzs.

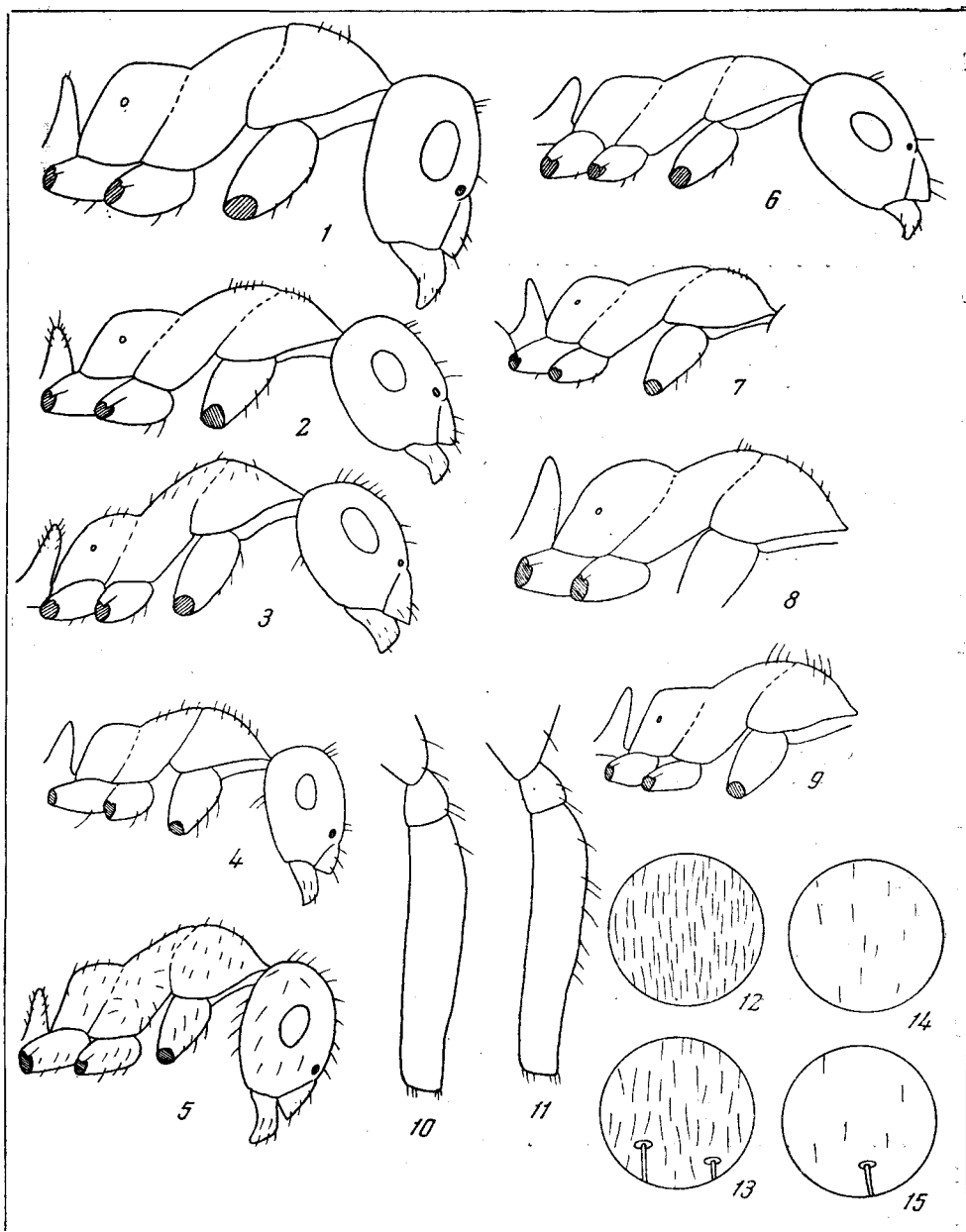


Рис. 26. Рабочие *Serviformica*

1—9 — голова, грудь и чешуйка в профиль: 1 — *F. cunicularia*; 2 — *F. rufibarbis*; 3 — *F. subpilosa* s. str., 4 — *F. cinereo fusca*; 5 — *F. cinerea armenica*; 6 — *F. fusca*; 7 — *F. lemani*; 8 — *F. gagates*; 9 — *F. picea*; 10, 11 — бедро средней ноги: 10 — *F. fusca*; 11 — *F. lemani*; 12—15 — прилегающее опушение середины 2-го тергита брюшка (диаметр круга 0,25 мм): 12 — *F. fusca*; 13 — *F. gagates*; 14 — *F. gagatoides*; 15 — *F. picea*

10(9) Средние бедра с рядом из нескольких волосков, расположенных вдоль внутреннего края. Густота прилегающего опушения на всех тергитах брюшка, как правило, приблизительно одинакова . . . . . 6. *F. (S.) kozlovi* Dluss.

11(8) На верхней стороне всех тергитов брюшка прилегающее опушение обильное: длина прилежащих волосков в несколько раз больше расстояния между ними (рис. 26, 12, 13).

- 12(13) Тело, в том числе лобная площадка и брюшко, блестящие (рис. 26, 13). Телосложение плотное, как у *Formica* s. str., эпинотум в профиль всегда округлый. 2-й членик жгутика более чем вдвое длиннее своей ширины. На нижней стороне головы никогда не бывает отстоящих волосков; на передне- и среднеспинке отстоящих волосков либо совсем нет, либо они короткие и прямые и их всего 2—3 пары; средние бедра вдоль внутреннего края без отстоящих волосков (рис. 26, 8).  
 . . . . . 13. *F. (S.) gages* Latr.
- 13(12) Тело матовое, самое большое бока головы и переднеспинка слабо блестящие. Прилежащее опушение брюшка гуще (рис. 26, 12). Лобная площадка матовая. Телосложение стройное. 2-й членик жгутика менее чем вдвое длиннее своей ширины.
- 14(15) На нижней стороне головы (смотреть в профиль!) имеется 1—3 пары отстоящих волосков. Чешуйка и все бедра вдоль внутреннего края с отстоящими волосками. Передне- и среднеспинка с многочисленными отстоящими волосками, которые, однако, обычно не заходят на эпинотум. Эпинотум угловатый (рис. 26, 4) . . . . .  
 . . . . . 3. *F. (S.) cinereofusca* Karaw.
- 15(14) На нижней стороне головы и на чешуйке нет отстоящих волосков (рис. 26, 6, 7).
- 16(17) Все тело, особенно брюшко, совершенно матовое, тонко, но чрезвычайно густо скульптурированное. Эпинотум в профиль округленный. На верху груди отстоящих волосков, как правило, нет, лишь изредка имеется несколько микроскопических волосков на переднеспинке. Средние и задние бедра без отстоящих волосков на внутреннем крае . . . . .  
 . . . . . 12. *F. (S.) japonica* Motsch.
- 17(16) Бока и нижняя сторона головы и бока переднеспинки блестящие. Эпинотум чаще угловатый.
- 18 (19) Средние бедра (рис. 26, 11) с рядом из 3—7 отстоящих волосков вдоль внутреннего края, передние — из 3—12. На передне- и среднеспинке 3—12 пар отстоящих волосков (рис. 26, 7). Скульптура лба грубее. Тело несколько более матовое . . . . .  
 . . . . . 2. *F. (S.) lemani* Bondr.
- 19(18) Средние бедра без отстоящих волосков, редко имеется 1—2 волоска при основании (рис. 26, 10). Передние бедра с 2—3 отстоящими волосками. На переднеспинке имеется самое большое 3 пары коротких отстоящих волосков, на среднеспинке они отсутствуют (рис. 26, 6).  
 . . . . . 1. *F. (S.) fusca* L.
- 20(5) Грудь и голова целиком или в значительной степени красные, брюшко бурое.
- 21(22) На груди и чешуйке нет отстоящих волосков. Голова и грудь целиком желтовато-красные. Все тело тонко скульптурированное и слабо блестящее. Средняя Азия . . . . .  
 . . . . . 11. *F. (S.) clara* For.
- 22(21) На груди и чешуйке имеются отстоящие волоски; если они отсутствуют, то лоб и темя бурые или красновато-бурые.
- 21(22) На нижней стороне головы (смотреть в профиль!) имеется 1—3 пары отстоящих волосков, если их нет, то голова целиком красная. На передне- и среднеспинке имеются многочисленные отстоящие волоски, иногда заходящие на эпинотум. На чешуйке отстоящие волоски расположены в 2 ряда и направлены косо вперед и назад. Иногда отстоящие волоски имеются на затылочном крае головы, но их немного и они расположены только в центре и не заходят на виски (рис. 26, 3)...  
 . . . . . 8. *F. (S.) subpilosa* Ruzs.
- 22(21) На нижней стороне головы нет отстоящих волосков (рис. 26, 1, 2). Верх головы всегда бурый или красновато-бурый.

- 25(26) Чешуйка с обильными отстоящими волосками, расположенными в 2 ряда и направленными косо вперед и назад (рис. 26, 2). На передне-и среднеспинке имеется по крайней мере 5 пар отстоящих волосков; иногда отстоящие волоски могут заходить на эпинотум. Задняя часть головы и пятно на верху груди бурые, остальная часть груди и голова буровато-красные; темных пятен на боках груди не бывает; пятно на верху груди иногда может отсутствовать . . . . . 9. *F. (S.) rufibarbis* F.
- 26(25) Чешуйка либо без отстоящих волосков, либо имеется несколько волосков, расположенных в один ряд и направленных вверх (рис. 26, 1). На верху груди имеется не более 3 пар отстоящих волосков, которые никогда не заходят на эпинотум. Окраска груди варьирует от совершенно красной до почти бурой, когда красными остаются только полоски вдоль швов . . . . . 10. *F. (S.) cunicularia* Latr.

С а м к и

- 1(2) Голова совершенно черная, скutum, скутеллюм, большая часть переднеспинки и передняя часть мезоплевр черные или бурые; остальная часть груди и чешуйка буровато-красные; брюшко бурое. Затылочный край головы без отстоящих волосков; грудь, чешуйка, покатая поверхность брюшка и нижняя сторона головы с отстоящими волосками. Брюшко матовое, с обильным прилежащим опушением . . . . . 14. *F. (S.) uralensis* Ruzs.
- 2(1) Окраска другая: либо все тело черное, либо голова частично красная. Если при красной груди вся голова бурая, то на ее нижней поверхности нет отстоящих волосков.
- 3(4) На нижней стороне головы (смотреть в профиль!) более 3 пар отстоящих волосков. Все тело, в том числе затылочный край головы (смотреть точно сверху, как на рис. 3, 1), переднеспинка (рис. 27, 1) и эпинотум покрыты многочисленными отстоящими волосками; на голове они заходят на виски, а иногда также на щеки. Все тело матовое, с обильным прилежащим опушением: длина волосков в несколько раз больше расстояния между ними. Окраска груди и головы варьирует от совершенно черной до красной, однако такого сочетания окраски, как у *F. uralensis*, не бывает . . . . . 7. *F. (S.) cinerea* Maugt
- 4(3) На нижней стороне головы не более 3 пар отстоящих волосков. Затылочный край головы без отстоящих волосков, либо они расположены только в средней части и не заходят на виски.
- 5(20) Все тело одноцветное, черное или бурое.
- 6(7) Все тело, включая и брюшко, матовое или с шелковистым отблеском, покрыто обильными мелкими и тонкими волосками, длина которых значительно превышает расстояние между ними. . . . . 12. *F. (S.) japonica* Motsch.
- 7(6) Голова и грудь матовые или слабо блестящие, брюшко блестящее, с редким прилежащим опушением, длина волосков больше расстояния между ними.
- 8(15) На нижней стороне головы (смотреть в профиль) имеются отстоящие волоски.
- 9(10) Вся поверхность переднеспинки, как правило, в отстоящих волосках (рис. 27, 2). Грудь матовая, лишь скutum и передняя часть мезоплевр гладкие и блестящие, с редкой точечной скульптурой: если смотреть на грудь сверху, разница в скульптуре скутума и скутеллюма хорошо заметна. Лобная площадка, как и вся голова, матовая. Затылочный край головы часто с несколько отстоящими волосками . . . . . 3. *F. (S.) cinereofusca* Karaw.

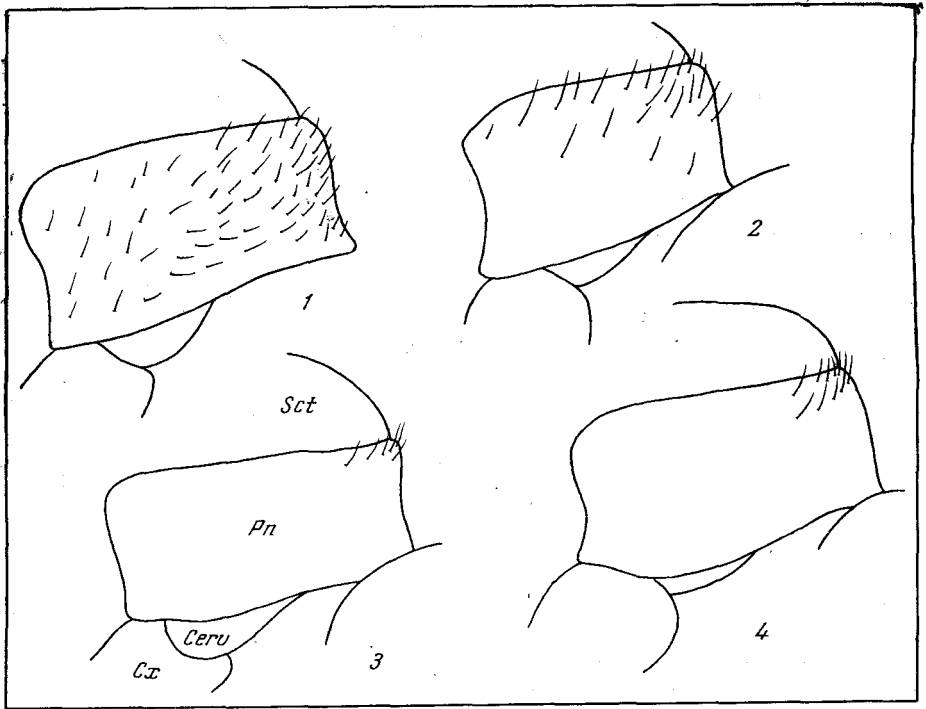


Рис 27. Переднеспинка самок *Serviformica* в профиль

1 — *F. cinerea imitans*; 2 — *F. cinereofusca*; 3 — *F. gagatoides*; 4 — *F. picea*. Обозначения те же, что на рис. 4

- 10(9) На переднеспинке отстоящие волоски располагаются в 1—2 ряда по заднему краю (рис. 27, 3, 4). Скутеллум, мезоплевры и бока переднеспинки гладкие и блестящие, остальная грудь более скульптурная, но если смотреть сверху, разницы в скульптуре скутума и скутеллюма почти не заметно. Лобная площадка блестящая или слабо блестящая, голова слабо блестящая. Затылочный край головы всегда без отстоящих волосков.
- 11(12) На заднем крае переднеспинки отстоящие волоски располагаются в 1 ряд (рис. 28, 3). Бедра средних ног без отстоящих волосков на внутреннем крае, редко имеется 1—2 волоска при основании. Отстоящие волоски груди короткие и прямые . . . . . 5. *F. (S.) gagatoides* Ruzs.
- 12(11) На заднем крае переднеспинки отстоящие волоски располагаются в 2—3 ряда (рис. 27, 4).
- 13(14) Бедра средних ног с рядом более чем из 3 волосков на внутреннем крае. Отстоящие волоски груди короткие и прямые . . . . . 6. *F. (S.) kozlovi* Dluss.
- 14(13) Бедра средних ног, как правило, с 2—3 отстоящими волосками, расположенными в основной части. Отстоящие волоски груди длинные изогнутые . . . . . 4. *F. (S.) picea* Nyl.
- 15(8) Отстоящих волосков на нижней стороне головы нет. На заднем крае переднеспинки обычно только 1 ряд отстоящих волосков.
- 16(17) Длина груди более 3,5 мм. Лобная площадка блестящая; скутелум, скутеллюм, мезоплевры, переднеспинка и брюшко гладкие и блестящие, с редкой точечной скульптурой, остальное тело с тонкой поверхностной скульптурой, слабо блестящее. Средние и задние бедра без отстоящих волосков . . . . . 13. *F. (S.) gagates* Latr.

- 17(16) Длина груди менее 3,5 мм. Лобная площадка матовая. На скутуме, мезоплеврах заметна тонкая поверхностная скульптура, скутеллюм обычно гладкий и блестящий.
- 18(19) Бедря средних ног с рядом из отстоящих волосков, расположенных на внутреннем крае (рис. 26, 11). . . . . 2. *F. (S.) lemani* Bondr.
- 19(18) Бедря средних ног без отстоящих волосков, иногда имеется 1—2 волоска при основании, которые расположены в основной четверти и никогда не заходят на середину бедра (рис. 25, 10) . . . . . 1. *F. (S.) fusca* L.
- 20(5) Передняя часть головы и большая часть груди красные или буровато-красные. Иногда голова совершенно красная. Брюшко бурое, матовое или шелковисто блестящее, с обильным прилежащим опушением: длина волосков больше расстояния между ними. Лобная площадка матовая.
- 21(22) На нижней стороне головы (смотреть в профиль!) имеется 1—3 пары отстоящих волосков. На груди отстоящие волоски располагаются по всей поверхности переднеспинки, на тергитах среднеспинки и на эпипотуме. Затылочный край головы иногда с несколькими отстоящими волосками, расположенными в центре и не заходящими на виски. На лбу имеется 3—4 пары отстоящих волосков. Чешуйка на верхнем крае с 2 рядами отстоящих волосков, направленных косо вперед и назад. Все тело шелковисто блестящее с густой поверхностной скульптурой. . . . . 8. *F. (S.) subpilosa* Ruzs.
- 22(21) На нижней стороне и затылочном крае головы отстоящих волосков нет. На переднеспинке отстоящие волоски располагаются в 1, редко в 2 ряда по заднему краю.
- 23(24) Скульптура тела сильно сглажена, так что все тело, особенно скутеллюм, в большей или меньшей степени блестящее. Иногда верх среднегруди и брюшко блестящие, хотя прилежащее опушение всегда остается довольно обильным и длина прилежащих волосков значительно превосходит расстояние между ними. У некоторых особей голова совершенно красная, иногда голова и грудь буровато-красные. На заднем крае переднеспинки имеется 1 ряд отстоящих волосков, не достигающий задних углов переднеспинки. Чешуйка без отстоящих волосков . . . . . 11. *F. (S.) clara* For.
- 24(23) Тело матовое или слегка шелковисто блестящее, с тонкой, но густой поверхностной скульптурой. Затылок, лоб, частично мезоплевры, швы скутума и большая часть скутеллюма бурые, остальные части головы и груди красные или буровато-красные.
- 25(26) На заднем крае переднеспинки имеется обычно 2 ряда отстоящих волосков, причем последний часто достигает ее задних углов. Чешуйка, как правило, с отстоящими волосками. На эпипотуме иногда имеются отстоящие волоски . . . . . 9. *F. (S.) rufibarbis* F.
- 26(25) На заднем крае переднеспинки только один ряд отстоящих волосков, не достигающий ее задних углов. Чешуйка без отстоящих волосков, редко имеется 1—2 волоска на верхних углах. На эпипотуме никогда не бывает отстоящих волосков . . . . . 10. *F. (S.) cunicularia* Latr.

С а м ц ы <sup>1</sup>

- 1(4) Голова и грудь бурые или желтовато-бурые, брюшко буровато-желтое, иногда все тело буровато-желтое.

<sup>1</sup> Самец *F. kozlovi* неизвестен. Самец *F. gagates* мне неизвестен, но, по Бондруа (Bondroit, 1918) и Форелю (Forel, 1915), характеризуется крупными (свыше 10 мм) размерами тела и коричневыми в основной половине передними крыльями. Тело черное, ноги целиком красно-желтые.

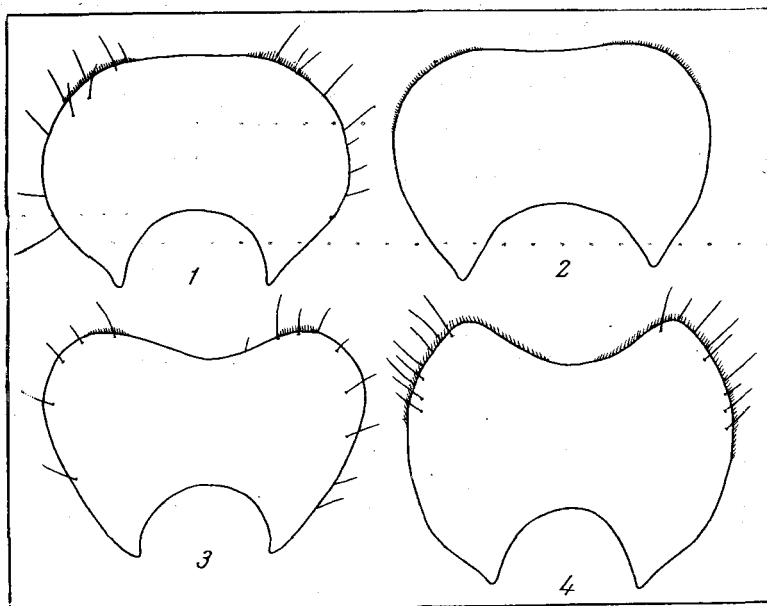


Рис. 28. Чешуйки самцов *Serviformica* сзади

1 — *F. picea*; 2 — *F. fusca*; 3 — *F. gagatooides*; 4 — *F. rufibarbis*

- 2(3) На нижней стороне головы (смотреть в профиль!) имеется 1—3 пары отстоящих или полуотстоящих волосков . . . . . 8. *F. (S.) subpilosa* Ruzs. s. str.
- 3(2) На нижней стороне головы имеются только прилежащие волоски . . . . . 11. *F. (S.) clara* For
- 4(1) Все тело (кроме конечностей) бурое или черное.
- 5(6) Затылочный край головы (смотреть сверху) с отстоящими или полуотстоящими волосками (рис. 20, 2). На нижней стороне головы (смотреть в профиль!) имеется несколько пар отстоящих или полуотстоящих волосков . . . . . 7. *F. (S.) cinerea* Maug
- 6(5) Затылочный край головы без отстоящих и полуотстоящих волосков (рис. 20, 3). На нижней стороне головы не более 3 пар отстоящих или полуотстоящих волосков.
- 7(16) На нижней стороне головы имеется 1—3 пары отстоящих или полуотстоящих волосков.
- 8(11) Наличник в профиль выпуклый или прямой, без поперечного вдавления. Крылья прозрачные. На эпинотуме имеются многочисленные серебристые микроскопические отстоящие волоски, но длинных отстоящих волосков, как правило, нет. Жвалы широкие и обычно зазубренные на жевательном крае. 1—4-й тергиты брюшка обычно без отстоящих волосков.
- 9(10) Голова и грудь густо скульптурованные и совершенно матовые. . . . . 3. *F. (S.) cinereofusca* Karaw.
- 10(9) Голова и грудь со сглаженной скульптурой, слабо блестящие . . . . . 8. а-с. *F. (S.) subpilosa litoralis*, K.-Ug., *pamirica* Dluss., *ruzskyi* Dluss.
- 11(8) Наличник с хорошо заметным в профиль поперечным вдавлением.
- 12(13) На эпинотуме либо только прилежащие волоски, либо имеется несколько длинных золотистых отстоящих волосков. Тело крупное,



- массивное, сильно скульптурированное и матовое. Жвалы широкие, чаще всего зазубренные. Крылья в основной половине затемнены. 1—4-й тергиты брюшка только с прилежащими волосками . . . . . 14. *F. (S.) uralensis* Ruzs.
- 13(12) На эпинотуме, кроме длинных толстых черных или золотистых отстоящих волосков, имеются обильные микроскопические серебристые отстоящие волоски. Тело более стройное. Жвалы узкие, либо совсем без зубцов на жевательном крае, либо имеется округлая лопасть и вершинный зубец, и лишь как исключение зазубренные. Тело со сглаженной скульптурой, блестящее. Все тергиты брюшка обычно с отстоящими или полуотстоящими волосками.
- 14(15) Чешуйка сердцевидная (рис. 28, 3). На голове только полуотстоящие волоски, иногда только прилежащее опушение (рис. 20, 3). Крылья, как правило, прозрачные . . . . . 5. *F. (S.) gagatoides* Ruzs.
- 15(14) Чешуйка иной формы: ее верхний край слабо выпуклый (рис. 28, 1), прямой или с небольшой выемкой. На голове имеются отстоящие и полуотстоящие волоски. Крылья в основной половине затемнены . . . . . 4. *F. (S.) picea* Nyl.
- 16(7) На нижней стороне головы нет ни отстоящих, ни полуотстоящих волосков.
- 17(24) На верхнем крае чешуйки, помимо обильных очень коротких микроскопических волосков, имеются редкие длинные волоски, хотя бы на верхних углах (рис. 28, 3, 4).
- 18(19) Чешуйка в профиль обычно заостренная на вершине, верхний край ее с глубокой выемкой и приостренными углами (рис. 28, 4). Крылья прозрачные. Наличник в профиль без поперечного вдавления. Жвалы узкие и не имеют зубцов на жевательном крае. Тело бурое, почти матовое . . . . . 9. *F. (S.) rufibarbis* F.
- 19(18) Чешуйка без выемки на верхнем крае, со слабой выемкой или сердцевидная, но никогда не бывает с приостренными углами; в профиль на вершине округленная. Жвалы широкие, обычно зазубренные на жевательном крае.
- 20(21) Чешуйка сердцевидная (рис. 28, 3). Наличник в профиль с поперечным вдавлением. Тело со сглаженной скульптурой, блестящее . . . . . 5. *F. (S.) gagatoides* Ruzs.
- 21(20) Чешуйка не сердцевидная, без выемки или с неглубокой выемкой на верхнем крае.
- 22(23) Тело черное, блестящее, со сглаженной скульптурой . . . . . 2. *F. (S.) lemani* Bondr.
- 23(22). Тело бурое, со слабым блеском. . . . . 10. *F. (S.) cunicularia* Latr.
- 24(17) Чешуйка лишь с очень коротким густым отстоящим опушением из микроскопических волосков на верхнем крае (рис. 28, 2); верхний край ее округлый или с небольшой выемкой. В профиль чешуйка округленная на вершине . . . . . 1. *F. (S.) fusca* L., 12. *F. (S.) japonica* Motsch.

## 8. ХАРАКТЕРИСТИКИ ВИДОВ<sup>1</sup>

### ПОДРОД *SEVIFORMICA* FOREL, 1913

Тип подрода: *Formica fusca* L.

В подроде 31 современный вид, из которых в СССР встречаются 14 видов, в Палеарктике в целом — 19, в Неарктике — 12 и в Индомалайской области — 1. *F. fusca* обитает в Неарктике, Палеарктике и ряде тропических стран, куда была завезена человеком. 3 вида известны в ископаемом состоянии (Балтийский янтарь).

### Группа *Formica fusca* L.

#### 1. *Formica fusca* Linnaeus, 1758. Бурый лесной муравей

*F. glebaria* Nylander, 1846 (non Forel, 1904); *F. fusca* r. *fusca*: Forel, 1874; *F. fusca*: Emery, 1909; (?) *F. fusca fusca* var. *pallipes* Kuznetzov-Ugamskij, 1926 (syn. nov.); *F. fusca* var. *rufipes*; Stitz, 1930, (syn. nov.).

**Типовое местонахождение:** Европа.

**Синонимика.** Подробно дана в работе Ярроу (Yarrow 1954с).

**Географическое распространение.** Неарктика, бореальная Палеарктика, Кавказ, горы Средней Азии, (рис. 29). Завезена в Северную Африку, на Канарские острова и на Суматру (Wheeler 1922, 1927).

**Географическая изменчивость.** С запада на восток наблюдается некоторое увеличение количества отстоящих волосков на груди, так что хетотаксии груди дальневосточные *F. fusca* похожи на некоторые экземпляры *F. lemni* из Европы. Однако это сходство никогда не бывает полным и по хетотаксии бедер, особенно у самок, эти два вида на востоке могут быть различены. По-видимому, указание Коллингвуда (Collingwood, 1962) на нахождение *F. lemni* на Курилах (Кунашир, Хирипон) следует относить к *F. fusca*, так как имеющиеся в нашей коллекции экземпляры *F. fusca* с Курил имеют отстоящие волоски на верху груди, но не имеют на средних бедрах, что сходно с описанием Коллингвуда.

На Камчатке обитает форма, определить принадлежность которой к *F. fusca* или *F. lemni* пока затруднительно.

В горах Тянь-Шаня и Памиро-Алая обитает форма, отличающаяся от обычной *F. fusca* большим количеством отстоящих волосков на груди (несколько пар) и средних бедрах (1—3 волоска) и особенно очень светлой окраской конечностей: яркого красновато-желтого цвета. Эта форма была вначале описана Н. Н. Кузнецовым-Угамским (1926) как v. *pallipes*, а позднее — заново Штитцем (Stitz, 1930) как v. *rufipes*. Статус ее пока неясен. В бассейне озера Иссык-Куль и в Джунгарском Алатау обитает типичная *F. fusca*, но где и каким образом она переходит в светлоокрашенную форму, еще неясно. Возможно, последняя образовалась в результате изоляции горных популяций и является либо подвидом, либо самостоятельным видом.

**Экология.** В средней полосе Европейской части СССР *F. fusca* — массовый типично лесной вид, обитающий в лиственных и смешанных лесах, часто с густым подлеском, где другие *Formica* не живут. Гнезда его можно встретить и в кочках на сырых лугах. В степной зоне *F. fusca* живет также в островках лесов, в тенистых садах и парках.

<sup>1</sup> В данной главе даются следующие сокращения названий учреждений, в которых хранятся коллекции муравьев: ЗИН — Зоологический институт АН СССР, Ленинград; ИМЖ — Институт морфологии животных им. А. Н. Северцова, Москва; ЗМ МГУ — Зоологический музей Московского гос. университета; ИЗ УССР — Институт зоологии АН УССР, Киев; ИЗ ПАН — Институт зоологии Польской Академии Наук, Варшава; МСЗ — Музей сравнительной зоологии, Гарвард, США; ИЗ ГССР — Институт зоологии АН Груз. ССР, Тбилиси; ИЗ АССР — Институт зоологии АН Арм. ССР, Ереван.

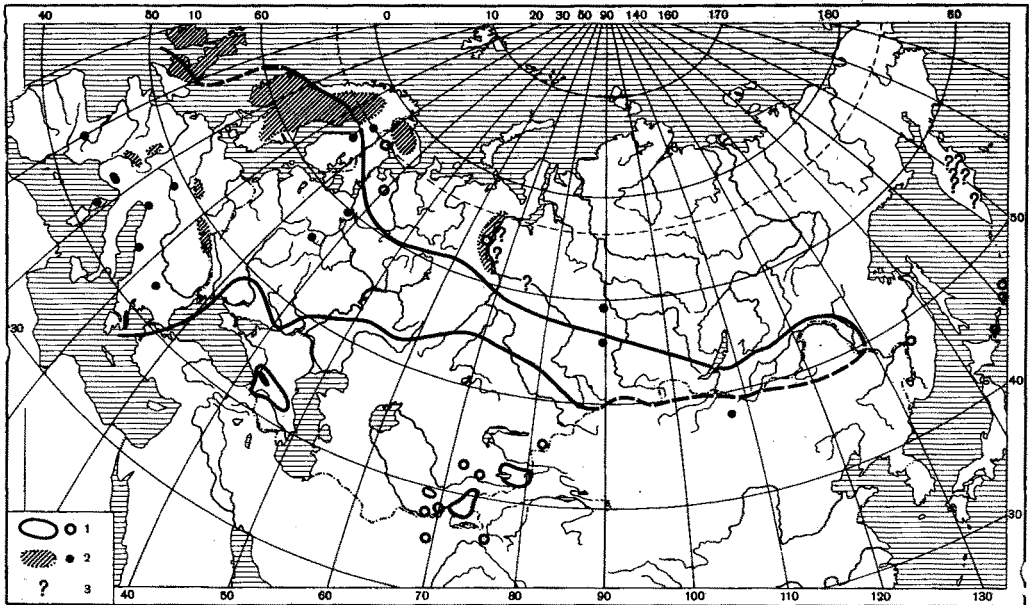


Рис. 29. Географическое распространение *F. fusca* и *F. lemni*

1 — *F. fusca*; 2 — *F. lemni*; 3 — не определенные точно находки

В горах Европы и Кавказа *F. fusca* обитает в лесном поясе, заходя и в субальпийский, однако в последнем этот вид не столь многочислен и постепенно сменяется *F. lemni*. Во Франции, в Вогезах и Центральном массиве бурый муравей поднимается до максимальных высот (Bernard, 1960), в Альпах и Пиренеях обитает на высоте от 1100 до 3000 м (Bernard, 1958), на горе Витоша в Болгарии — на высоте от 700 до 1800 м, достигая максимальной численности в смешанных лесах (Атанасов, 1952).

В бассейне озера Иссык-Куль мы находили этот вид в мезофитных лугах по берегу озера и на высоте 2200 м (долина р. Тургенъ-Аксу, хребет Терскей-Алатау), где он обычен в самых различных стадиях (луга по берегам реки, разнотравно-злаковая луговостепь на южных склонах, еловые леса). На Тянь-Шане он встречается в верхней части лесного пояса и главным образом, в субальпийских лугах, спускаясь ниже 2000 м лишь по северным склонам.

Аналогичная картина наблюдается на Алае, где *F. fusca* поднимается до альпийских лугов на высоте 3570 м (перевал Талдык). В Алайской долине *F. fusca* — массовый вид в типчаково-ковыльных степях на высоте 3200 м.

*F. fusca* делает свои гнезда в земле, под камнями, в гнилой древесине, под корой пней. На сырых местах гнезда обычно бывают в кочках. Наружных построек этот вид в наших условиях не делает, но в восточных штатах США гнезда, как правило, бывают с земляными холмиками (Wheeler, 1910). Б. М. Мамаев (1960) указывает *F. fusca* в качестве одного из основных видов, разрушающих древесину на формицидной стадии.

Питание смешанное. Кормится на тлях, причем равно как живущих на деревьях, так и живущих на травянистых растениях. Питается трупами насекомых, но иногда нападает и на живых (Berndt, 1934). Как показали наблюдения автора (Длусский, 1965а), этот вид не имеет охраняемой территории и не конкурирует с другими *Formica*. Ойнонен (Oinonen, 1956), учитывая муравьев площадочным методом в Южной Финляндии, обнаружил обратную зависимость между численностью *F. fusca* и *Lasius*

*niger*, из чего автор сделал вывод о том, что эти виды конкурируют между собой. При питании на растениях *F. fusca* прогоняет такие виды, как *Myrmica rubra*, *M. scabrinodis*, *Leptothorax acervorum* (Brian, 1955).

Самки основывают гнезда самостоятельно, иногда объединяясь для этого небольшими группами (Wasmann, 1910). Эйдман (Eidmann, 1929a) содержал в искусственном гнезде одну оплодотворенную самку, и через 8 месяцев из отложенного ею яйца вышел первый рабочий. Всего эта самка отложила 9 яиц, но остальные яйца и личинки погибли или были использованы в качестве корма личинками.

Семьи *F. fusca* немногочисленны и в гнездах обычно имеется одна самка, но крупные семьи могут принимать дополнительно молодых самок и становиться олигогинными. Интересно, что в суровых условиях Алайского высокогорья во всех найденных нами гнездах было по несколько самок, несмотря на то, что численность семей не была высокой.

Вылет крылатых растянут и происходит в разных гнездах с июня до августа.

*F. fusca* известна как промежуточный хозяин ланцетовидной двуустки в США (Krull, Mapes, 1952), на высокогорных пастбищах Кавказа (Попов, Калитина, 1962) и Средней Азии (Логачева, 1965).

## 2. *Formica lemni* Bondroit, 1917

*F. fusca*: Nylander, 1846 (non Linnaeus, 1758); *F. fusca* var. *borealis* Waschewitsch, 1924; *F. fusca* var. *lemni*: Emery, 1925; *F. fusca lemni*: Holgersen, 1943a; *F. fusca* r. *lemni*: Samšiňák, 1951; *F. fusca*: Рузский, Караваев и др. (part.).

**Типовое местонахождение:** горы Западной Европы.

**Синонимика.** Подробно рассматривается в работе Ярроу (Yarrow, 1954c). Русские авторы (Рузский, Караваев) не отличали этого вида от *F. fusca* L. А. Ф. Вашкевич (1924) описала из Березова (низовье Оби) *F. fusca* var. *borealis*, которая, судя по описанию, ничем не отличается от *F. lemni*. Большая серия *F. lemni* из Березова была собрана Фридолиным и хранится в коллекциях ИМЖ и ЗИН.

**Географическое распространение** (рис. 29). В Европе *F. lemni* — типичный бореоальпийский вид, обитающий в Северной Англии, Скандинавии и на севере Европейской части СССР, а также в горах Сьерра-Невада, в Пиренеях, Альпах, горах Корсики, на Балканах, в Судетах, на Карпатах и Кавказе. В Азии южная граница ареала смещается по равнине на юг и этот вид встречается в северной Монголии.

**Географическая изменчивость.** Юго-восточные экземпляры отличаются более слабой хетотаксией груди (но не ног).

**Экология.** В равнинных частях ареала *F. lemni* — характерный лесной вид, сменяющий на севере *F. fusca*. В горах обитает в субальпийском поясе. В Альпах и Пиренеях доминирует на высоте 1800—3000 м и чрезвычайно редка ниже 1100 м (Bernard, 1960), в горах Сьерра-Невада (Испания) найдена в субальпийских лугах на высоте около 2500 м (Cagniant, 1961), на горе Витоша (Болгария) обитает на высоте от 1000 м до вершины (2286 м), достигая максимальной численности на высокогорных лугах на высоте 1600—1700 м (Атанасов, 1952). На Карпатах доминирует на полонинах. На Кавказе встречается, хотя и редко, на субальпийских горных лугах Главного Кавказского хребта.

Брачный лёт происходит в августе—октябре.

## 3. *Formica cinereofusca* Karawajew, 1929

*F. cinerea*: Karawajew, 1926 (part. non Mayr, 1853); *F. cinerea* var. *cinereofusca* Karawajew, 1929; *F. cinereofusca*: Dlussky, 1965.

**Типы: с и н т и п ы (э р г а т о т и п ы):** рабочие — Корил-Даг, Сванетия, 31.VII 1901 г. (№ 3293), Шелковников; Гямыш, район Елисавет-

поля, 10 000 футов (№ 3262). В коллекции В. А. Караваева (ИЗ УССР). Гинетип и андротип: рабочий и самка — Армения: Алагеа 7.VIII 1930 г. (№ 4871), К. Арнольди (ИМЖ).

**Географическое распространение и экология.** Высокогорные луга Большого и Малого Кавказа. Редок. Некоторые слабоволосистые рабочие могут быть спутаны с *F. lemani*, но по половым особям эти виды очень хорошо различаются.

Крылатые особи найдены К. В. Арнольди на Алагезе (Армения) 7 августа 1930 г.

#### 4. *Formica picea* Nylander, 1846

*F. picea* Nylander, 1846 (non Leach, 1825 = *Camponotus piceus*); *F. gagates*: Mayr, 1855 (part., non Latreille, 1798); *F. candida* F. Smith, 1878; *F. glabra*: White, 1883 (non Gmelin, 1790); *F. fusca gagates*: Adlerz, 1887, Рузский, 1905 (non Latreille, 1798); *F. transcaucasica* Nasonov, 1889; *F. fusca gagates* var. *transcaucasico-gagates* Ruzsky 1905 (syn. nov.); *F. fusca transcaucasica*: Рузский, 1905; *F. fusca picea*: Emery, 1909; *F. fusca picea* var. *inplana* Ruzsky, 19146; *F. fusca picea* var. *piceo-inplana* Ruzsky, 19146; *F. fusca orientalis* Ruzsky, 19146; *F. fusca orientalis* var. *piceo-orientalis* Ruzsky, 19146; *F. fusca gagatoides*: Рузский, 19146 (part. non Ruzsky, 19046); *F. fusca-picea*: Skwarra, 1929; *F. fusca picea* var. *orientalis*: Рузский, 1925a; *F. picea* var. *lachmatteri* Stärke, 1935; *F. picea orientalis*: Stärke, 1935.

**Типовое местонахождение:** Финляндия: Хельсинки, Олеаборг

**Синонимика:** *F. picea* была описана Ниландером из Финляндии в 1846 г., но Майр (Mayr, 1955), не отличал этот вид от *F. gagates*. М. Д. Рузский (1905), следуя за Майром, называл *F. picea* *F. gagates*, но, так как эти виды хорошо отличаются, он описал настоящую *F. gagates* заново, под названием *F. fusca gagates* var. *muraleviczi*. Эмери в ревизии палеарктических *Formica* (Emery, 1909) исправил ошибку Майра и с этого времени название «*F. picea*» установилось для этого вида.

Однако, строго следуя правилам приоритета, это название употреблять нельзя, так как под тем же названием в 1825 г. был описан *Camponotus piceus* (Leach, 1825), на что указал Донисторп (Donisthorpe, 1937, 1946), а следом за ним Ярроу (Yarrow, 1954c), предложив назвать этот вид «*F. transcaucasica* Nasonov, 1889». Но громоздкое и бессмысленное для столь широко распространенного вида (кстати, в Закавказье он очень редок) название не прижилось в литературе и, на наш взгляд, следует оставить старое название (Dlussky, 1965).

Изучение типов *F. transcaucasica* Nas. (коллекция ЭМ МГУ), ssp. *orientalis* Ruzs. и var. *inplana* Ruzs. (коллекция ЗИН) показало, что эти формы укладываются в пределы внутривидовой изменчивости вида и не могут быть выделены в качестве самостоятельных форм. В обширных изученных материалах по *F. picea* из Средней Азии, Южной Сибири и Тибета встречаются экземпляры, полностью соответствующие описанию *F. picea lachmatteri* Stärke, причем в тех же гнездах имеются и типичные *picea*.

Указания о нахождении *F. picea* в Южной Монголии и Северном Китае (Stitz, 1936) и в Северном Афганистане (Collingwood, 1960), по утверждению Коллингвуда (Collingwood, 1962), следует относить к *Proformica deserta* K.-Ug.

**Географическое распространение.** Северная и Средняя Европа, Сибирь, Монголия, Северный Китай, Дальний Восток, Кавказ, горы Средней Азии, Тибет (рис. 30).

**Изменчивость.** Как большинство широко распространенных видов, *F. picea* очень изменчива. Северные и западные экземпляры в среднем светлее, чем сибирские и монгольские. Кавказские популяции довольно однообразны и отличаются буроватой окраской и слабым вдавлением на основной поверхности эпинотума. Восточные популяции весьма изменчивы, особенно в отношении формы эпинотума: он варьирует от округлого (*orientalis*) до резко угловатого с поперечным вдавлением на основной повер-

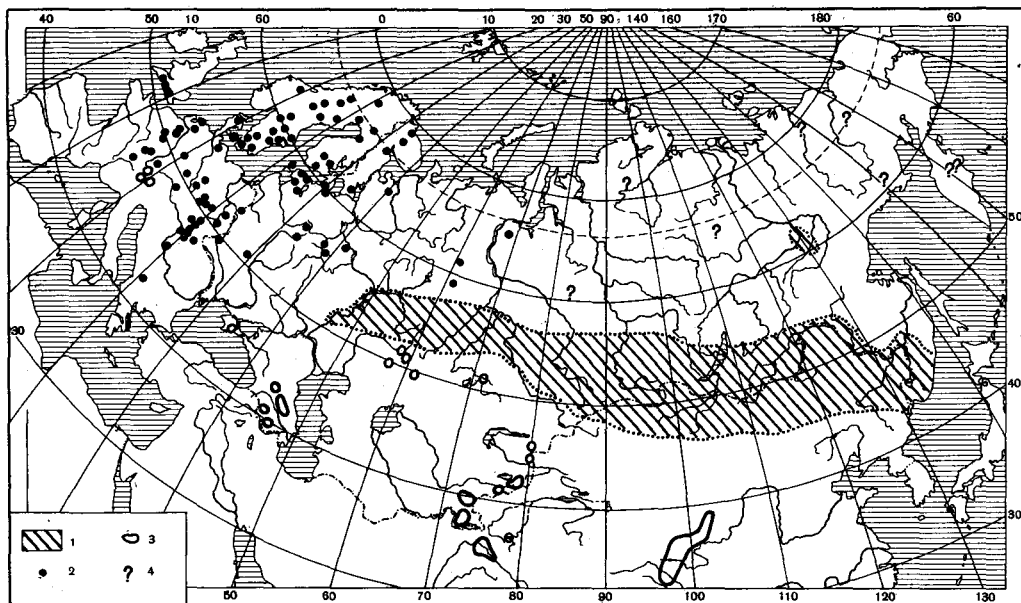


Рис. 30. Географическое распространение и экологические особенности *F. picea*  
 1 — в различных станциях; 2 — на торфяных болотах; 3 — на горных лугах; 4 — местонахождения без экологических указаний

ности (*inplana*). В Туве у экземпляров из болот и с гор отстоящие волоски длиннее и тело несколько более матовое, чем у остальных (сборы З. А. Жигульской). Среднеазиатские высокогорные *F. picea* отличаются полной редукцией прилежащего опушения. Такие же особи встречаются, хотя и редко, в Южной Сибири и на Кавказе.

**Экология.** От Волги до Приморского края *F. picea* — эвритопный вид, обитающий в самых различных станциях. В Читинской области, например, он встречается и на щебнистых остепненных южных склонах сопок, и на лугах, и по берегам ручьев, избегая лишь тенистых лесов. З. А. Жигульская находила его в Туве и в степных участках, и в лесах, и на болотах.

Но в Европе *F. picea* — типичный вид торфяных болот, и многие европейские авторы называют его «болотным муравьем» (*Moorgameise*). С торфяников Финляндии его впервые описал Ниладер. С тех пор экология и этология европейских *F. picea* изучалась и описывалась многими авторами (обзор — Skwarra, 1929, a, b; Petal, 1964). Такая же картина наблюдается в Северо-западной Сибири и на северном Урале (сборы Фридолина и А. П. Расницына).

По данным Н. Н. Кузнецова-Угамского (1928) и В. Балыц (1915), на Дальнем Востоке *F. picea* наиболее обычна на лугах и в лиственных лесах, но на юге Приморского края (Кедровая Падь, Супутинский заповедник) я находил его исключительно в тальвегах ручьев, на галечниках и на лугах по берегу моря. Видимо это связано с тем, что вся остальная территория этих заповедников занята густыми лесами или полянами с густой и высокой травянистой растительностью, где *F. picea* жить не может.

В Крыму (сборы К. В. Арнольди) и на Кавказе *F. picea* обитает на высокогорных лугах. В горах Средней Азии он также встречается на горных лугах. Мы находили его в долине р. Тургень-Аксу (2200 м хребет Терской-Алатау) и в Алайской долине в тальвегах рек Кашка-су

(3200 м) и Кызыл-су (2600 м). Н. Н. Кузнецов-Угамский (1926) указывает его из многих горных районов Средней Азии, причем на северных склонах Киргизского хребта и Джунгарского Алатау он спускается до 800 м, а в Таласском Алатау поднимается до 3—4 тыс. м. На Памире *F. picea* была найдена в большом количестве совместной русско-германской экспедицией (Stitz, 1930) на высоте 1800—3900 м. В горах Каракорума найден голландской экспедицией на высоте 3200—4800 м (Stärke 1935). В Зоологическом институте АН СССР имеются многочисленные сборы *F. picea* экспедиции П. К. Козлова из Тибета, где он был найден на высоте 3200—4600 м.

В Южной Сибири, Монголии и в горах *F. picea*, как правило, живет в подземных гнездах, часто под камнями, без наружных построек. Однако изредка в сырых местах и здесь можно найти гнезда с наружными постройками, которые выглядят как небольшие рыхлые холмики, густо заросшие травой, на поверхности которых лежат кусочки сгнивших растительных остатков (Бальц, 1915, собственные наблюдения).

В Европе на торфяных болотах *F. picea* строят холмики из сухих стеблей сфагнома (см. подробнее главу X).

*F. picea* — малоактивный хищник, в питании которого мертвые насекомые играют, однако, меньшую роль, чем у *F. fusca*. Кормится он также на тлях, иногда на корневых (Маавара, 1955). В. Ю. Маавара обнаружил у этого вида питание грибами (там же).

По экологии и биологии *F. picea* в Южной Сибири очень сходна с видами группы *F. rufibarbis* (*F. cunicularia*, *F. rufibarbis*, *F. cinerea*, *F. subpilosa*). В Сибири встречаются только два вида из этой группы, причем *F. cunicularia glauca* здесь чрезвычайно редка, а *F. subrilosa ruzskii* встречается только на песчаных почвах по тальвегам рек. Таким образом, конкуренция между этими видами в Сибири исключена. В то же время в Европе эти виды многочисленны и занимают все подходящие для гнездостроения места. По-видимому, распространяясь на запад, *F. picea* (эвритопный лесостепной вид монгольского происхождения<sup>1</sup>) вытеснялся видами из группы *F. rufibarbis* на болота, где эти виды практически не встречаются, а *F. picea*, благодаря своей эвритопности и пластичности в гнездостроении, может жить<sup>2</sup>. В горах этот вид обитает выше других видов группы *F. rufibarbis* (кроме *F. subpilosa pamirica* и *litoralis* в Средней Азии, которые живут исключительно в тальвегах рек, на каменистых россыпях и на песках). С *F. fusca* и близкими к ней видами *F. picea* не может конкурировать, так как в лесах практически не встречается, а приурочена к более или менее открытым участкам (луга, остепненные участки, разреженные леса, поймы рек, болота).

Вылет крылатых половых особей происходит во второй половине лета (подробнее см. главу XI). Самка основывает новую семью самостоятельно. Семьи обычно немногочисленные, моногинные.

##### 5. *Formica gagatoides* Ruzsky, 1904

*F. fusca* var. *gagatoides* Ruzsky, 1904б; *F. fusca picea* var. *gagatoides*: Emery, 1909; *F. gagatoides*: Holgersen, 1943а.

**Типы.** Лектотип (выделен мной): рабочий — Архангельская губ. (коллекция ЗИН). Поскольку тип самки утерян, мною выделен неогинетип: самка — Ловозеро, Мурманская область, 9.VIII 1961 г. А. Расницын (коллекция ИМЖ). Самец был описан Холгерсеном (Holgersen, 1943а).

<sup>1</sup> На монгольское происхождение этого вида указывает с одной стороны его эвритопность в Монголии и Южной Сибири, а с другой стороны — высокая изменчивость этих популяций.

<sup>2</sup> См. стр. 80.

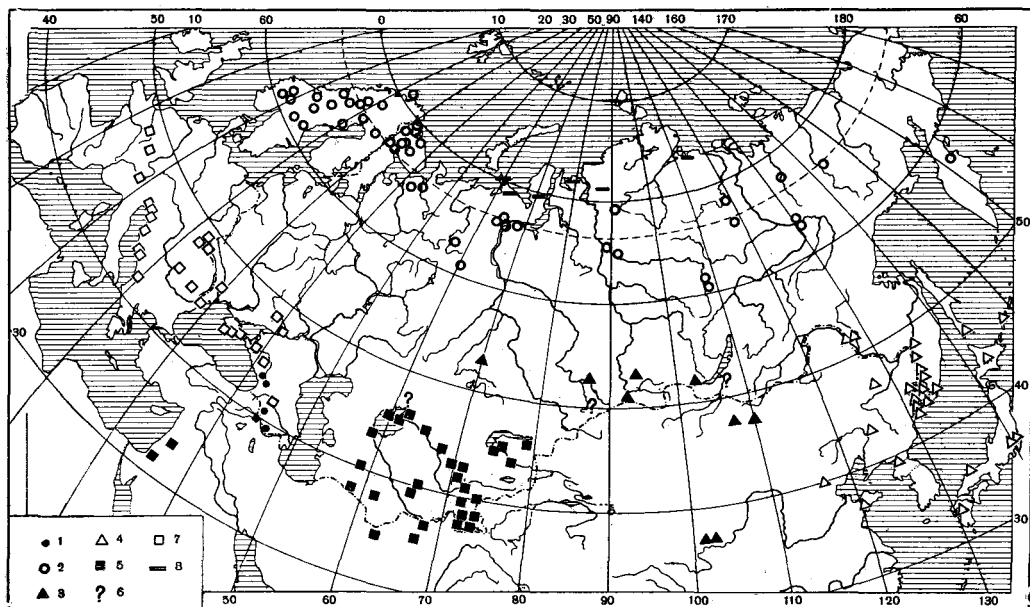


Рис. 31. Географическое распространение некоторых видов *Serviformica* и северные пределы распространения муравьев

1 — *F. cinereofusca*; 2 — *F. gagatoides*; 3 — *F. kozlovi*; 4 — *F. japonica*; 5 — *F. clara*; 6 — сомнительные указания на нахождение *F. clara*; 7 — *F. gagates*; 8 — муравьи отсутствуют вообще (по данным Ю. Чернова)

**Географическое распространение.** *F. gagatoides* — единственный полярный палеарктический вид муравьев (рис. 31) и он не встречен южнее  $60^{\circ}$  с. ш. Крайние южные точки нахождения этого вида — горы Скандинавского полуострова (Holgersen, 1943a, b; Forsslund, 1957; Collingwood, 1961), Бурмантово, Северный Урал (сборы А. П. Расницына), Ербогочен на р. Нижней Тунгуске (сборы Чекановского), бухта Нача, Камчатка (Слюнин). Но даже этот вид муравьев, по-видимому, не встречается в настоящей тундре, и северная граница его ареала совпадает с северной границей распространения древесной и кустарниковой растительности. Ю. А. Чернов<sup>1</sup>, длительное время изучавший энтомофауну тундр Советского Союза, обнаружил в настоящей тундре муравьев только один раз, но это были крылатые самки и самцы *Leptothorax acervorum*, которые могли быть занесены ветром. Судя по сборам Ю. А. Чернова и других исследователей, в Азии и Восточной Европе дальше других видов заходят на север *L. acervorum*, *F. gagatoides* и *Camponotus herculeanus*. Несколько южнее проходит северная граница ареалов *F. lemni*, *F. picea* и некоторых видов *Myrmica*.

**Экология.** Живет в лесах. Вылет половых особей наблюдается на Кольском полуострове в августе-сентябре.

#### 6. *Formica kozlovi* Dlussky, 1965

*F. fusca gagatoides*: Рузский, 19146 (part., non Ruzsky, 19046).

**Типы.** Г о л о т и п (эргатотип): рабочий — Дангэр-кум, Чейбсен, Нань-Шань, конец августа 1901 г., П. К. Козлов. Г и н е т и п: самка — Мон-

<sup>1</sup> Пользуюсь случаем выразить признательность Ю. А. Чернову, благодаря любезности которого я получил ряд ценных сведений о северных границах распространения муравьев.



голия: Зайсан близ Улан-Батора, 1400 м над уровнем моря, 20.V 1962 г., № 3271, Б. Писарский. П а р а т и п ы: ♀ ♀ — Тибет, то же гнездо, что и голотип; Южно-Тунгутские горы, Нань-Шань, начало сентября 1901 г., П. К. Козлов. Монголия: (♀ ♀), то же гнездо, что и гинетип; пост Карулен, 120 км восточнее Улан-Батора, 7.VI 1962 г., Б. Писарский. Находятся в коллекциях ЗИН, ИМЖ, ИЗ ПАН МСЗ.

**Географическое распространение.** Тибет, Монголия, Южная Сибирь (рис. 31).

**Экология.** Б. Писарский находил гнезда этого вида в Монголии в лиственных и кедровых лесах, в пнях или под камнями.

## Группа *Formica rufibarbis* F.

### 7. *Formica cinerea* Mayr, 1853

#### Песчаный муравей

*F. subrufa*: Mayr, 1859 (non Roger, 1859); *F. fusca cinerea*: Emery, 1909; *F. cinerea cinerea*: Wheeler, 1913.

**Типовое местонахождение.** Западная Европа.

#### Таблица для определения подвидов *F. cinerea*

1. (2, 3) Тело целиком черного цвета. Самки одноцветные, черные 7. *F. cinerea* s. str.
- 2 (3, 4) Тело коричневое или бурое, иногда грудь несколько светлее, чем брюшко. Самки одноцветные, от коричневых до черных 7а. *F. cinerea fuscocinerea* For.
- 3 (2, 1) Тело явственно двуцветное. Грудь и передняя часть головы с некоторым количеством красного. Самки двуцветные: по крайней мере бока груди у них буровато-красные.
- 4 (5) Грудь рабочих целиком буровато- или желтовато-красная . . . . . 7б. *F. cinerea imitans* Ruzs.
- 5 (4) Грудь рабочих от буровато-красной с бурыми пятнами, не имеющими резких границ, до красновато-бурой . . . . . 7с. *F. cinerea armenica* Ruzs.

### 7а. *Formica cinerea fuscocinerea* Forel, 1874 (comb. nov.)

*F. fusco-cinerea* Forel, 1874; *F. cinerea* var. *fusco-cinerea*: Dalla Torre, 1893; *F. cinerea cinerea* var. *fusco-cinerea*: Wheeler, 1913.

**Типовое местонахождение.** Швейцария, Цюрих.

### 7б. *Formica cinerea imitans* Ruzsky, 1902

#### Красногрудый песчаный муравей

*F. cinerea* var. *imitans* Ruzsky, 1902; *F. fusca cinerea* var. *imitans*: Emery, 1909; *F. cinerea cinerea* var. *imitans*: Wheeler, 1913; *F. cinerea* var. *sabulosa* Karawajew, 1931 b (syn. nov.); *F. cinerea* var. *ochracea* Karawajew, 1937 (syn. nov.); *F. cinerea imitans*: K. Arnoldi, 1948.

**Типы.** Л е к т о э р г а т о т и п: рабочий — Оренбургская губ., Орский уезд, Губерлинские горы, август 1894 г., М. Д. Рузский. Г и н е т и п: самка — окрестность Житомира, 13.VI 1897 г., Бируля, А н д р о т и п: самец из того же сбора. С и н т и п ы: рабочие — окрестность Киева, Караваев; Ханская ставка, пески, 6.VI 1902 г., Рузский; долина р. Урал, 1894 г., М. Д. Рузский. Находятся в коллекции ЗИН.

7с. *Formica cinerea armenica* Ruzsky, 1905 (comb. nov.)

*F. cinerea* var. *armenica* Ruzsky, 1905; *F. fusca cinerea* var. *armeniaca*: Emery, 1909; *F. cinerea cinerea* var. *armeniaca*: Wheeler, 1913.

**Типы.** Лектоэргатотип: рабочий — Арарат, сентябрь 1900 г., Сатунин. Гинетип: самка из того же сбора (находятся в коллекции ЗМ МГУ).

**Географическое распространение:** (рис 32). Средняя и Южная Европа, Кавказ. В СССР на восток до Северо-Западного Казахстана. Найден в трех точках Западной Сибири — Барнаул, Тюмень и Бийск. Севернее 60° с. ш. известен только из окрестностей Петрозаводска. Указания о нахождении в Центральной Азии (Мауг, 1890; Рузский, 1905) следует отнести к *F. subpilosa*.

В Западной Европе отсутствует в Норвегии, Бельгии, Великобритании.

*F. cinerea* s. str. обитает в Центральной и Северной Европе, в лесной зоне Европейской части СССР и в отдельных точках Западной Сибири, не заходя за 60° с. ш. (кроме Карелии). *F. cinerea fuscocinerea* обитает в странах Восточной Европы, в СССР — только в Карпатах. Степную и лесостепную зоны Европейской части СССР заселяет *F. cinerea imitans*. *F. cinerea armenica* живет в горах Кавказа и Крыма.

**Географическая изменчивость, синонимика.** *F. cinerea* — политипический вид, распадающийся на ряд подвидов, из которых в СССР встречается четыре.

Полная сводка по изменчивости *F. cinerea* была составлена Финци (Finzi, 1928). К сожалению, оказалось невозможным разобраться в подвидах этого вида, не имея массовых материалов из Западной Европы. В частности, для меня остается неясным, правильны ли названия для *F. cinerea* s. str. и *F. cinerea cinereofusca*. В данном случае я руководствовался данными Финци (Finzi, 1928) и Штитца (Stitz, 1939) о географическом распространении варьететов этого вида.

Я не видел особей, промежуточных между *F. cinerea* s. str. и *F. cinerea imitans*, с территории СССР, но в нашей коллекции имеется серия экземпляров из Польши (Пенины, Чоршты), любезно присланных польским мирмекологом Б. Писарским и определенных им как *F. cinerea* var. *cinereo-rufibarbis* For., промежуточная по ряду признаков между *F. cinerea* и *F. cinerea imitans*.

*F. cinerea* var. *ochracea* Karaw. из Кинбурна и *F. cinerea* var. *sabulosa* Karaw. из окрестностей Херсона (типы находятся в коллекции Караваева в ИЗ УССР) отличаются от типичной *F. cinerea imitans* Ruzs. более светлой желтовато-красной окраской головы и груди и более редкими, особенно на эпинотуме, отстоящими волосками и представляют собой крайний юго-западный вариант *imitans*. Между собой эти формы практически не отличаются.

Указания Майра (Maug, 1889) о нахождении на Кавказе *F. subrufa* следует, по-видимому, относить к *F. cinerea* (Рузский, 1905).

**Экология.** В лесной зоне встречается исключительно на песчаных почвах, преимущественно на полянах, опушках и в разреженных участках сухих сосновых боров, но в Северной Украине (Харьковская, Киевская области) *F. cinerea* s. str. обитает уже в дубравах. Сменяющий типичную форму на юге подвид *imitans* в лесостепной зоне также обитает исключительно в сухих борах, на песчаной почве (А<sub>1</sub>) и даже на дюнных песках. Экология этого подвида детально изучалась автором, совместно со студентом Московского лесотехнического института А. А. Захаровым в Воронежском заповеднике.

В условиях Воронежского заповедника (как и вообще в лесостепной зоне) *F. cinerea imitans* живет только на сухих хорошо прогреваемых участках с песчаной почвой, главным образом в чистых сосняках. Моло-

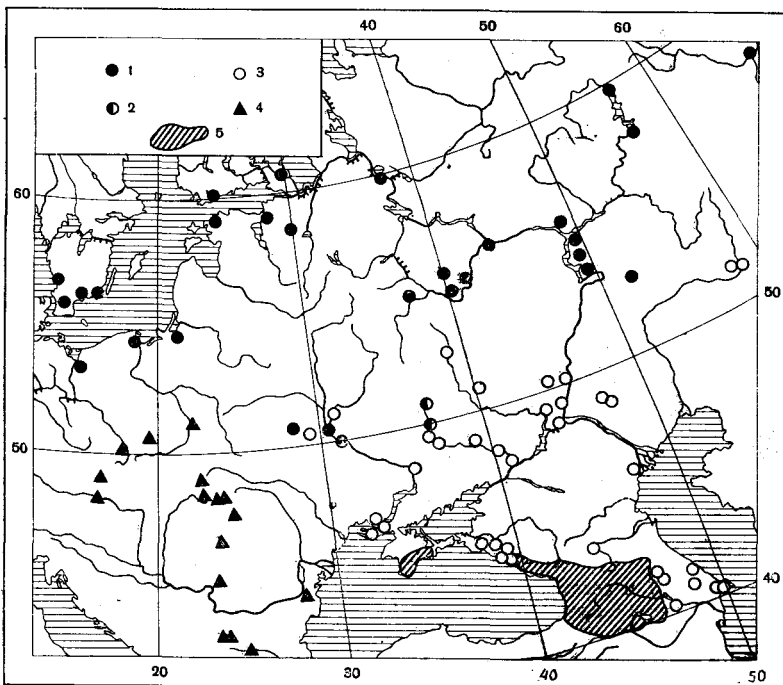


Рис. 32. Географическое распространение подвидов *F. cinerea* в СССР и сопредельных странах

1 — *F. cinerea* s. str.; 2 — *F. cinerea* s. str. и *F. cinerea imitans*; 3 — *F. cinerea imitans*; 4 — *F. cinerea fuscocinerea*; 5 — *F. cinerea armenica*

дые посадки до 10—15 лет, не образующие еще сплошного полога, заселяются в зависимости от плотности травяного покрова. *F. cinerea imitans* совсем не встречается на сильно задернованных участках с сомкнутостью травяного покрова выше 0,7. В посадках сосны на голых песках этот муравей, хотя и встречается, не образует больших гнезд и тем более колоний. Площадь гнезд не превышает 1 м<sup>2</sup>, и все гнезда обычно располагаются у основания молодых сосенок. Больше всего подходят для этого вида посадки с редким травостоем (сомкнутость до 0,3) из злаков, серебристой лапчатки, ястребинки и полыни, где верхний слой почвы уплотнен обильными проростками мха.

В насаждениях сосны от 20 до 40 лет и в распадающихся старых сосняках эти муравьи выбирают для гнездования разреженные участки с сомкнутостью крон 0,3—0,4. Такие участки обычно зарастают ягелем и очень редкой травянистой растительностью, главным образом злаками. Именно здесь и встречаются очень крупные колонии этого вида. Собственно говоря, чем больше в лесу таких участков, тем больше *F. cinerea imitans*, так как практически все они заняты гнездами этого муравья. Этот вид также часто встречается по просекам, причем в насаждениях до 40 лет преимущественно на просеках, идущих с запада на восток.

В старых сосняках-зеленомошниках *F. cinerea imitans* редок. Живет он здесь, главным образом, на просеках, идущих с севера на юг. Это, по-видимому, связано с условиями освещения. Действительно, в приспевающих насаждениях, где деревья не высоки, освещенность северо-южных просек слишком велика для этого вида, а в старых насаждениях почва просек, идущих с запада на восток, почти всегда находится в тени. Мы обнаружили несколько гнезд *F. cinerea imitans* в старом зеленомошнике (60—70 лет). Они размещались на полянах, заросших вейником и другими злаками, и занимали небольшую площадь (не более 100 м<sup>2</sup>), но плот-

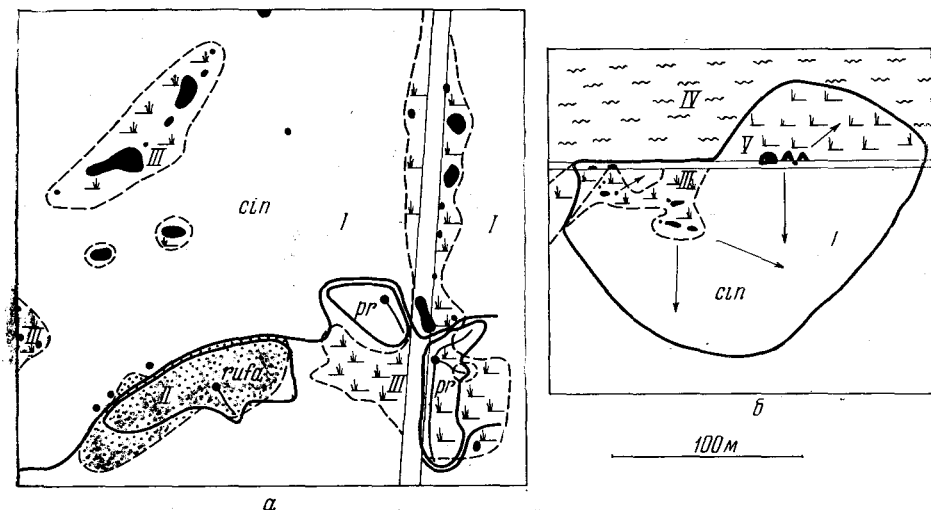


Рис. 33. План территорий двух колоний *F. cinerea imitans* (Воронежский заповедник)

а — часть колонии В-17 и соседние гнезда других видов; б — колония В-16; I — сосняк мертвopoкpoвный 20—35 лет (сомкнутость крон 0,8—1; 10 С; А<sub>1</sub> — А<sub>2</sub>); II — сосняк мертвopoкpoвный с подpoстom осины (0,8; 10 С + Ос, Б; А<sub>2</sub>); III — поляны в этих насаждениях (0,3; 10 С; А<sub>1</sub>, часто с ягелем); IV — бор-зеленомошник 80—100 лет, распадающийся (0,7; 10 С; А<sub>2</sub>); V — сосняк злаковый 80—100 лет, [(0, 6; 10 С; А<sub>1</sub>); cin — *F. cinerea imitans*; pr — *F. pratensis*; rufo — *F. rufo*. Стрелки указывают основные направления движения фуражиров, остальные обозначения как на рис. 75—77.

ность особей в таких гнездах чрезвычайно велика. Скорее всего это связано с недостатком мест для гнездования.

На севере степной зоны (Харьковская область) *F. cinerea imitans* живет в открытой степи, часто на песчаных почвах, выбирая сильно задернованные участки. В Закавказье этот подвид обитает в мезофитных стадиях — на лугах, в садах.

*F. cinerea armenica* — массовая форма на горных лугах Крыма и Кавказа. На Кавказе она поднимается в горы до высоты свыше 3000 м (Рузский, 1905). По тальвегам горных рек *F. cinerea armenica* спускается до предгорий и в тенистом Гарнийском ущелье (окрестности Еревана) встречается на высоте ниже 1000 м, а в долине р. Аше (окрестности Сочи) — всего в 2—3 км от морского побережья. В этих условиях она чрезвычайно похожа по экологии и поведению на среднеазиатских *F. subpilosa littoralis*.

*F. cinerea fuscocinerea* встречается в СССР на Карнатах, где обитает на открытых местах, в горных лесах и на полонинах. На горе Витоша (Болгария) этот подвид встречается на высоте 550—1400 м и доминирует на высоте 900—1000 м, где приурочен к полянам и долинам ручьев на песчаных почвах (Атанасов, 1952).

Гнезда *F. cinerea* располагаются целиком в земле и не имеют наружных построек. Лишь у наиболее крупных гнезд в Воронежском заповеднике мы находили некоторое подобие холмика из хвои у основания стволов сосен, но в этих холмиках отсутствует правильное расположение ходов.

В сосновых лесах лесной и лесостепной зоны гнезда песчаного муравья выглядят как участки, лишенные растительности, с многочисленными входами и выбросами земли. Обычно летом гнезда окружены сухими шкурками коконов и кусочками хитина съеденных насекомых. Площадь отдельных гнезд достигает нескольких сот квадратных метров. Муравьи настолько сильно разрыхляют почву, что если наступить на такое гнездо, нога по щиколотку провалится в песок. От наиболее крупных гнезд могут

отходить углубленные в земле тропы, часто закрытые сверху. Однако в отличие от троп *Formica s. str.*, например *F. pratensis*, у *F. cinerea* длина их не превышает нескольких метров и, кроме того, почти на всем их протяжении имеются входы в гнездо. Зачастую невозможно сказать, где кончается одно гнездо и начинается другое. Здесь приходится говорить о колониях (рис. 33). Площадь колоний может достигать 10 га.

В степи и в горах гнезда *F. cinerea* ничем не примечательны и крупных колоний обычно не образуют.

По характеру питания *F. cinerea* из лесной и лесостепной зон стоит ближе не к *Serviformica*, а к *Formica s. str.* В этих условиях она имеет охраняемую территорию, на которую не допускаются *Formica s. str.* (рис. 33, 2), но допускаются *F. fusca* и *F. cunicularia*. Однако распределение особей на территории пятнистое, и плотность особей не падает постепенно, по мере удаления от гнезда и от троп (см. главу VIII, рис. 77).

Хотя *F. cinerea* живет в разреженных участках леса или на полянах и просеках, охота происходит главным образом в густых насаждениях (рис. 33, 1), причем в отличие от таких видов, как *F. pratensis*, посещающих всего несколько деревьев, фуражиры этого вида посещают все деревья на территории. Правда, они избегают участков, густо заросших мхом. Особенно хорошо муравьи ловят голых гусениц, например, сосновую пяденицу (*Bupalus piniarius* L.). Показательны в этом отношении учеты, проведенные М. С. Малышевой (1962) в Савальском лесничестве Воронежской области. С 3.VIII по 28.IX 1960 г. *F. cinerea imitans* снизили численность сосновой пяденицы на 62,3% (при 6% снижения в контроле), тогда как *F. polycetena*, считающаяся самым эффективным видом, снизила численность всего на 28%. Мы сами наблюдали, как фуражиры *F. cinerea imitans* несли с дерева гусениц сосновой пяденицы.

Муравьи удаляются от гнезда на расстояние до 100 м, и территория небольших колоний составляет 1—2 га. Территория крупных колоний достигает 10 га, причем территории нескольких колоний могут сливаться и охватывать несколько гектаров леса (рис. 33, 2).

Для получения сахара *F. cinerea*, как и все остальные виды рода, разводит тлей. В условиях лесной и лесостепной зон это преимущественно разные виды рода *Cinara*, живущие на соснах. Однако в отличие от рыжих лесных муравьев песчаный муравей охотно использует тлей, живущих на травянистых растениях. Деревьям старше 20 лет тли, разводимые этими муравьями, серьезного вреда не приносят.

Вылет крылатых половых особей происходит в июне-июле.

Самки основывают новые гнезда самостоятельно (Wheeler, 1913). Развивающееся гнездо может дополнительно принимать новых самок. Раскапывая небольшое гнездо площадью 0,25 м<sup>2</sup> и глубиной 80 см в августе в Воронежском заповеднике, мы обнаружили в нем около 100 самок. Мы не пробовали подсчитывать всех самок в больших гнездах и тем более в колониях, ввиду трудоемкости такой работы, однако, исходя из того, что при раскопках крупных гнезд в августе-сентябре мы почти в каждой камере находили от одной до семи самок, можно предположить, что в крупных гнездах количество самок в этот период может достигать нескольких тысяч.

В условиях молодых и средневозрастных сосновых лесов на сухих песчаных почвах в Средней полосе Европейской части СССР *F. cinerea* (с подвидом *imitans*) — самый эффективный вид муравьев для защиты лесов от многих вредителей.

На высокогорных пастбищах Кавказа *F. cinerea armenica* является промежуточным хозяином ланцетовидной двуустки (Попов, Калитина, 1962).

## 8. *Formica subpilosa* Ruzsky, 1902, Прибрежный муравей

*F. subrufa*: Майр, 1877 (non. Roger, 1859); *F. rufibarbis* var. *subpilosa* Ruzsky, 19026; *F. rufibarbis clara*: Forel, 1903 (part, non Forel, 1886); *F. rufibarbis clara* var. *subpiloso-clara* Ruzsky, 1905; *F. fusca rufibarbis* var. *subpilosa*: Emery, 1909 (part.); *F. rufibarbis subpilosa* var. *clara* Kuznetzov-Ugamskij, 1926 (non Forel, 1886); *F. cinerea* var. *bipilosa* Karawajew, 1926a; *F. rufibarbis subpilosa* var. *fallax Santschi*, 1928; *F. subpilosa*: Collingwood, 1960.

**Типы.** Лектоэргатотип: рабочий — Аральское море, Л. Берг. Гинетип: самка — Хива, 29.VI 1927 г., В. Гуссаковский. Андротип: самец — Узбекистан, окрестность Коканда, 24.VII 1927 г., Сабатовский. В коллекциях ЗИН, ИМЖ.

### Таблица для определения подвидов *F. subpilosa*

- 1 (2) Затылочный край головы всех каст с 3—4 парами отстоящих волосков. Снизу головы у рабочих всегда имеются отстоящие волоски. Самцы целиком черного цвета. Окраска рабочих и самок варьирует . . . 8b. *F. subpilosa pamirica* Dluss.
- 2 (1) Затылочный край головы обычно без отстоящих волосков. Снизу головы у рабочих отстоящие волоски часто отсутствуют.
- 3 (4, 5) Голова и грудь рабочих и самок красные, брюшко бурое. Брюшко самцов буровато-желтое . . . . . 8. *F. subpilosa* Ruzs. s. str.
- 4 (3, 5) Лоб и затылок рабочих и самок бурые, грудь красноватая с бурыми пятнами, брюшко бурое. Самцы целиком черного цвета . 8a. *F. subpilosa litoralis* K.-Ug.
- 5 (3, 4) Голова и грудь рабочих одноцветная от желтовато-красного (Тибет) до красновато-бурого, брюшко от желтовато-бурого до бурого. Тело самок почти одноцветное, бурое или красновато-бурое. Самцы черные . . 8c. *F. subpilosa ruzskyi* Dluss.

### 8a. *Formica subpilosa litoralis* Kuznetzov-Ugamskij, 1926

*F. rufibarbis subpilosa*: Кузнецов-Угамский, 1926 (part., non Ruzsky, 1902); *F. rufibarbis subpilosa* var. *litoralis* Kuznetzov-Ugamskij, 1926; *F. subpilosa litoralis*: Dlussky, 1965.

**Типы.** Неоэргатотип: рабочий — с. Курминты, северо-восточный берег озера Иссык-Куль, Г. Длусский. Гинетип: самка — Кызыл-Унгур, Ферганский хребет, 26.VII 1945 г., К. Арнольди. В коллекциях ИМЖ, ЗИН.

### 8b. *Formica subpilosa pamirica* Dlussky, 1965

*F. rufibarbis subpilosa*: Кузнецов-Угамский, 1926 (part., non Ruzsky, 1902); *F. rufibarbis caucasica*: Stitz, 1930 (non Ruzsky, 1905); *F. bipilosa*: Collingwood, 1960 (non Karawajew, 1926); *F. subpilosa pamirica* Dlussky, 1965.

**Типы.** Голотип: рабочий — Хорогский тракт, Дарвазский хребет, 11.VIII 1959 г., А. Расницын. Гинетип: самка — из того же гнезда. Паратипы: рабочие и самки из того же гнезда: рабочие — Пархар на р. Пяндж, Таджикистан, 24.X 1934 г., Луппова; рабочие, самки — Джиргаталь, Таджикистан, 8.VIII 1939 г., О. Крыжановский (коллекции ИМЖ, ЗИН).

### 8c. *Formica subpilosa ruzskyi* (Ruzsky, 1914 б) Dlussky, 1965

*F. rufibarbis subpilosa* var. *clarior* Ruzsky, 1914 (non Ruzsky, 1905); *F. subpilosa ruzskyi* Dlussky, 1965.

**Типы.** Лектоэргатотип: рабочий — восточный Цайдам, Хырма, Бурун-Цзасака, 9000 футов, начало мая 1900 г., П. К. Козлов. Гинетип: самка — Монголия, Пост Керулен, 120 км, восточнее Улан-Батора, 7.VI 1962 г., № 3380, Б. Писарский (коллекция ЗИН, ИМЖ).

**Синонимика.** *F. subpilosa* была описана М. Д. Рузским (19026) по сборам Л. С. Берга с берегов Аральского моря. В типичном местообитании этот вид окрашен очень ярко. Снизу головы иногда имеются отстоящие волоски, но чаще отсутствуют. Позднее М. Д. Рузский (1905), а вслед за ним и другие авторы (Emery, 1909 и др.) включают сюда и типичных европейских *F. rufibarbis*, а под названием *F. rufibarbis* у этих авторов фигурирует большей частью *F. cunicularia*.

В серии экземпляров коллекции ЗИН, определенных Форелем (Forel, 1903) как *F. rufibarbis clara*, имеются, наряду с *F. clara*, экземпляры *F. subpilosa* s. str. Экземпляры коллекции Федченко, определенные Майром (1877) как *F. subruja* (ЗМ МГУ, материал испорчен), на самом деле *F. subpilosa* s. str.. Н. Н. Кузнецов-Угамский (1926) необоснованно считал типичной формой горную *F. subpilosa*, а истинную типичную форму описал заново под названием *F. rufibarbis subpilosa* var. *clara*. Поскольку это название было уже занято (Forel, 1886), Санчи (Santschi, 1928) предложил для этого варьетега название *fallax*. *F. rufibarbis litoralis* К.-Уг., судя по описанию (Кузнецов-Угамский, 1926), отличается от «типичной» (горной) формы меньшими размерами (длина тела *subpilosa* 5—6 мм, а *litoralis* — не свыше 4,5 мм), но при сравнении прииссыккульских материалов, собранных нами в 1963 г., с материалами из других горных районов Средней Азии такой разницы не обнаружилось.

*F. cinerea bipilosa*, описанная В. А. Караваевым (Karawajew, 1926a) из Закавказья, является полным синонимом *F. subpilosa* s. str., что можно было легко установить, сравнив типы В. А. Караваева, имеющиеся в коллекциях ИМЖ и ИЗ УССР, с типами М. Д. Рузского (коллекции ЗИН и ЗМ МГУ). Отстоящие волоски на нижней стороне головы имеются у части типов как Караваева, так и Рузского. *F. bipilosa* Коллингвуда (Collingwood, 1960) из Афганистана на самом деле идентичны не *bipilosa* Караваева, а *pamirica* Г. М. Длусского (Dlussky, 1965), что было установлено как самим Коллингвудом после сравнения посланных нами типов этих двух форм с имеющимися у него материалом, о чем он любезно сообщил мне, так и мною после изучения присланного Коллингвудом экземпляра «*F. bipilosa*».

Поскольку название «*clarior*», примененное М. Д. Рузским (1914) для обозначения нового подвида *F. subpilosa*, было уже использовано (*F. sanguinea* var. *clarior* Ruзsky, 1905), для этого подвида было предложено новое название — *F. subpilosa ruzskyi* (Dlussky, 1965).

Штиц (Stitz, 1930) указывает для Памира *F. rufibarbis caucasica* Ruзs., но при этом пишет, что хетотаксия и опушение этой формы не отличается от таковых *F. subpilosa*, а окраска такая же, как у светлых *F. rufibarbis*, что в общем совпадает с характеристикой *F. subpilosa pamirica*.

**Географическое распространение.** Средняя Азия, побережье Каспийского моря, Афганистан, Южная Сибирь, Монголия, Северный Китай, Тибет (рис. 34). *F. subpilosa* s. str. распространена в равнинных районах республик Средней Азии, восточного и северного побережья Каспийского моря и в Северном Афганистане, но только в долинах рек и в оазисах. *F. subpilosa litoralis* обитает в горах, в бассейнах рек Чу и Сыр-Дарьи, и озера Иссык-куль, *F. subpilosa pamirica* — в долинах горных рек бассейна Аму-Дарьи (Памир, Алайская долина, Западный Афганистан). *F. subpilosa ruzskyi*, описанная М. Д. Рузским (19146) из Тибета, встречается также в Монголии, Южной Сибири, в Северном Китае.

**Географическая изменчивость.** *F. subpilosa* — политипический вид, распадающийся по крайней мере на четыре подвида. Таблица для их различения дана выше.

**Экология.** Несмотря на то, что ареал *F. subpilosa* захватывает зону пустынь, в настоящей пустыне этот вид не встречается. Он обитает лишь по сырým долинам рек и в старых оазисах. В оазисах (Ферганская долина, Бухарский оазис и др.) тугайный муравей — характернейший элемент фауны орошаемых земель, где он встречается в садах, на межах полей, по обочинам дорог, вместе с *Messor denticulatus*, *Tapinoma karavaievi*, *Camponotus turkestanicus*, *Crematogaster subdentata*. Вновь орошаемые

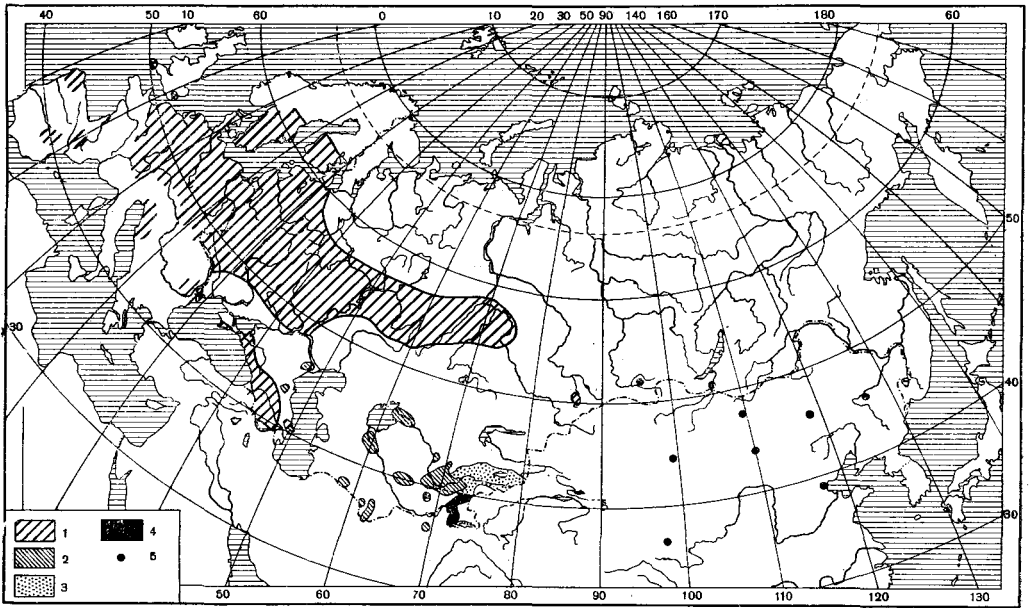


Рис. 34. Географическое распространение *F. rufibarbis* и *F. subpilosa*  
 1 — *F. rufibarbis*; 2 — *F. subpilosa* s. str.; 3 — *F. subpilosa litoralis*; 4 — *F. subpilosa pamirica*;  
 5 — *F. subpilosa ruzskyi*

земли *F. subpilosa* занимает самым последним из муравьев, лишь тогда, когда засоленность почвы достигает минимума (Длусский, 1963 г.), и может служить индикатором пригодности почвы под посевы хлопчатника. *F. subpilosa litoralis* и *F. subpilosa pamirica* встречаются в горах на высоте от 900 до 3500 м. Здесь они обитают исключительно в тальвегах горных рек и ручьев на слабо задернованных каменистых россыпях или песчаных наносах. Эти участки хорошо прогреваются, свидетельством чему может служить тот факт, что лёт крылатых особей одних и тех же видов происходит здесь на 2—3 недели раньше, чем на задернованных лугах. Так в тальвеге р. Гульчи (Алайский хребет) на высоте 1700 м, где *F. subpilosa litoralis* был самым массовым из муравьев, на галечниках, совершенно лишенных растительности, 15—16.VI 1963 г. в гнездах были крылатые особи, а на галечниках с песком, заросших мятником и другими злаками, в то время в гнездах были только личинки и белые куколки. Весьма обычен *F. subpilosa litoralis* и по сырым песчаным берегам озера Иссык-Куль.

Экология *F. subpilosa ruzskyi* почти неизвестна. П. К. Козлов нашел эту форму в Восточном Цайдаме на высоте 2700 м (Рузский, 19146). Б. Писарский в Монголии обнаружил гнезда этого подвида в галечниках и песчаных холмиках на затопляемых террасах р. Керулен.

В оазисах равнинной Средней Азии *F. subpilosa* строит глубокие подземные гнезда. Иногда камеры делаются под камнями, но редко. В горах гнезда поверхностные, так как на небольшой глубине ходы затоплялись бы водой. Камеры располагаются под камнями. Границы отдельных гнезд часто определить невозможно, ибо почти под всеми подходящими камнями на большом участке тальвега располагаются гнездовые камеры этого вида. Интересно, что в тальвегах горных речек гнезда *F. subpilosa* часто затопляются водой, но уже через день после спада воды муравьи возобновляют свою деятельность и начинают восстанавливать разрушенные ходы и добывать пищу.



В питании *F. subpilosa* насекомые играют незначительную роль. В горах их можно часто встретить в колониях тлей на ивах, а в оазисах — на верблюжьей колючке.

Крылатые самки и самцы вылетают из гнезд на севере ареала (Аральское море) в середине июля, а в Бухарском оазисе, на границе с Кызылкумами, — в конце мая—начале июня. В горах вылет происходит в июне-июле. *F. subpilosa pamirica* летит раньше, чем *F. subpilosa litoralis*. В долине р. Гульчи на высоте 1700 м 15—16.VI 1963 г. во многих гнездах *litoralis* были еще личинки половых особей, а в это время в Алайской долине на высоте 2600—3200 м вылет крылатых *pamirica* уже закончился. В Туве крылатые самки и самцы *F. subpilosa ruzskyi* были собраны З. А. Жигульской в конце июля-августа.

Самки основывают новые семьи самостоятельно. На Тянь-Шане, в Иссык-Кульской долине и на Алтае я неоднократно находил одиночных самок в камерах и реже молодые зачинающиеся гнезда из самки и нескольких рабочих.

Семьи, несмотря на то, что гнезда занимают большую площадь, немногочисленные и не идут ни в какое сравнение с семьями *F. cinerea* в среднерусских лесах. Развившиеся семьи могут принимать новых самок после брачного лета и мы находили в некоторых гнездах по несколько бескрылых самок.

#### 9. *Formica rufibarbis* Fabricius, 1793 Краснощечкий муравей

*F. obsoleta*: Latreille, 1798 (non Linnaeus); *F. stenoptera* Förster, 1850; *F. cunicularia*: F. Smith, 1858 (part); *F. fusca* r. *rufibarbis*: Forel, 1874; *F. rufibarbis* var. *subpilosa*: Рузский, 1905, Emery, 1909 (part., non Ruzsky, 1902); *F. fusca rufibarbis*: Emery, 1909.

**Типовое местонахождение.** Франция. Тип в коллекции Фабрициуса, в музее Килия (Betrem, 1955).

**Синонимика.** Дана вместе с *F. cunicularia*.

**Географическое распространение.** Средняя Европа. В СССР в зоне смешанных лесов, в лесостепной и степной зонах и в горах Кавказа и Крыма. На восток до Иртыша (рис. 34).

**Географическая изменчивость.** На равнине географической изменчивости почти не наблюдается. Некоторые кавказские горные популяции отличаются более темной окраской груди.

**Экология.** Весьма сходна с *F. cunicularia*, но в одних и тех же географических точках обитает в более влажных стациях. Так например, в Воронежском заповеднике *F. cunicularia glauca* обитает на полянах сосновых или смешанных лесов, на свежих песчаных почвах (A<sub>2</sub>), а *F. rufibarbis* — на лугах в пойме р. Воронеж.

В Южной Финляндии *F. rufibarbis* — типичный вид сухих скалистых участков и в лесу не встречается (Oinonen, 1956). В Подмосковье обитает на полянах хвойных и смешанных лесов. В окрестностях Изюма (Харьковская область) я находил гнезда этого вида в открытой степи, но он здесь редок.

Питание сходно с таковым *F. cunicularia*, особенно питанием подвида *glauca*. Гнезда небольшие, без наружных построек. Вылет крылатых происходит с середины июля до середины августа.

18

#### 10. *Formica cunicularia* Latreille, 1798

*F. fusca* «des pres» Forel, 1874; *F. fusca-rufibarbis* Forel, 1874, *F. fusca* var. *rubescens* Forel, 1904 (non Leach, 1825 = *Polyergus rufescens* Latr.); *F. fusca* var. *glebaria*: Forel, 1904 (non Nylander, 1846 = *F. fusca* L.); *F. rufibarbis*: Рузский 1905 (part., non Fabricius, 1793); *F. rufibarbis* var. *fusco-rufibarbis*: Donisthorpe, 1906; *F. fusca fusca*

var. *glebaria*: Emery, 1909; *F. fusca fusca* var. *rubescens*: Emery, 1909; *F. fusca* var. *fusco-rufibarbis*: Donisthorpe, 1911; *F. fusca glebaria*: Emery, 1912; *F. fusca* r. *glebaria*: Forel, 1915; *F. fusca* r. *glebaria* var. *rubescens*: Forel, 1915; *F. fusca* r. *glebaria* var. *fusco-rufibarbis*: Forel, 1915; *F. glebaria*: Bondroit, 1918; *F. rubescens*: Bondroit, 1918; *F. fusca glebaria* var. *rubescens*: Emery, 1925; *F. rufibarbis glebaria*: (Караваяев), 1936 (syn. nov.).

**Типовое местонахождение.** Франция.

Таблица для определения подвидов *F. cunicularia*

- 1 (2) Грудь целиком красного цвета, либо имеется небольшое пятно на верхней стороне груди. На переднеспинке и чешуйке обычно имеется несколько отстоящих волосков, на средних бедрах также ряд из отстоящих волосков. Телосложение плотное: у крупных рабочих основная поверхность эпинотума короче покатой . . . . . 10a. *F. cunicularia glauca* Ruzs.
- 2 (1) Бока груди с темными пятнами, часто эпинотум бурый
- 3 (4) Бурые пятна имеют четкие границы, часто остаются красными лишь швы груди. Телосложение стройное, эпинотум угловатый, длина его основной поверхности приблизительно равна длине покатой. Грудь и чешуйка без отстоящих волосков. На средних бедрах максимум три отстоящих волоска . . . . . 10. *F. cunicularia* s. str.
- 4 (3) Бурые пятна без резких границ, расплывчатые. Хетотаксия и телосложение как у *F. cunicularia glauca* . . . 10b. *F. cunicularia fuscooides* Dluss., ssp. nov.

10a. *Formica cunicularia glauca* Ruzsky, 1895

*F. rufibarbis* var. *glauca* Ruzsky, 1895; *F. rufibarbis*: Рузский, 1905; Караваяев, 1936 и др. (part., non Fabricius, 1793) (syn. nov.); *F. rufibarbis clara*: Рузский, 1905 (part., non Forel, 1886) (syn. nov.); *F. rufibarbis clara* var. *caucasica* Ruzsky, 1905 (syn. nov.); *F. rufibarbis* var. *katuniensis* Ruzsky, 1905 (syn. nov.); *F. rufibarbis montana* Kuznetzov-Ugamskij, 1926 (non Emery, 1893); *F. rufibarbis montana* var. *minor* Kuznetzov-Ugamskij, 1926 (syn. nov.); *F. rufibarbis* var. *glabridorsis* Santschi, 1925b (syn. nov.); *F. rufibarbis montivaga* Santschi, 1928 (syn. nov.); *F. rufibarbis* var. *sinae* Emery (Wheeler, 1929) (syn. nov.); *F. rufibarbis* var. *montanoides* Kuznetzov-Ugamskij, 1929 (syn. nov.); *F. rufibarbis volgensis* Ruzsky, 1930 (syn. nov.); *F. rufibarbis katuniensis*: Длусский, 1962 (syn. nov.); *F. cunicularia glauca*: Dlussky, 1965.

**Типы.** Лектоэргатотип: рабочий—озеро Сары-Куль, Оренбургская губ., Челябинский уезд, солонец, август 1894, М. Д. Рузский (ЗИН).

10b. *Formica cunicularia fuscooides* Dlussky ssp. nov.

*F. rufibarbis*: Рузский, 1905 (part.), Karawajew, 1926 (non Fabricius, 1793).

**Типы.** Голотип: рабочий — Армения: Алагез выше Бюракана, 13.VI 1960 г. (№ 1103), Г. Длусский. Г и н е т и п: самка — гнездо № 1091, там же на высоте 2800 м. П а р а т и п: рабочие из того же гнезда, что и эргатотип, а также рабочие, собранные там же и на высоте 2200 м (№ 1019, 1099), Г. Длусский (коллекция ИМЖ, ЗИН, ИЗ АССР).

**Синонимика** *F. rufibarbis* и *F. cunicularia*: Обзор синонимов этих видов в работах европейских мирмекологов был сделан Ярроу (Yarrow, 1954c). В работах Эмери, Фореля, Донисторпа и других мирмекологов *F. rufibarbis* фигурировал под этим названием (часто в качестве подвида или расы от *F. fusca*), а *F. cunicularia* — под названиями *glebaria* и *rubescens*. Выше уже говорилось, что в ряде работ *F. rufibarbis* фигурировал и под названием *subpilosa* (Рузский, 1905; Emery, 1909, и др., все европейские местонахождения).

Как показало изучение коллекций М. Д. Рузского (ЗИН, ЗМ МГУ) и В. А. Караваяева (ИЗ УССР), эти авторы определяли как типичную *F. rufibarbis* чаще всего *F. cunicularia glauca*, реже *F. rufibarbis*, еще реже *F. cunicularia* s. str., *F. cunicularia fus-*

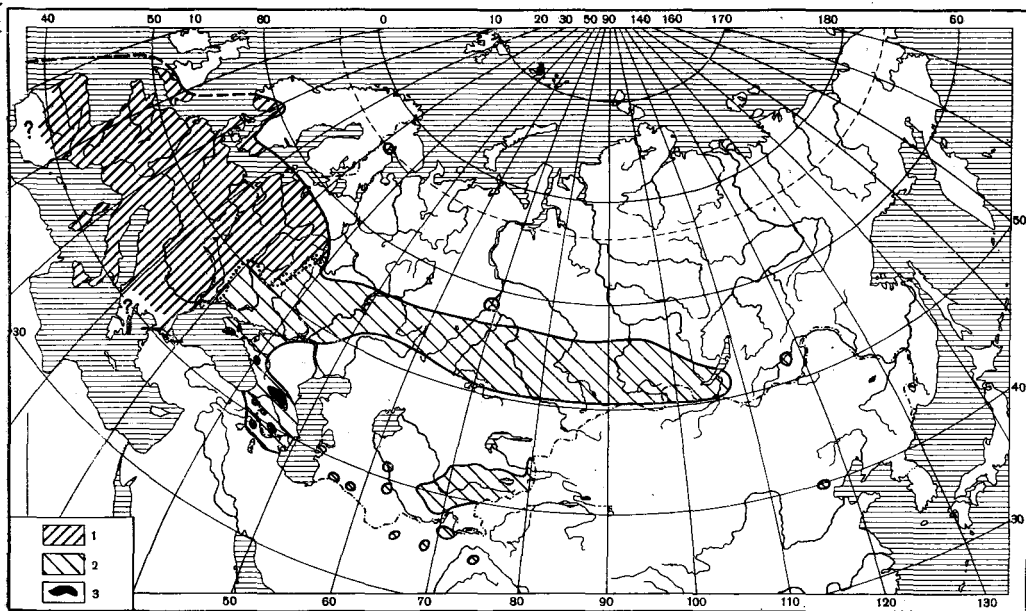


Рис. 35. Географическое распространение *F. cunicularia*

1 — *F. cunicularia* s. str.; 2 — *F. cunicularia glauca*; 3 — *F. cunicularia fuscoidea*; ? — границы распространения неизвестны

*coides* и *F. clara* (Карavaев). *F. rufibarbis glebaria* Карavaева — это смесь настоящей *F. cunicularia*, *F. cunicularia glauca* (окрестности Киева) и темных экземпляров *F. rufibarbis* из Швеции. В серии экземпляров, определенных Рузским как *F. rufibarbis clara* (ЗИН), имеются как *F. clara*, так и светлые экземпляры *F. cunicularia glauca*. Варьететы *volgensis* Ruзs. и *caucasica* Ruзs. — географические варианты *F. cunicularia glauca*.

Н. Н. Кузнецов-Угамский указывает для гор Средней Азии *F. rufibarbis* и подвид *montana* K.-Ug. (= *montivaga* Sant.) с варьететами *minor* K.-Ug. и *clara* K.-Ug. (= *transversa* Sant.). Этот подвид, так же как и *F. rufibarbis* var. *katuniensis* Ruзs., отличается от «типичной *rufibarbis*» (*cunicularia glauca*) поперечным вдавлением на эпинотуме. Но и у европейских *F. cunicularia* среди особей с обычным эпинотумом встречаются экземпляры, эпинотум которых имеет поперечное вдавление (Stärke, 1935). Типы всех новых форм Кузнецова-Угамского и var. *katuniensis* Ruзs. утеряны, но сравнение материалов из типовых местонахождений *montana* K.-Ug., *minor* K.-Ug., *katuniensis* Ruзs. показало, что там обитает только обычная среднеазиатская *F. cunicularia glauca*, *F. rufibarbis montana* var. *clara* K.-Ug., но-видимому, идентична *F. clara* For.

Санчи и Эмери описали два варьетета от *F. rufibarbis* из Северного Китая (var. *glabridorsis* Santschi, var. *sinae* Em.). Судя по описаниям и небольшим материалам из Северного Китая, имеющимся в коллекциях Советского Союза, эти формы не отличаются от *F. cunicularia glauca* в широком смысле, но не в том, как ее понимал М. Д. Рузский (1905).

**Географическое распространение** (рис. 35). Номинальный подвид распространен почти во всех странах Западной и Центральной Европы и не найден лишь в Финляндии и на севере Англии, Норвегии и Швеции. В СССР обитает на западе и в средней полосе Европейской части. Одно гнездо *F. cunicularia* s. str. найдено на Полярном круге (Беломорская биостанция МГУ, Г. Длусский).

*F. cunicularia glauca* сменяет *F. cunicularia* s. str. в лесостепной зоне и обитает в степной и лесостепной зонах Европейской части СССР, в Крыму и на Кавказе, в Северном Казахстане на юге Западной и Центральной Сибири, в горах Средней Азии и некоторых оазисах республик Средней

Азии и Афганистана. К востоку от Оби *F. cunicularia* становится редким видом, а к востоку от Байкала почти не встречается. Найден также в Северном Китае.

На Кавказе, на высоте свыше 1500 м *F. cunicularia glauca* сменяется другим подвидом — *F. cunicularia fuscoides*. Эта же форма обнаружена в горах Крыма.

**Географическая изменчивость.** *F. cunicularia* — политипический вид, распадающийся на территории СССР на три подвида: *F. cunicularia* s. str., *F. cunicularia glauca* и *F. cunicularia fuscoides*.

*F. cunicularia* s. str. и *F. cunicularia fuscoides* мало изменчивы. Рабочие *F. cunicularia glauca* гораздо более изменчивы, однако нигде эта форма не распадается на четкие подвиды. Ближе всего соответствуют приведенному выше описанию экземпляры с юга Европейской части СССР (*volgensis* Ruzs.). Закавказские экземпляры отличаются более светлой окраской и у некоторых особей голова бывает совершенно красной (*var. caucasica* Ruzs.). Для восточноевропейских и западносибирских популяций характерна некоторая редукция отстоящих волосков и большее развитие прилежащего опушения (*var. glauca* Ruzs.). В горах Средней Азии встречаются темноокрашенные популяции, часто с небольшим количеством отстоящих волосков на груди и бедрах, а иной раз и вовсе лишенных их, и меньшего размера (*montana* K.—Ug.), но здесь нельзя провести четкой границы между подвидами, как в Европейской части СССР или на Кавказе. **Экология.** К северу и западу от Москвы *F. cunicularia* s. str. обитает на полянах лиственных и еловых лесов, часто в небольших кочках. В лесостепной зоне этот вид (*ssp. glauca*) встречается на ксерофитных участках, задернованных полянах сосновых лесов, свежих песчаных почвах (А.), остепненных участках.

Экология *F. cunicularia glauca* подробно изучена Э. К. Гриффельдом (1939) в заповеднике «Лес на Ворскле» (Курская область)<sup>1</sup>. По наблюдениям этого автора, *F. cunicularia* в этих условиях самый теплолюбивый вид (температурный оптимум для развития молодежи 30—32°), но поскольку он может строить земляные холмики над гнездами (см. главу X), он заселяет и мезофитные станции. На южном безлесном склоне, где температура почвы на глубине 30 см достигала в полдень 28°, все гнезда *F. cunicularia* не имели земляных холмиков, а на прогалинах в молодой дубраве, где температура почвы на той же глубине не превышала 20°, из 12 найденных гнезд 10 имели холмики. В то же время *F. cunicularia* избегает незадернованных песчаных участков, где селится *F. cinerea imitans*.

В степной зоне *F. cunicularia* встречается как в открытой степи, так и в садах и на полянах лесных участков. В Закавказье *F. cunicularia glauca* обитает на влажных пойменных лугах.

*F. cunicularia fuscoides* — один из массовых видов на высокогорных пастбищах и лугах Кавказа, где он встречается на высоте от 1500 до 2500 м.

В средней Азии *F. cunicularia* (*ssp. glauca*) встречается от оазисов равнинной части до высоты 2700 м. В оазисах его можно встретить гораздо реже, чем *F. subpilosa*. В горах он обитает почти во всех станциях. Например, в заповеднике «Сары-Челек» (Чаткальский хребет) этот вид доминирует на каменистых россыпях на высоте 2000 м и обилен в пойме р. Ходжата на высоте 1400—1500 м. На северных склонах Алайского хребта *F. cunicularia* обычна в луговостепных разнотравных участках на высоте 1700—2000 м, в пойме р. Гульчи, на высоте 1700—2600 м. На северных склонах Таласского Алатау на небольших высотах он приурочен к самым различным станциям, но в субальпийском поясе тяготеет к мезофитным формациям. Очень часто он встречается здесь и в тальвегах реки Джабаглы и ее притоков. Довольно обычна *F. cunicularia* в арчевниках

<sup>1</sup> В работе Гриффельда *F. cunicularia glauca* называется *F. rufibarbis*.

на северных склонах Туркестанского хребта (1400 м), в тугайных лесах по берегам р. Талас (1400 м), на южных склонах с типчаком и полынью поймы р. Каракол (Центральный Тянь-Шань, 2300 м), в разнотравной злаковой луговостепи северных склонов Терской-Алатау (2200 м), в парках г. Фрунзе (около 900 м). В тальвегах горных рек *F. cunicularia* живет всегда дальше от воды, чем *F. subpilosa*, на более сухих участках, густо заросших травой. Вообще, всюду этот вид избегает участков, лишенных травянистой растительности.

На равнинах *F. cunicularia* делает земляные гнезда либо без наружных построек, либо с земляными холмиками (кочками), пронизанными ходами и камерами. Такие холмики лучше прогреваются солнцем, чем почва, и таким образом создают более благоприятные условия для воспитания личинок и куколок (Гринфельд, 1939; подробнее см. главу VII). На песчаных почвах Воронежского заповедника летние гнезда располагаются на глубине до 30—40 см, а зимние — до 1,5 м. В горах летние гнезда поверхностные, и камеры располагаются под камнями, чаще под большими плоскими плитами, хорошо нагреваемыми солнцем.

В питании *F. cunicularia* живые насекомые играют большую роль, чем у *F. fusca*. В этом отношении *F. cunicularia* занимает промежуточное положение между *F. fusca* и рыжими лесными муравьями и *F. cinerea*. Охраняемых территорий у этого вида обычно не бывает, но иногда крупные семьи *F. cunicularia glauca* начинают охранять свой небольшой кормовой участок от рыжих лесных муравьев. Но если на такой участок выложить сахар, рыжие лесные муравьи быстро занимают его, оттесняя *F. cunicularia*. Падь этот вид собирает обычно в колониях тлей на травянистых растениях.

Вылет крылатых половых особей происходит с середины июня до конца августа. На северных склонах Таласского Алатау летом 1957 г. он наблюдался 8.VII на высоте 1600 м, 8.VIII на высоте 2100 м и 23.VIII на высоте 2400 м (Длусский, 1962).

Самки основывают новые семьи самостоятельно. Семьи никогда не бывают особенно многочисленными, и в них редко можно обнаружить больше одной самки.

На горных пастбищах Армении и Северной Осетии и в Западной Европе *F. cunicularia* зарегистрирована в качестве промежуточного хозяина ланцетовидной двуустки (подробнее см. главу VI).

#### 11. *Formica clara* Forel, 1886

*F. rufibarbis* var. *clara* Forel, 1886; *F. rufibarbis clara*: Рузский, 1902, 1905 (part.); *F. rufibarbis*: Караваев, 1915 (non Fabricius, 1793, etc.); (?) *F. rufibarbis montana* var. *clara* Kuznetsov-Ugamskij, 1926; (?) *F. rufibarbis montivaga* var. *transversa* Santschi, 1928; *F. clara*: Collingwood, 1960.

**Типовое местонахождение.** Сирия, Дамаск. Не о г и н е т и п: самка — Калаи-Вомар, Рошан, восточная Бухара (Памир), 14.VII 1915 г., Лаздин (ЗИН).

**Синонимика.** Большинство мирмекологов смешивали этот вид с другими видами группы. Например, в материалах ЗИН, определенных Форелем как *F. rufibarbis clara*, имеются и типичные *clara* и ярко окрашенные *F. subpilosa*. М. Д. Рузский и В. А. Караваев часто принимали за *F. clara* ярко окрашенные экземпляры *F. cunicularia glauca*.

Типы самки и самца *F. clara*, описанные Рузским с берегов Аральского моря, погибли, но, судя по описанию, самец был действительно *F. clara*, а самка — нет, так как М. Д. Рузский (19026, 1905) ничего не пишет о блестящем брюшке самок этого вида. Вообще, *F. clara* с трудом отличается по рабочим от *F. cunicularia glauca*, так что я одно время считал ее подвидом *F. cunicularia*, но в окрестностях Самарканда обнаружил оба вида вместе, причем они хорошо отличались друг от друга и явно не смешива-

лись. По самкам и самцам *F. clara* надежно отличается от других видов группы *F. rufibarbis*.

Судя по описанию Кузнецова-Угамского (1926), *F. rufibarbis montana* var. *clara* К.-Уг. (= *montivaga* var. *transversa* Sant.) отличается от *F. clara* лишь поперечным вдавлением на основной поверхности эпинотума, но этот признак для отличия видов *Formica* не пригоден (см. главу III), так что, по-видимому, эту форму следует считать синонимом *F. clara*, а возможно и *F. cunicularia glauca*. Типы ее утеряны.

**Географическое распространение** (рис. 31). Долины рек и оазисы равнин, низкогорные районы республик Средней Азии СССР, Афганистан, Сирия, Израиль.

**Экология.** Этот вид характерен для оазисов и долин рек на равнине, но на южном Памире и в Каракоруме поднимается в горы до высоты 1800 м (Stärke, 1935). В отрогах Зеравшанского хребта близ Самарканда (перевал Тахтакарача), на высоте около 1400 м несколько гнезд *F. clara* было обнаружено в пойме небольшого ручья под камнями. Семьи немногочисленные, с одной самкой. Вылет крылатых половых особей происходит во второй половине лета и осенью.

## 12. *Formica japonica* Motschulsky, 1866

*F. fusca* var. *nipponensis* Forel, 1901a; *F. fusca* var. *japonica*: Emery, 1909; *F. fusca fusca* var. *japonica*: Wheeler, 1913; *F. fusca japonica*: Кузнецов-Угамский, 1928.

**Типы.** Поскольку типы Мочульского погибли, следует выделить не о э р г а т о т и п: рабочий — Кобе, Япония, 24.VI, Н. Н. Филищев. Г и н е т и п: самка — Приморский край, Супутинский заповедник, 15.IX 1964 г., Г. Длусский. А н д р о т и п: самец — Приморский край, Супутинский заповедник, 16.IX 1964 г. (№ 64—210), Г. Длусский.

**Замечания.** Как показал Эмери (Emery, 1909), *F. fusca* var. *nipponensis* For. — полный синоним *F. japonica* Motsch. Рабочие и самцы *F. japonica* очень похожи на таковых *F. fusca*, однако самки сильно отличаются от самок всех видов группы *F. fusca* и гораздо больше похожи на представителей группы *F. rufibarbis*. Ближе всего *F. japonica* стоит к описанной Бондруа из восточных Пиренеев *F. decipiens* (Bondroit, 1918).

**Географическое распространение** (рис. 31). Юг Приморского края, Сахалин, Курильские острова, Япония, Корейский полуостров, северо-восточные провинции КНР. В СССР крайнее западное местонахождение — междуречье Зеи и Амура (сборы Г. Зиновьева).

**Экология.** *F. japonica* — один из немногих, обитающих в южном Приморье видов *Formica* и единственный вид рода, встречающийся здесь часто. В густых лесах он редок и предпочитает селиться на полянах, в разреженных участках леса и на ровных площадках среди скал. *F. japonica* обычна на лугах по берегу моря и на безлесных остепненных сопках по западному берегу озера Ханка и в окрестностях Хасана. На юге Японии обычна в горах.

На склонах сопки гнезда *F. japonica* часто располагаются под камнями. На лесных полянах гнезда обычно имеют хорошо заметные издали надземные земляные холмики, пронизанные ходами и камерами и почти лишенные растительности.

Вылет крылатых происходит в июле — начале августа. Самки основывают гнезда самостоятельно: я несколько раз находил одиноких бескрылых самок в первичных гнездовых камерах в земле.

## Группа *Formica gagates* Latr.

### 13. *Formica gagates* Latreille, 1798

*F. gagates*: Mayr, 1855 (part.); *F. fusca* st. *gagates*: Forel, 1874 (part.); *F. fusca gagates* var. *muralewiczii* Ruzsky, 1905; *F. fusca gagates*: Emery 1909.

**Типовое местонахождение.** Франция.

**Синонимика.** Майр (Mayr, 1855) объединил под названием *F. gagates* настоящую *F. gagates* и *F. picea*. В монографии М. Д. Рузского (1905) под названием *F. gagates* выступает *F. picea*, а настоящую *F. gagates* этот автор описал заново под названием *F. fusca gagates* var. *muralewiczii* (Emery, 1909).

**Географическое распространение** Южная и Средняя Европа, в СССР — Карпаты, Молдавия, Донбасс, Крым, Кавказ (рис. 31).

**Экология.** *F. gagates* в СССР встречается на юге Европейской части, в сохранившихся участках широколиственных лесов. На Кавказе и в Крыму в горы не поднимается. Гнезда в земле без наружных построек. Вылет крылатых происходит в Крыму в июне—июле. Самки основывают новые семьи самостоятельно.

## Группа *Formica uralensis* Ruzs.

### 14. *Formica uralensis* Ruzsky, 1895.

#### Черноголовый муравей

**Типовое местонахождение.** Оренбургская область, верхнее течение р. Урал. Типы, по-видимому, имеются в коллекции М. Д. Рузского (ЗИН), но не обозначены.

**Замечания.** До сих пор все мирмекологи относили *F. uralensis* к подроду *Formica* s. str. на основании внешнего сходства рабочих этого вида с рабочими *Formica* s. str. и гнездостроения, схожего с *F. pratensis*. Но и в прежних работах всегда отмечалось, что по основному признаку — структуре лобной площадки, которым отличаются подроды *Formica* s. str. и *Serviformica*, *F. uralensis* сходен с *Serviformica*. Сравнение самцов *F. uralensis* с самцами *Formica* s. str. и *Serviformica* показывает, что они весьма далеки от самцов *Formica* s. str., но в то же время очень сходны с самцами ряда видов *Serviformica* (*F. picea*, *F. gagatooides*). Поскольку самцы *Formica* — наиболее консервативная и медленно изменяющаяся каста (см. главу II), приходится считать сходство рабочих *F. uralensis* и *Formica* s. str. вторичным. Что же касается гнездостроения, то у некоторых *Serviformica* (*F. picea*, *F. cinerea imitans*) наблюдаются примитивные наружные гнездовые холмики из растительных остатков, так что не вызывает сомнения, что такой тип гнездостроения мог возникнуть независимо в подрode *Serviformica*.

**Географическое распространение.** Вся Сибирь, кроме северо-восточных областей и тундры, Северный Казахстан, Урал, Северная Монголия, Северный Китай. В Европе редок, встречается на болотах Северной и Средней Европы, на западе — до Швейцарии и Дании (рис. 36).

**Экология.** В Южной Сибири и в Северной Монголии *F. uralensis* — эвритопный вид, обитающий преимущественно на лугах и в остепненных участках азиатской лесостепи. В лесах не встречается. В Европе (Skwarга, 1926; Petal, 1964 и др.), на севере Западной Сибири (Рузский, 1925а, сборы А. П. Расницина с Северного Урала) и в Приморье (Бальц, 1915; Кузнецов-Угамский, 1928), т. е. по границам ареала, обитает исключительно на болотах, причем в Европе — преимущественно на торфяниках. Мнение Н. Н. Кузнецова-Угамского (1928), что первичным для этого вида является гигрофильность, а эвритопность появлялась вторично, явно ошибочно. Но, с другой стороны, нельзя, как это делал М. Д. Рузский (1925а), считать его «типичным степняком». *F. uralensis* — типичный лесостепной азиатский вид.

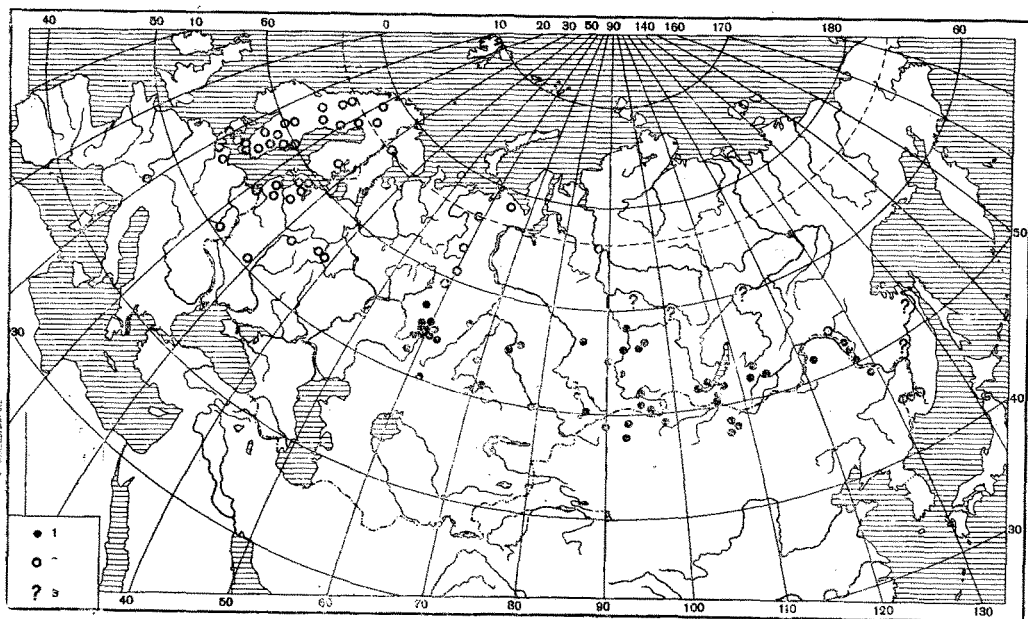


Рис. 36. Географическое распространение и экологические особенности *F. uralensis*  
 1 — в различных станциях, часто ксерофитных; 2 — на болотах; 3 — экология неизвестна

Крайнее своеобразие экологии *F. uralensis* в Европе, где он обитает исключительно на болотах, и некоторый разрыв ареала (от Урала до Московской области, рис. 36) дают возможность предположить, что мы имеем дело с двумя видами. Однако изучение экологии *F. uralensis* показало, что он встречается на болотах не только в Европе, но всюду по границам ареала, кроме южной (рис. 36). Европейские популяции морфологически отличаются от сибирских и монгольских меньшими размерами и более тусклой окраской груди, но эти отличия абсолютно недостаточны для того, чтобы считать их разными видами.

Некоторые авторы (Фридерикс, 1932 и др.) считают, что *F. uralensis* обитает в Европе на болотах вследствие того, что с других открытых стадий он вытесняется конкурирующими видами муравьев. Действительно, экология *F. uralensis* в лесостепях Южной Сибири и *F. pratensis* в лесостепях Европейской части СССР довольно сходна. В Сибири луговой муравей крайне редок и вместе с черноголовым не встречается. Однако эта гипотеза не объясняет, почему *F. uralensis* обитает на болотах на севере и в Приморском крае, где трудно найти другие массовые виды со сходной экологией.

В свою очередь, Шперк (Spärk, по Bisgaard, 1944), а следом за ним Бисгаард (I. с.) высказывают предположение, что в доледниковую эпоху в Северной Европе климат был гораздо теплее и суше и здесь жили широко распространенные степные (лесостепные? — Г. Д.) виды животных. С изменением климата и наступлением лесов эврибионтные виды (*F. uralensis*, *Sisicta betulina* Pall., *Spermophilus rufescens* Pall. и некоторые др.) были оттеснены лесами в немногие места, где сохранилась низкорослая растительность, т. е. на болота, а стенобионтные виды — вымерли.

По-видимому, имели место оба этих явления, но в случае с *F. uralensis* преобладало вытеснение за счет исчезновения стадий, пригодных для обитания, а у *F. picea* — за счет конкуренции других видов.

Гнезда *F. uralensis* напоминают небольшие гнезда *F. pratensis* и, как и типичные гнезда *Formica* s. str., имеют «внутренний конус» из крупных



кусков толстых стеблей травы, длиной 2,5 — 12,5 см и купол из более мелких растительных остатков. Земляной вал развит слабо. Наиболее крупные гнезда, найденные М. Д. Рузским (1905), имели диаметр купола 20 см и высоту 12,5 см. В. Бальд (1915) описывает из Амурской области гнездо с холмиком диаметром 58 см и высотой 30 см. Часто гнезда находятся в кустиках спиреи, багульника и других растений.

В Европе обитает на осоковых или чаще на сфагновых болотах и строит небольшие гнезда с куполами из сфагнома и стеблей травы, диаметром от 10 до 150 см и высотой до 55 см. Так как почвенная вода на болотах находится близко от поверхности, внутренний конус, как правило, не углублен в воронке, а расположен внутри купола или земляного вала, который в этих условиях бывает хорошо развит. Ходы идут почти до грунтовой воды, но, так как она находится на небольшой глубине, основная жизнь муравейника сосредоточена в надземной части (Skwarra, 1929b, и др.). В азиатской части ареала наблюдаются колонии из нескольких гнезд, соединенных между собой тропами или подземными ходами (Рузский, 1905)↓

М. Д. Рузский (1905, стр. 351) писал о поведении *F. uralensis* следующее: «Черноголовый муравей принадлежит к сумеречным, а может быть даже и ночным животным. Днем он не покидает гнезда, а выходит из него с наступлением сумерек и вечерней зари; в это время я часто встречал рабочих его, бродивших по степи и занимавшихся фуражировкой и собиранием материалов для гнезда. Ползающим на растениях, подобно *F. pratensis* или *F. rufibarbis* (*cunicularia* — Г. Д.), не приходилось его видеть».

Вылет крылатых происходит в июле—августе.

#### ПОДРОД *FORMICA* S. STR. (LINNAEUS, 1758)

G. MÜLLER, 1923

Тип подрода: *Formica rufa* Linnaeus, 1761.

В данной работе *Formica* s. str. рассматривается в том объеме, как его впервые очертил Мюллер (G. Müller, 1923). Форель (Forel, 1913) включал в этот подрод также и *Coptoformica*, а Вилер (Wheeler, 1913) и другие американские мирмекологи понимали этот подрод еще шире, включая в него также и *Serviformica* и «группы» *neogagates*, «*exsecta*» (*exsectoides*), *microgyna* и даже *Raptiformica* (Wilson, Brown, 1955).

В подроде насчитывается 26 видов, из которых в СССР (и в Палеарктике в целом) обитают 6 видов и в Неарктике — 20 видов. Форель (Forel, 1875) описал *F. berthoudi* из Южной Африки, но это, по-видимому, ошибка, поскольку, с одной стороны, этот вид, судя по описанию, почти не отличается от *F. rufa*, а, с другой стороны, никто больше не находил в Южной Африке представителей этого рода.

#### 15. *Formica truncorum* Fabricius, 1804.

Красноголовый муравей

*F. truncorum* Fabricius, 1804, Bondroit, 1918; *F. truncicola* Nylander, 1846; *F. rufa truncicola*: Forel, 1874; *F. rufa truncicola* var. *truncicolo-pratensis* Forel, 1874; *F. rufa pratensis* var. *rufo-truncicola* Ruzsky, 1895; *F. truncicola truncicola*: Wheeler 1913; *F. truncicolo-pratensis*: Bondroit, 1918; *F. rufa truncorum*: Караваев, 1936 (syn. nov.); *F. truncorum* var. *menozzii* Krausse, 1926 (syn. nov.); *F. truncorum* ab. *stitzii* Krausse, 1927 (syn. nov.); *F. truncorum* ab. *staegeri* Krausse, 1927 (syn. nov.); *F. truncorum* var. *truncicolo-pratensis*: Stitz, 1939 (syn. nov.); *F. rufa*: Мариковский, 1956, Marikovsky, 1961 (non Linnaeus, 1761) (syn. nov.).

Типовое местонахождение. Европа. Типы Фабрициуса находятся в коллекции музея в Киле (Betrem, 1955).

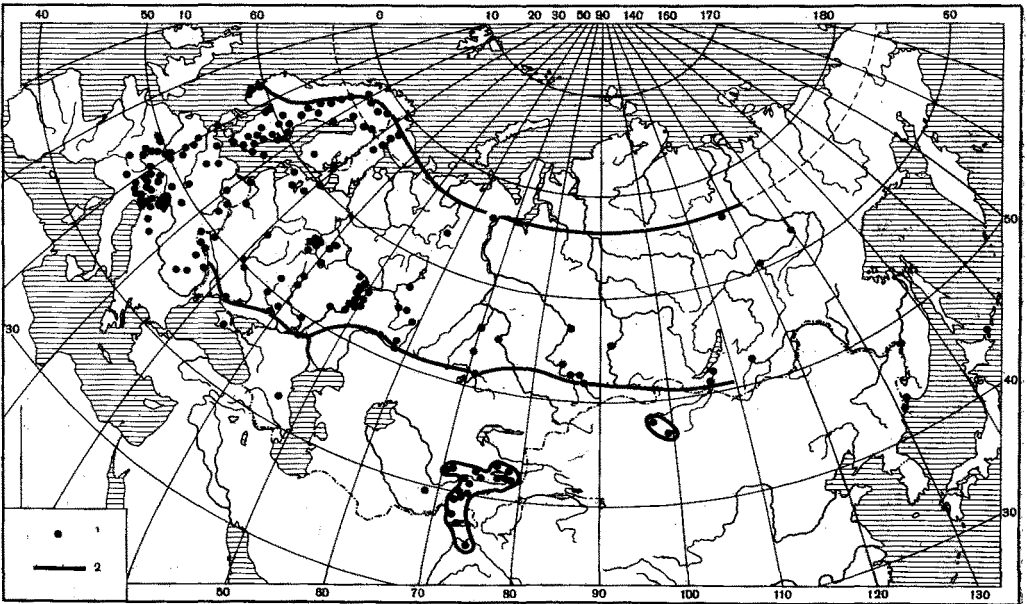


Рис. 37. Географическое распространение *F. truncorum*

1 — точки нахождения; 2 — границы массового распространения

**Синонимика.** *F. truncorum* F., недостаточно полно описанная Фабрициусом в 1804 г., затем была вторично описана Ниландером под названием *F. truncicola*. Последнее название долго держалось в литературе, несмотря на то, что Бондруа (Bondroit, 1918) в 1918 г. указал на ошибку Ниландера.

В работах П. И. Мариковского (1956, Marikowsky, 1961), посвященных биологии муравьев гор Средней Азии, *F. truncorum* фигурирует под названием *F. rufa*.

*F. truncicola* var. *yessensis* Фореля в действительности *F. lugubris* (см. ниже).

**Географическое распространение.** Северная и Средняя Европа (в Великобритании нет), Сибирь, Дальний Восток, горы Средней Азии, Каракорум, Монголия, Северо-Западный Китай (рис. 37). В Крыму и на Кавказе редок.

**Географическая изменчивость.** В Европе довольно обычны темно-окрашенные популяции (var. *truncicolo-pratensis* For.), у которых лоб и темя даже у крупных рабочих буроватые. Однако скutum самок даже в таких семьях красноватый и всегда светлее, чем скутеллум. В средней полосе Европейской части СССР часто попадаются особи, у которых отстоящие волоски имеются также и на рукояти усиков.

В горах Средней Азии все экземпляры окрашены гораздо светлее, чем европейские, а у самок всегда имеется яркое пятно на основании 1-го тергита брюшка и часто все брюшко буро-желтое. Хетотаксия развита почти так же, как у европейских.

На Дальнем Востоке (Приморский край, Курилы) обитают очень яркие *F. truncorum* с нормальной хетотаксией, правда на рукояти усиков отстоящих волосков у них не бывает.

**Экология.** В Средней полосе Европейской части СССР красноголовый муравей обитает в молодых и средневозрастных лесах (Длусский, Захаров, 1963, 1965), причем предпочитает сосновые леса и субори на супесчаных почвах, но встречается и в смешанных елово-березовых лесах на суглинистых почвах и даже изредка образует в этих условиях колонии. Численность этого вида в Европейской части СССР редко бывает высокой.

На Полярном круге (Беломорская биостанция МГУ) я находил гнезда красноголового муравья на полянах сосновых лесов на песчаных почвах.

В Московской и Владимирской областях он часто встречается в сосновых монокультурах в возрасте до 30—40 лет, на сухих и свежих песчаных почвах ( $A_1$ — $A_2$ ), причем как на заросших травой полянах и опушках, так и под пологом леса. Изредка можно найти гнезда и в молодых лиственных лесах или сложных ельниках на суглинистых почвах, но в этих условиях гнезда редко достигают больших размеров. Однако в окрестностях станции Гребнево (Московской области) мы обнаружили в сложном ельнике на свежей тяжелой супеси небольшую колонию этого вида из одного крупного и десятка мелких гнезд.

В Воронежском заповеднике *F. truncorum* живет в сложных сосняках (до 30—40 лет или в распадающихся) на свежих почвах ( $A_1$ — $B_2$ ), либо на заросших травой полянах, либо в молодняках. В сухих борах ( $A_1$ ), даже молодых, не встречается. Может быть встречен и среди кустарника в остепненных участках лесостепи (Караваев, 1936; Рузский 1905) и в лесных участках степной зоны.

На Кавказе и в Крыму изредка встречается в горах на высоте до 1500 м (Караваев, 1936). В Австрийских Альпах красноголовый муравей доминирует в зоне средних высот (1000—1500 м), но изредка встречается и выше (Eichhorn, 1964).

В горах Средней Азии *F. truncorum* обитает на высоте 900—2600 м. В Центральном и Западном Тянь-Шане и на Алае красноголовый муравей встречается в кустарниковых зарослях по краям тальвегов, на луговостепных южных склонах и в разреженных плодовых лесах. Нигде численность его в этих условиях не бывает высокой.

Наиболее благоприятные условия для существования *F. truncorum* находит в еловых лесах восточного Тянь-Шаня (Заилийский Алатау, Терской-Алатау и др.). В долине р. Тургень-Аксу (Терской-Алатау) этот вид обитает и в еловых лесах и на остепненных южных склонах, но в последних стациях численность его в несколько раз меньше. Экология и биология красноголового муравья в этих условиях подробно изучалась П. И. Мариковским, (1956, 1964, Marikowsky, 1961). По данным этого исследователя, *F. truncorum* редок в густых сомкнутых лесах, в зарослях кустарников и среди высокотравья, но зато в разреженных лесах паркового характера и на многочисленных полянках гнезда встречаются через 10—30 м. С 1955 по 1961 г. численность *F. truncorum* в еловых лесах хребта Терской-Алатау постепенно снижалась и этот вид замещался *F. sanguinea*.

В Европе и Сибири *F. truncorum* строит гнезда, как правило, около пней (рис. 69), так что европейские энтомологи иногда даже называют его «пневым муравьем». Гнезда обычно не бывают крупными, и купола имеют неправильную форму. В еловых лесах среднеазиатских гор гнезда также делаются возле пней, но здесь они достигают больших размеров и тогда пень скрывается под куполом. В этих условиях гнезда *F. truncorum* очень похожи на гнезда рыжих лесных муравьев. В лесах материалом для постройки купола служат хвоя и мелкие веточки.

На открытых местах в горах Средней Азии гнезда либо имеют снаружи вид правильных куполов, построенных из камешков диаметром около 5 мм и сухой травы, либо размещаются в трещинах скал или расселинах между большими камнями.

Активные хищники, охотящиеся на деревьях, в траве и на почве. Глубоких постоянных троп не образуют. Собирают падь тлей, живущих как на деревьях, так и на травянистых растениях, но в наших лесах предпочитают виды рода *Cinara*, живущие на соснах, и других представителей семейства *Lachnidae*. Территория отдельных гнезд достигает в Средней полосе Европейской части СССР 0,25 и даже 0,5 га.

Вылет крылатых половых особей растянут и происходит с июня до августа. Самки основывают новые семьи паразитически в гнездах *F. fusca*

и других *Serviformica*, лишенных самки (см. главу V). Старые семьи в условиях Европейской части СССР моно- или олигогинные.

Перспективно использование красноголового муравья для борьбы с вредителями молодых лесов Европейской части СССР (Длусский, Захаров, 1963, 1965) и парковых еловых лесов Киргизии (Мариковский, 1956). В плодовых лесах этот вид вреден, так как разводит червецов и щитовок, что приводит к отмиранию отдельных веток и даже гибели деревьев (например, алычи), что мы могли наблюдать в плодовых лесах Чаткальского хребта (заповедник «Сары-Челек»). На горных пастбищах Восточной Киргизии (Терской-Алатау) приносит вред, так как является промежуточным хозяином ланцетовидной двуустки (Логачева, 1965).

#### 16. *Formica pratensis* Retzius, 1783.

##### Луговой муравей

*F. pratensis* Retzius, 1783; *F. congerens*: Förster, 1850 (non Nylander, 1846); *F. rufa* var. *rufo-pratensis* Forel, 1874 (part.); *F. rufa* r. *pratensis*: Forel, 1874; *F. rufa pratensis* var. *truncicolo-pratensis* Forel, 1874 (part.); *F. rufa pratensis*: Рузский, 1905 (part.); *F. rufa pratensis* var. *nigricans* Emery, 1909; *F. rufa pratensis* var. *ciliata* Рузский, 19156 (non Mayr, 1886) (syn. nov.); *F. pratensis* var. *cordieri* Bondroit, 1917; *F. rufa rufo-pratensis minor pratensoides* Gösswald, 1951a; *F. nigricans*: Yarrow, 1954, Gösswald, Schmidt, 1961b etc.; *F. cordieri*: Gösswald etc., 1961, etc.

**Типовое местонахождение.** Европа.

**Синонимика.** Название *F. pratensis* Ретциус дал «Fourmi rousse des prés» де Гера, описание которого было настолько неудовлетворительным, что могло быть отнесено к многим видам *Formica*. Однако все мирмекологи пользовались этим названием до тех пор, пока Ярроу (Yarrow, 1955) не предложил заменить его на *F. nigricans* Em., поскольку название «*F. pratensis* Retz.» есть *nomen nudum*, а первое новое название было предложено Эмери. С этого времени название *F. nigricans* для этого вида стало появляться на страницах мирмекологической литературы, а после выхода работы Гессвальда и Шмидта (Gösswald, Schmidt, 1960b) полностью вытеснило название *F. pratensis*. Однако Номенклатурная комиссия II съезда мирмекологов (Вюрцбург, ФРГ) постановила восстановить для этого вида старое название (*F. pratensis* Retz., 1783), так как оно использовалось в литературе уже более 150 лет и var. *nigricans* Em. является синонимом var. *cordieri* Bondr. (Tagungsbericht der Arbeitsgruppe., 1963). *F. pratensis*, в том объеме, как он рассматривается в настоящей работе, западноевропейские мирмекологи делят на два вида: *F. pratensis* Retz. (= *F. nigricans*: Yarrow) и *F. nigricans* Em. (= *F. cordieri* Bondr.) (синонимика Номенклатурной комиссии, Tagungsbericht der Arbeitsgruppe..., 1963 на основании изучения типов Эмери и Бондруа). Последняя форма была описана М. Д. Рузским (19156) под названием *F. rufa pratensis* var. *ciliata*.

Рабочие и самцы этих форм почти не отличаются друг от друга, но у *F. pratensis* самки лишены отстоящих волосков, а у *F. nigricans* — покрыты обильными отстоящими волосками. Экологических отличий не было обнаружено (Gösswald etc. 1961). На мой взгляд, эти формы являются экологическими расами одного вида, на которые не распространяются правила приоритета. Ниже рассматриваются причины такой точки зрения.

1. Почти на всей территории, где луговой муравей обитает в СССР, во всяком случае во всех точках, где проводились достаточно полные сборы, встречаются обе формы. Анализ литературных данных показывает, что такая же картина наблюдается и в Западной Европе. Лишь в Средней Азии встречается только форма с волосистыми самками.

2. Разделяя эти формы, западноевропейские авторы указывают, что самок с промежуточным характером хетотаксии не встречается (Gösswald etc., 1961). Однако еще Ярроу (Yarrow, 1955) указывал, что такие промежуточные особи встречаются. В коллекциях ЗИН из 44 самок *F. pratensis* 23 — типичные *pratensis*, 10 — «*nigricans*» и 11 — с промежуточным характером хетотаксии. В Воронежском заповеднике в одном из гнезд (В—43) мы обнаружили все три типа самок. Это трудно объяснить гибридизацией,

Место сбора	Группа	№ гнезда	Группа I		Группа II		Группа III		Сумма
			Самка	Самка	Самка	Самка	Самка		
Воронежский заповедник	A	B-124	0	1	0	0	0	1	
		B-125	4	2	0	0	0	6	
		B-127	4	1	0	0	0	5	
		B-323	2	0	0	0	0	2	
	B	B-43	10	9	5	5	2	31	
		B-133	20	16	2	0	0	38	
C <sub>1</sub>	BH-1	0	0	0	0	1	1		
	B-119	0	0	0	0	1	1		
Московская обл.	C <sub>2</sub>	П-2	0	0	0	0	11	11	
		П-6	0	0	0	0	1	1	

Рис. 38. Изменчивость волосистости самок *F. pratensis* и разделение гнезд на группы

так как гнездо находилось в центре участка соснового леса площадью около 20 га, на котором находилось 21 гнездо формы «*nigricans*». Во втором гнезде (В—133), из которого была собрана большая серия крылатых самок, часть самок была типа «*pratensis*», а часть — промежуточные между «*nigricans*» и «*pratensis*». Изменчивость самок в некоторых изученных гнездах показана на рис. 38.

3. Гессвальдом, Паваном и др. (Gösswald etc., 1961) на основании биометрических исследований итальянских популяций было установлено, что рабочие этих форм отличаются рядом статистических показателей. Наиболее резкие отличия наблюдались при сравнении корреляций длины и ширины головы, что выражается в наклоне линии регрессии. У «*pratensis*» она наклонена к горизонтальной оси под углом 52—53°, а у «*nigricans*» — 48—49°. В уравнении линии регрессии ( $y = a + bx$ ) наклон линии регрессии определяется величиной  $b$ , которая является тангенсом угла наклона. Таким образом для итальянских популяций «*pratensis*»  $b = 1,28-1,32$ , а «*nigricans*» —  $b = 1,11-1,15$ .

Для биометрического анализа мною была измерена длина и ширина головы у 104 рабочих *F. pratensis*, которые были разбиты на четыре группы: А — «*pratensis*» (Воронежский заповедник), В — промежуточные (Воронежский заповедник), С<sub>1</sub> — «*nigricans*» из Воронежского заповедника, С<sub>2</sub> — «*nigricans*» из Приокско-террасного заповедника. При сопоставлении этих промеров (рис. 39) было обнаружено, что в наших условиях нет таких резких различий у рабочих «*pratensis*» и «*nigricans*», как в Италии. Хотя угол наклона линии регрессии у «*pratensis*» больше, чем у «*nigricans*», его абсолютное значение у популяций «*pratensis*» из Воронежского заповедника такое же, как у «*nigricans*» из Италии. Наибольшие достоверные различия найдены для «*pratensis*» и «*nigricans*» из Воронежского заповедника (коэффициент  $b$  соответственно  $1,13 \pm 0,005$  и  $1,06 \pm 0,006$ ). Различия между «*pratensis*» из Воронежского заповедника и «*nigricans*» из Приокско-террасного заповедника ( $b = 1,09 \pm 0,006$ ) еще меньше. Рабочие из гнезд с промежуточными самками неотличимы от рабочих «*nigricans*», хотя в гнездах их находятся самки, больше приближающиеся к «*pratensis*».

4. В условиях Воронежского заповедника наблюдаются различия в экологических требованиях к месту гнездобстрояния и связанные с этим различия в гнездобстроянии

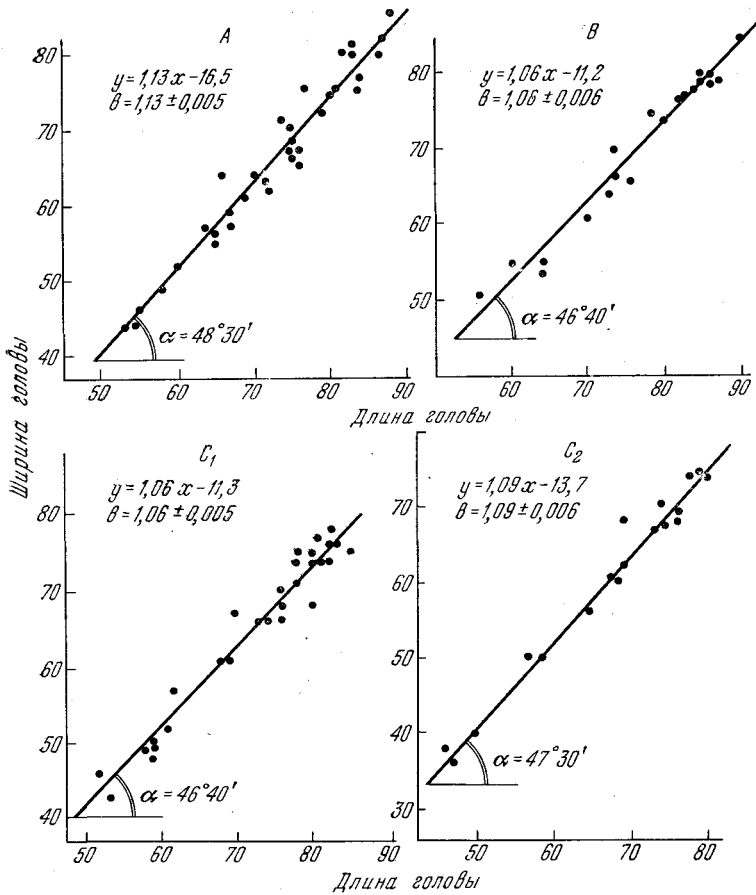


Рис.39. Корреляция длины и ширины головы рабочих *F. pratensis* из разных групп гнезд (см. рис. 38)

Размеры даны в делениях окуляр-микронметра бинокуляра МБС-1 ( $10 = 0,247$  мм);  
 $b = \text{tg} \alpha$

(см. ниже), однако разница именно такого порядка и должна наблюдаться у экологических рас одного вида.

5. Гессвальд и Шмидт (Gösswald, G. Schmidt, 1960a) наблюдали различия в поведении самцов «*pratensis*» и «*nigricans*» при спаривании. Однако сходные этологические различия найдены и у экологических рас *P. polycetena* (Gösswald, G. Schmidt, 1960b).

Таким образом, видно, что пока нет оснований для разделения этих видов.

**Географическое распространение.** Западная Европа (в Великобритании только на юге, в Норвегии и Дании не обнаружена); в Европейской части СССР и Западной Сибири северная граница ареала совпадает с северной границей зоны смешанных лесов (за пределами этой границы найдена лишь на Соловецких островах Бирулей), а южная — с южной границей степной зоны; на юге Восточной Сибири до Комсомольска на Амуре, но к востоку от Енисея этот вид встречается очень редко; в горах Средней Азии, но иногда встречается и на равнине, в тугаях рек (рис. 40).

**Экология.** В лесной зоне Европейской части СССР *F. pratensis* обитает на полянках и просеках сосновых лесов на песчаных и супесчаных почвах, на дюнах (в Прибалтике). В Московской области иногда небольшие гнезда этого вида (*r. pratensis*) можно встретить и на полянах молодых смешанных лесов на легких суглинках. Разницы в экологии экологических рас в этих условиях мы не обнаружили.

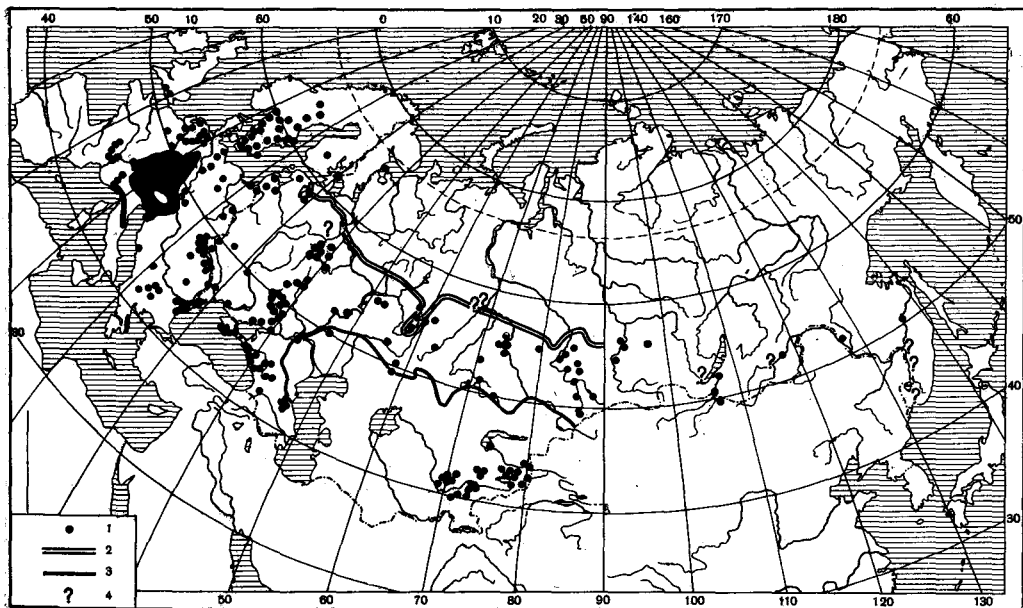


Рис. 40. Географическое распространение *F. pratensis*

1 — точки нахождения; 2 — южная граница зоны тайги; 3 — южная граница степной зоны; 4 — сомнительные находения (*F. pratensis* или *F. lugubris*)

В лесостепной зоне (Воронежский заповедник, Галичья гора) раса *pratensis* лугового муравья обитает преимущественно на остепненных участках и в редких молодых лиственных лесах, а раса *nigricans* — в сосновых лесах 25—40-летнего возраста, часто под пологом леса.

В лесах луговой муравей обитает в молодых и приспевающих насаждениях и при переходе их в средневозрастные сменяется другими видами. Дело тут не только в конкуренции других видов. Например, в участке сосновой монокультуры на свежей супеси площадью около 40 га в Воронежском заповеднике автором были сделаны полные учеты гнезд *Formica* s. str. в 1956 и 1962 гг. За это время ни условия освещенности (сомкнутость крон 0,8—0,9), ни характер травянистой растительности (мертвопокровный лес, покрытие менее 0,1) не изменились. Количество гнезд других видов (только *F. rufa*) тоже почти не изменилось (было 5 гнезд, стало 6, все по краям квартала, плюс 3 завезенных гнезда *F. polycetena* с территорией 0,1 га). В то же время в 1956 г., когда насаждения были в возрасте 30 лет, здесь было 32 гнезда *F. pratensis*, а спустя 6 лет стало 22.

В сибирских лесостепях луговой муравей является эвритопным видом (Рузский, 1946).

М. Д. Рузский, указывая *F. pratensis* как один из массовых видов степной зоны, однако типичным степняком его не считал, «так как (его) гнезда помещаются всегда на окраинах степи поблизости к кустарникам или опушке леса, куда они неизменно заходят, собирая там обломки сучьев, из которых строят наружные конусы и которыми выполняют внутренность воронок своих гнезд» (стр. 78). Однако позднее В. А. Караваев (1935) обнаружил гнезда этого вида в открытой травянистой степи окрестностей Мариуполя (Жданов). Я находил в сходных условиях в окрестностях Изюма (Харьковская область) гнезда лугового муравья, построенные из кусков сухих стеблей конского щавеля и других травянистых растений с деревянистыми стеблями.

На Кавказе и в Крыму обычен и в предгорьях, и в горах, где поднимается до высоты 2500 м.

В горах Средней Азии гнезда *F. pratensis* встречаются от предгорий (900 м) до высоты 2200 м в степи с кустарником, в ивовых тугаях, лугово-степи, розариях, арчевниках и на высокогорных разнотравных лугах. П. И. Мариковский (1962в) изучал биологию этого вида в низовьях р. Или, где он обитает в ивовых и облепиховых тугаях. В среднем течении р. Или этот исследователь, несмотря на тщательные поиски, *F. pratensis* не обнаружил.

На севере Западной Европы обитает в сосновых лесах на песчаных почвах (Donisthorpe, 1915), в Альпах — от предгорий до высоты 1500 м (Eichhorn, 1964), а на горе Витоша (Болгария) встречается на высоте от 600 до 2000 м, доминируя в смешанных лесах на глинисто-песчаных почвах (Атанасов, 1952).

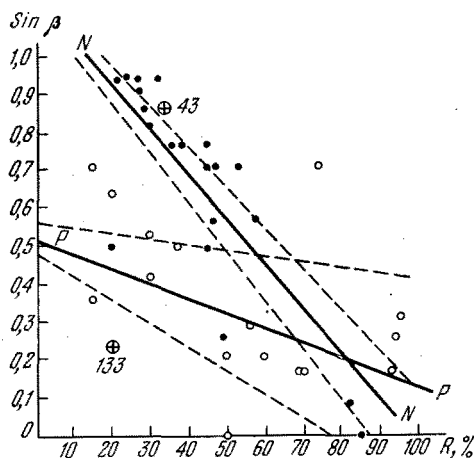


Рис. 41. Зависимость угла наклона пологого ската купола гнезд *F. pratensis* ( $\beta$ ) от количества прямой солнечной радиации ( $R, \%$ )

N — N, ● — «*nigricans*»; P — P, ○ — *pratensis*; ⊕ — гнезда с промежуточными самками. Пунктиром показаны границы изменчивости линии регрессии в пределах ошибки коэффициентов  $a$  и  $b$  уравнения  $\text{Sin } \beta = a + bR$ .

Гнезда лугового муравья обычно имеют плоский купол и широкий земляной вал диаметром до 3 м. Под пологом леса гнезда бывают и с высоким куполом. Как известно, муравьи рода *Formica* могут менять тепловой режим гнезд, изменяя угол наклона купола к солнцу, т. е. высоту гнезда, и, наоборот, высота гнезд зависит от освещенности. Эта зависимость ближе всего отражается формулой  $\text{Sin } \beta = a + bR$ , где  $\beta$  — угол наклона, пологой стороны купола муравейника,  $R$  — количество солнечной энергии падающей на купол (на горизонтальную поверхность), в процентах от максимально возможной для данного места; коэффициент  $a$  — положительная величина,  $b$  — отрицательная (подробнее см. главу VII).

В условиях Воронежского заповедника мы обнаружили, что у расы *nigricans* ( $n = 20$ ) высота гнезд (точнее угол  $\beta$ ) больше зависит от освещенности ( $b = 0,0119 \pm 0,0012$ ), при равной освещенности в затененных местах гнезда в среднем выше ( $a = 1,165 \pm 0,035$ ), чем у типичной *pratensis* ( $a = 0,528 \pm 0,038$ ;  $b = 0,0039 \pm 0,0024$ ;  $n = 15$ ) (рис. 41). Это биологическое приспособление позволяет типичной *F. pratensis* занимать более освещенные станции, но мешает ей проникать под полог леса, и, наоборот, позволяет расе *nigricans* существовать в лесах с большой сомкнутостью крон, но делает затруднительным существование этой формы на открытых местах. Возможно, такая зависимость связана с различиями в температурном режиме, необходимым для воспитания молодежи.

Гнезда лугового муравья легко отличаются внешне от гнезд рыжих лесных муравьев и красноголового муравья, так как купола их построены из крупных растительных остатков, сцементированных песком, чего никогда не наблюдается у рыжих лесных муравьев. Иногда купол кажется сделанным целиком из песка, среди которого имеются лишь редкие отдельные палочки. Но «внутренний конус», как правило, состоит только из веток. От гнезд к деревьям с колониями тлей идут четкие дорожки, обычно углуб-



ленные в земле, а местами даже закрытые сверху. Эти дорожки используются муравьями в течение долгих лет: во Владимирской области я наблюдал, как рабочие одного гнезда лугового муравья пользовались одними и теми же дорожками в течение не менее 15 лет.

В питании лугового муравья преобладают мертвые насекомые и падаль. Последний вид пищи у него всегда преобладает, и симбиоз с тлями развит у *F. pratensis* в большей степени, чем у всех других видов *Formica* s. str. Иногда поедает и живых насекомых, но деятельность его недостаточна для того, чтобы предотвратить вспышки массового размножения хвоегрызущих вредителей. Подробнее питание лугового муравья рассматривается в главе IX.

В условиях Воронежского заповедника рабочие этого вида начинают выходить из гнезд при температуре около 10°, а максимум активности наблюдается при 20°. При повышении температуры до 30° муравьи перестают выходить из гнезда. Популяция *F. pratensis*, обитающая в низовьях р. Или (Мариковский, 1962в), отличается более высокими температурными требованиями: при 10—12° муравьи вообще перестают двигаться и коченеют.

На большей части ареала в гнездах *F. pratensis* вылет крылатых половых особей происходит дважды: в мае — июне и в августе — сентябре, чего не наблюдается больше ни у одного из видов *Formica*. Самки основывают новые семьи паразитически. Семьи малочисленные по сравнению с рыжими лесными муравьями, и, как правило, моногинные.

М. Д. Рузский (1905) писал, что он находил небольшие колонии этого вида в Оренбургских степях. В Европейской части СССР и в Средней Азии я ни разу не находил у этого вида колоний, даже в случае высокой плотности гнезд (Воронежский заповедник); каждое гнездо имеет четко ограниченную территорию и не соединяется дорожками с соседними гнездами (например, см. рис. 33, 2).

Для защиты лесов от вредителей луговой муравей практического значения не имеет, так как территория его гнезд в лесах редко превышает 0,15 га, обычно же бывает меньше, и живые насекомые составляют небольшую часть его пищи. Однако другие полезные виды луговой муравей на территории своих гнезд не допускает и мешает им бороться здесь с вредителями.

Одно из перспективных направлений акклиматизации *F. polycтена* в южных лесах — адаптация самок этого вида в гнездах лугового муравья.

На пастбищах *F. pratensis* может приносить серьезный вред, так как является промежуточным хозяином ланцетовидной двуустки.

## Группа *Formica rufa* L.

### Рыжие лесные муравьи

Рыжие лесные муравьи распространены от Испании до Камчатки и Курильских островов и от северной границы таежной зоны до островных лесов степной зоны. В Западной Европе южная граница их распространения проходит через горы средней Испании, Альпы и Балканы. Изредка *F. rufa* встречается на Кавказе. В горах Крыма и Средней Азии отсутствуют. В различных районах доминируют разные виды этой группы (рис. 42).

Рыжие лесные муравьи имеют большое значение в лесных биоценозах, так как предотвращают вспышки массового размножения многих хвое- и листогрызущих вредителей и широко используются в этих целях. Биология и экология рыжих лесных муравьев изучена лучше, чем у других. В последующих главах вопросы экологии, биологии, практического значения и использования рыжих лесных муравьев подробно рассматриваются, так что в настоящей главе излагаются лишь отличительные особенности четырех близких видов, входящих в эту группу.

## 17. *Formica aquilonia* Yarrow, 1955.

### Северный лесной муравей

*F. rufa*: Nylander, 1846 (part.), Рузский, 1905 (part.), Bondroit, 1918 (part.) etc.; *F. rufa* var. *rufo-pratensis* Forel, 1874 (part.), Рузский, 1905 (part.), Donisthorpe, 1915 (part.), Holgersen, 1943; *F. rufa* var. *truncicolo-pratensis*: Рузский, 1905 (part., non Forel, 1874) (syn. nov.); (?) *F. rufa rufa* var. *schmidti* Ruzsky, 1920 (syn. nov.); *F. rufo-pratensis major*: Hölldobler, 1944a, b.

**Типовое местонахождение.** Великобритания. Типы в Британском музее.

**Синонимика.** Большинство старых авторов либо не отличали этот вид от *F. rufa* s. l., либо относили его к var. *rufo-pratensis*. М. Д. Рузский определял этот вид либо как *F. rufa* s. str., либо как *F. rufa rufo-pratensis*, либо даже как var. *truncicolo-pratensis*. В коллекции Караваева серия *F. aquilonia* стоит под этикеткой *F. rufa*. В работе Хеллдоблера (Hölldobler, 1944a, b) о муравьях северной Карелии этот вид фигурирует под названием *F. rufo-pratensis major* (Hölldobler, 1961).

М. Д. Рузский (1920) описал с Камчатки *F. rufa rufa* var. *schmidti*, самки которой отличаются от «типичной *F. rufa*» (*F. polystena*. — Г. Д.) присутствием отстоящих волосков золотистого цвета на нижней поверхности головы, а у рабочих также и на верхней стороне *thoga*'а». Судя по описанию, это может быть скорее всего *F. aquilonia*, но может быть и *F. lugubris*. Типы этой формы, по-видимому, утеряны. В небольших материалах, имеющихся с Камчатки, из группы *F. rufa* имеются только *F. polystena* и *F. lugubris*.

**Географическое распространение.** (рис. 45). Европа, Сибирь, крайнее восточное местонахождение — окрестности Якутска (В. К. Дмитриенко). В Средней Европе редок и встречается только в горах; на севере Британских островов и в Скандинавских странах обычен. В Европейской части СССР к югу от Москвы крайне редок и найден только в Курском заповеднике и в окрестностях Харькова. В Восточной Сибири самый массовый вид из группы *F. rufa* (рис. 52).

**Географическая изменчивость.** У рабочих типичных популяций этого вида хетотаксия груди такая же, как у *F. rufa*, т. е. на верху груди имеются довольно многочисленные отстоящие волоски. Английский энтомолог Коллингвуд сравнил по моей просьбе экземпляры этого вида, собранные мной в

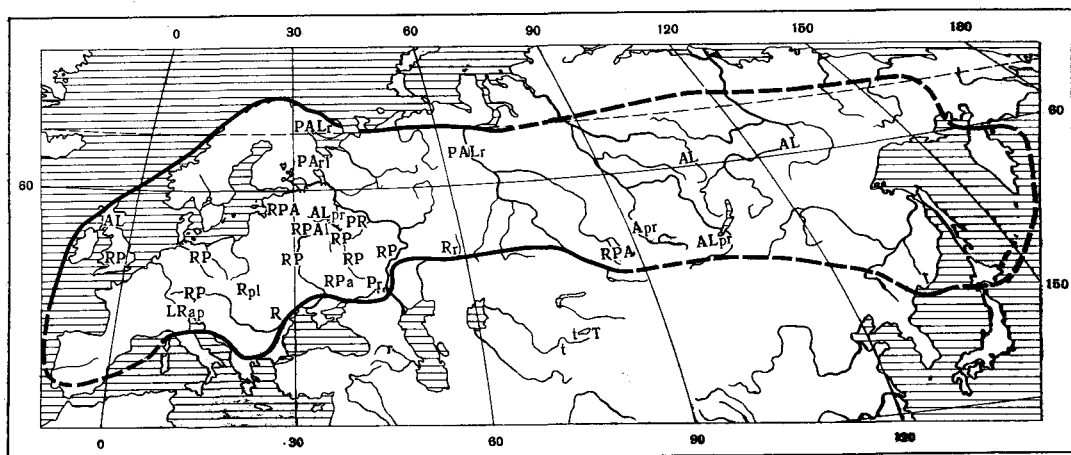


Рис. 42. Географическое распространение и сравнительное обилие рыжих лесных муравьев (группа *F. rufa*)

Сплошная линия — границы распространения рыжих лесных муравьев; А — вид обычен; а — редок; А, а — *F. aquilonia*; L, l — *F. lugubris*; P, p — *F. polystena*; R, r — *F. rufa*; T, t — районы, где перспективно использование *F. truncorum*. Обозначения названий видов в каждой географической точке даны в порядке убывания обилия этих видов

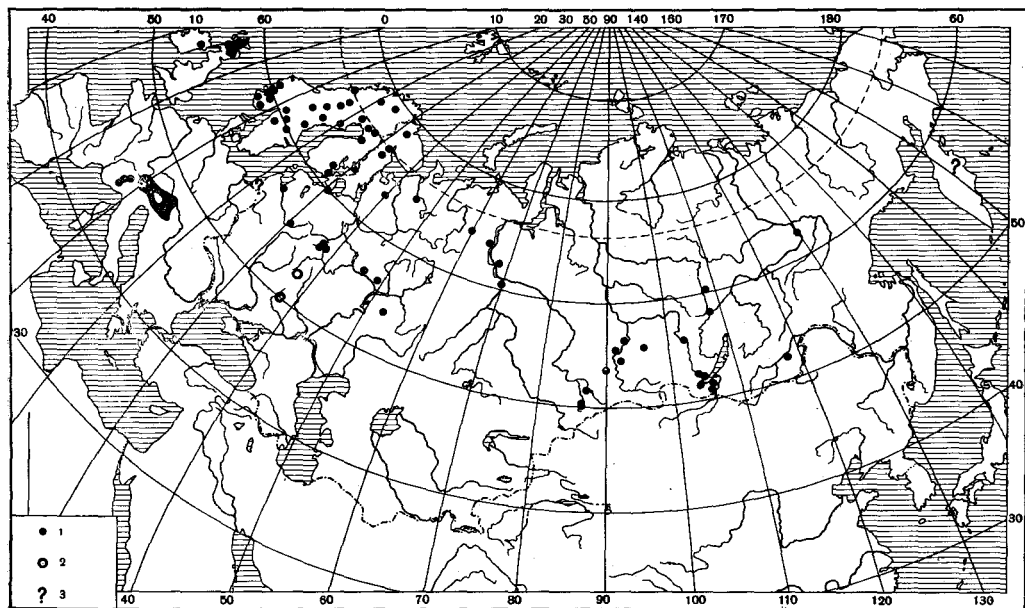


Рис. 43. Географическое распространение *F. aquilonia*

1 — точки нахождения; 2 — точки нахождения вне границ массового распространения;  
3 — сомнительные находки (*F. rufa* или *F. aquilonia*)

Московской области, с типичными, и любезно сообщил, что они ничем не отличаются. Рабочие из северных (Кольский полуостров, Архангельская область, низовья Оби) и восточных (Иркутская область, Якутская АССР) частей ареала по характеру хетотаксии больше сходны с *F. polystena* (на верху груди отстоящие волоски часто отсутствуют), но хетотаксия затылочного края головы даже сильнее, чем у типичных *F. aquilonia*.

**Экология.** В Московской области *F. aquilonia* обитает в чистых еловых или смешанных лесах в возрасте свыше 50 лет. В смешанных лесах поселяется, как правило, под елями. На севере и в Сибири обитает преимущественно в хвойных лесах, приспевающих или спелых. В Альпах доминирует на высоте 1000—1500 м (Eichhorn, 1964). Вообще *F. aquilonia* — вид более холодолюбивый, чем *F. rufa* и *F. polystena*, и в одних и тех же районах встречается в более тенистых и влажных лесах.

Гнезда похожи на гнезда *F. rufa*. Как правило, образует большие колонии.

В ряде мест по эффективности занимает второе место после *F. polystena*. При искусственном расселении хорошо приживается.

#### 18. *Formica lugubris* Zetterstedt, 1840.

Волосистый лесной муравей

*F. rufa*: Nylander, 1846 (part.), Bondroit, 1918, Каваев, 1935 (part.), Betrem, 1953 (non Linnaeus, 1761); *F. congerens* Nylander 1846; *F. rufa pratensis*: Forel, 1874 (part.), Каваев, 1936 (part.), Holgersen, 1943a (part.) etc. (non Retzius, 1783); *F. rufa* var. *rufo-pratensis* Forel, 1874 (part.), Каваев, 1930; *F. rufa truncicola* var. *yessensis* Forel, 1901b; *F. rufa* var. *alpina* Santschi, 1911b (non Wheeler, 1909); *F. rufa rufa* var. *santschii* Wheeler, 1913; *F. truncicola truncicola* var. *yessensis*: Wheeler, 1913 (syn. nov.); *F. rufa pratensis* var. *unicolor* Ruzsky, 1914 (syn. nov.); *F. alpina*: Bondroit, 1918; *F. rufa* var. *nylanderi* Bondroit, 1919; *F. rufa* var. *santschii*: Holgersen, 1943a; *F. rufa* var. *nigricans*: Betrem, 1953 (non Emery, 1909); *F. rufa* var. *montana* Sadil, 1953 (syn. nov.).

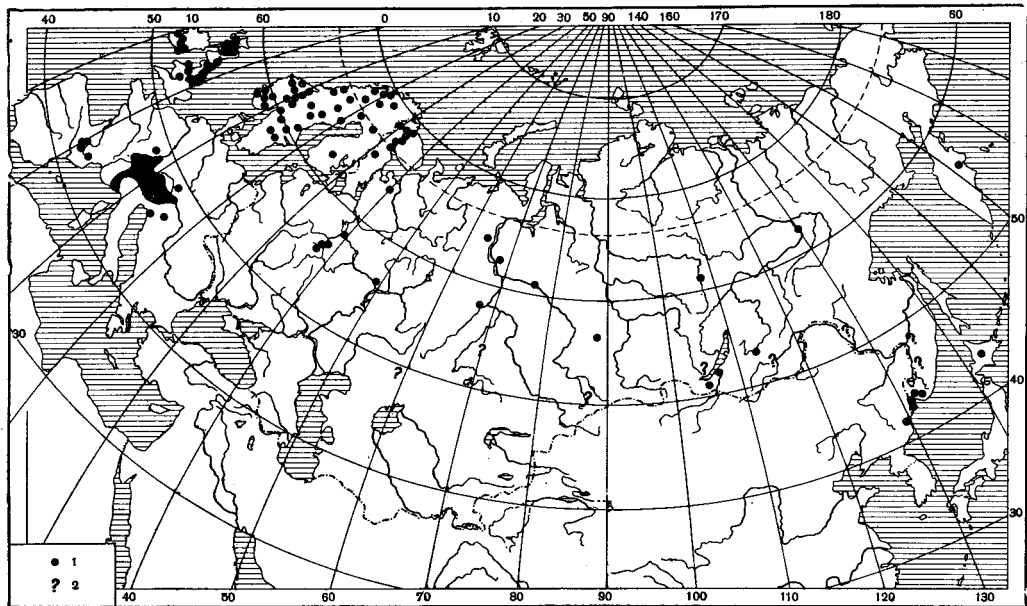


Рис. 44. Географическое распространение *F. lugubris*

1 — точки нахождения; 2 — сомнительные находки (*F. pratensis* или *F. lugubris*)

**Типовое местонахождение.** Скандинавский полуостров.

**Синонимика.** На юге Дальнего Востока СССР и в Японии встречается лишь два вида *Formica* s. str.: *F. truncorum*, рабочие которых окрашены даже ярче, чем европейские, а по хетотаксии не отличаются от них, и светлые *F. lugubris*. Форелем была описана из Японии *F. truncicola* var. *yessensis*, отличающаяся от типичной формы более темной окраской и более редкими отстоящими волосками (Forel, 1901b). Судя по описанию, эта форма не может быть ничем иным, кроме светлой восточной формы *F. lugubris*. Выделение этой формы в качестве особого подвида нецелесообразно, поскольку географическая изменчивость вида постепенная.

*F. rufa* var. *montana*, описанная Садилем из Судет (Чехословакия) (Sadil, 1953) по серии самок, — темная *F. lugubris* (в коллекции ИМЖ имеется паратип).

В коллекции В. А. Караваева экземпляры *F. lugubris* стоят с этикетками *F. rufa*, *F. rufa pratensis*, *F. rufa* var. *rufo-pratensis* и *F. rufa* var. *piniphila*.

Полная синонимика *F. lugubris* в работах западноевропейских авторов имеется в ревизии Ярроу (Yarrow, 1955).

**Географическое распространение** (рис. 44). Таежная зона Палеарктики, горы Западной Европы. К востоку от Байкала встречается и южнее таежной зоны, в том числе в широколиственных лесах Приморского края, где он является единственным видом из этой группы. Обитает также в горах Японии. В Европейской части СССР к югу от Москвы не встречается. **Географическая изменчивость.** В Западной Европе рабочие *F. lugubris* окрашены очень темно: на спине имеется темное пятно с нерезкими границами и верх головы бурый. Популяция из Европейской части СССР не отличается по окраске от *F. rufa*. В Западной Сибири наблюдается дальнейшее осветление: грудь рабочих целиком красная, а на голове имеется буроватое пятно на темени (var. *unicolor* Ruzs.). В Восточной Сибири голова и грудь рабочих *F. lugubris* почти целиком красные, так что по окраске некоторые крупные экземпляры не отличимы от *F. truncorum*. Но их легко можно отличить по характеру хетотаксии: волоски у *F. lugubris* более редкие и разной длины, что особенно хорошо заметно на нижней поверхности головы в профиль (рис. 23, 4, 5).

**Экология.** В Европейской части СССР и Западной Сибири [*F. lugubris* приурочена к густым еловым лесам на тяжелых почвах. На севере Московской области обитает исключительно в старых еловых и смешанных лесах.

В Западной Европе этот вид обычен в лесах Скандинавии и севера Британских островов, а также в Альпах на высоте 850—2050 м, где волосистый муравей является самым массовым видом из группы *F. rufa* (Pavan, 1959a, etc.).

На юге Приморского края *F. lugubris* изредка встречается в лиственных лесах, по полянам и опушкам, причем в девственных лесах Сулутинского заповедника и Кедровой Пади я его не находил ни разу. В Приморье это единственный вид из группы *F. rufa*.

*F. lugubris* — наиболее холодолюбивый вид из группы *F. rufa* и, встречаясь вместе с другими видами, всегда выбирает для гнездостроения более тенистые леса, чем *F. rufa* и *F. polystena*.

В Италии *F. lugubris* широко используется для защиты лесов от вредителей (Pavan, 1959a, etc.). В СССР перспективно использование этого вида в таежной зоне Европейской части и в Приморском крае.

#### 19. *Formica polystena* Förster, 1850.

Малый лесной муравей

*F. rufa rufa*: Forel, 1874 (part.); *F. rufa*: Рузский, 1905 (part.), Yarrow, 1955 (part.) etc. (non Linnaeus, 1761); *F. rufa* var. *rufo-pratensis*: Рузский, 1905 (part., non Forel 1874); *F. rufa* var. *truncicolo-pratensis*: Рузский, 1905 (part., non Forel, 1874); *F. rufa* var. *nuda* Karawajew, 1930, Holgersen, 1943a (syn. nov.); *F. rufa rufo-pratensis minor* Gösswald, 1941b.

**Типовое местонахождение.** Европа.

**Синонимика,** географическое распространение, географическая изменчивость и экология даны вместе с *F. rufa*.

#### 20. *Formica rufa* Linnaeus, 1761.

Рыжий лесной муравей

*F. rufa*: Linnaeus, 1761 (non Linnaeus, 1758, = *Campomotus herculeanus*); *F. major* Nylander, 1848, Betrem, 1953; *F. piniphila* Schenck, 1852, Bondroit, 1918; *F. truncicola*: Förster, 1850 (non Nylander, 1846); *F. rufa* var. *major* Mayr, 1855; *F. rufa rufa*: Forel, 1874 (part.); *F. rufa rufa* var. *rufo-pratensis* Forel, 1874 (part.); *F. rufa* var. *meridionalis* Nasonov, 1889 (syn. nov.); *F. rufa rufa* var. *meridionalis*: Emery, 1909; *F. rufa rufo-pratensis major*: Gösswald, 1941b.

**Типовое местонахождение.** Европа. Тип (самка) в Британском музее.

**Синонимика** *F. rufa* и *F. polystena*. До работ Бетрема (Betrem, 1953), Ланге (Lange, 1960b) и Отто (Otto, 1959c, 1960a) большинство исследователей не отличало эти виды друг от друга. Судя по коллекциям, М. Д. Рузский считал *F. polystena* типичной *F. rufa*, но иногда экземпляры этого вида стоят под этикеткой *F. rufa* var. *rufo-pratensis*. Настоящую *F. rufa* этот исследователь определял как *F. rufa* var. *rufo-pratensis* и даже var. *truncicolo-pratensis*. Описанная В. А. Караваевым из Швеции (1930), *F. rufa* var. *nuda* является полным синонимом *F. polystena* (типы в коллекции ЗИ УССР). Вообще же Караваев определял *F. polystena* как *F. rufa* или *F. rufa* var. *nuda*, а *F. rufa* — как *F. rufa*, *F. rufa* var. *meridionalis* и *F. rufa* var. *piniphila*.

Описанная Н. В. Насоновым (1889) из окрестностей Харькова *F. rufa* var. *meridionalis* (типы в ЗМ МГУ) — типичная *F. rufa*. Бледная окраска этих муравьев, возможно, как это считал М. Д. Рузский (1905), является результатом длительного хранения в спирте на свету, но в гнездах *F. rufa* иногда встречаются почти такие же светлые экземпляры.

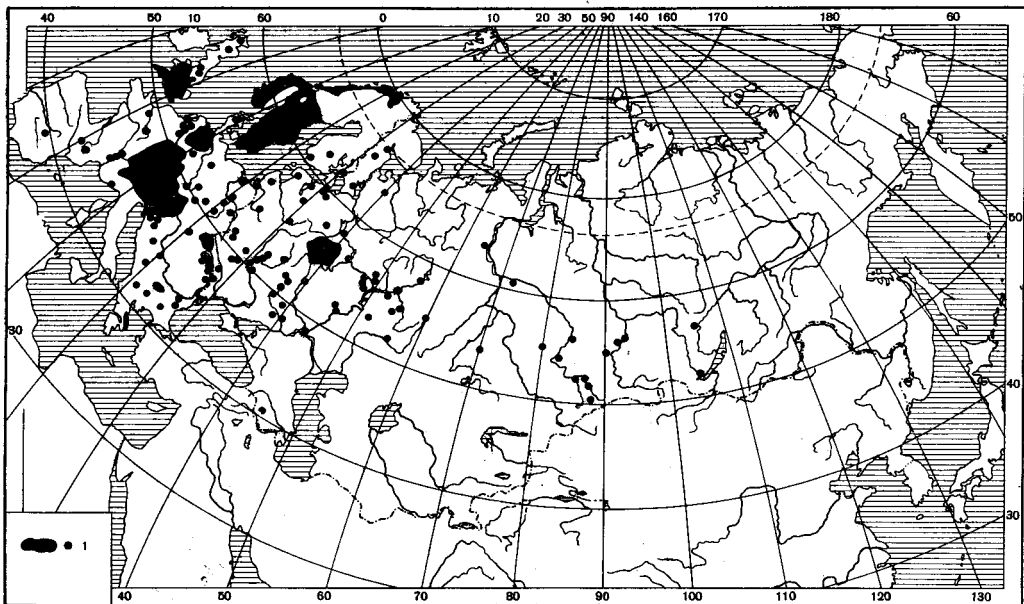


Рис. 45. Географическое распространение *F. rufa*

1 — точки нахождения (для Великобритании, Норвегии и Швеции распространение дано вместе для *F. rufa* и *F. polycytena*)

Согласно синонимике Гессвальда и Г. Шмидта (Gösswald, Schmidt, 1960b), *F. rufa rufo-pratensis minor* Gösswald (1941b) (малая раса, «Kleine Rote Waldameise») является синонимом *F. polycytena*, а *F. rufa rufa* (большая раса, «Grosse Rote Waldameise») — *F. rufa*. Но, по-видимому, расы Гессвальда не совпадают точно с этими видами. Средняя раса Гессвальда (*F. rufa rufo-pratensis major* Gösswald, 1941b), очевидно является самостоятельным видом, как это считал Гессвальд (Gösswald, Schmidt, 1960b), а полигинной формой *F. rufa*.

В работах Бондруа (Bondroit, 1918) и Бетрема (Betrem, 1953) *F. rufa* фигурирует под названием *F. piniphila*.

**Географическое распространение *F. rufa* и *F. polycytena*.** В Средней Европе *F. rufa* и *F. polycytena* — наиболее обычные виды рыжих лесных муравьев, но на севере Европы они уступают в численности *F. aquilonia*, а в Альпах — *F. lugubris*. В Сибири встречаются реже (*F. rufa* — от Иртыша, *F. polycytena* — от Оби), а к востоку от Байкала обитает только *F. polycytena*, да и то встречается редко. *F. rufa* — единственный вид рыжих лесных муравьев, найденный на Кавказе (в горных лесах), но здесь он редок. В целом *F. polycytena* распространён дальше на север, чем *F. rufa*, а *F. rufa* встречается южнее, чем *F. polycytena* (рис. 45, 46).

**Географическая изменчивость.** *F. rufa* отличается большой стабильностью на всем ареале. В Европейской части СССР рабочие южных *F. polycytena* более волосистые, чем северных, и если на севере Европейской части они очень хорошо отличаются от *F. rufa* (*F. polycytena* совершенно без волосков на груди и нижней стороне головы), то в Воронежском заповеднике различить эти виды иной раз бывает затруднительно. Однако в Волгоградской области *F. polycytena* не отличаются от северных.

**Экология.** Как *F. rufa*, так и *F. polycytena* обитают в хвойных, смешанных и лиственных лесах в возрасте свыше 40 лет, но в условиях Средней полосы Европейской части СССР одиночные гнезда *F. rufa* встречаются в лесах с густым подлеском, а *F. polycytena* в этих стадиях жить не может. Оба вида могут встречаться и на открытых, хорошо прогреваемых полянах и опушках.

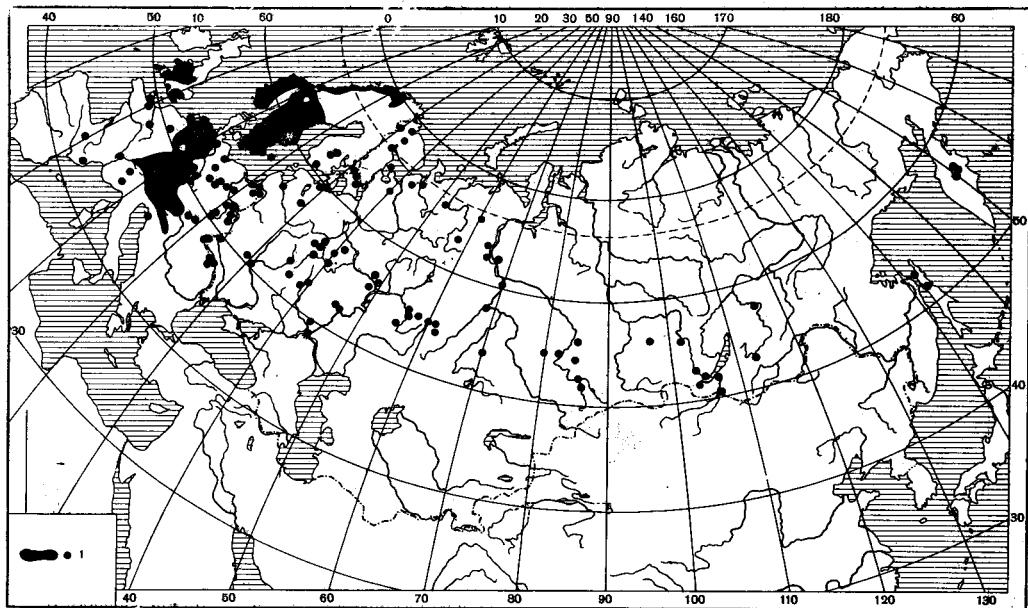


Рис. 46. Географическое распространение *F. polyctena*  
(см. примечание к рис. 45)

Если сравнить количественные соотношения малого и рыжего лесных муравьев в Европейской части СССР, то мы получим следующую картину: в Хибинах встречается только малый муравей; в Архангельской области преимущественно малый муравей, а рыжий лесной — редко; в Московской области оба вида встречаются примерно в одинаковом количестве; в Воронежской области — преимущественно рыжий лесной муравей, хотя и *F. polyctena* не редок; в Харьковской области встречается только *F. rufa*. Исключение представляет пойма Волги, где *F. polyctena* спускается до Волгограда и здесь доминирует, тогда как *F. rufa* в Волгоградской области почти не встречается (Щебланов, 1963).

Форма, материал и размеры гнездовых холмиков варьируют, но в одинаковых условиях гнезда этих видов различаются. Например, в Воронежском заповеднике гнезда *F. polyctena* всегда имеют вал, а *F. rufa* — редко (в Московской области такая закономерность отсутствует). Как правило, *F. polyctena* строит гнезда из более мелких растительных остатков, нежели *F. rufa*, и поэтому гнезда этого вида выглядят более аккуратными. Особенно характерно поведение этих видов при искусственном переселении, что мы наблюдали в Воронежском заповеднике совместно с Б. А. Смирновым на переселенных им искусственных отводках. Рабочие *F. polyctena* в течение короткого времени строят небольшие, но правильные и ровные купола, часто не приурочивая их к пням или стволам деревьев. Рабочие *F. rufa* строят неправильный рыхлый холмик из веточек, переселяясь к пням, стволам деревьев или штабелям дров.

*F. rufa* часто живет одиночными семьями и большие колонии образует редко, тогда как одиночные гнезда *F. polyctena* можно встретить лишь как исключение, и в подходящих условиях этот вид образует большие колонии.

Вылет крылатых половых особей происходит на севере Европейской части СССР в конце июня — начале июля, в Московской области в июне и в Воронежской — с середины мая до середины июня. При одинаковых условиях вылет рабочих *F. rufa* происходит позже, чем у *F. polyctena*. Так, например, в окрестностях станции Жаворонки (Московская область) я наблюдал за колониями *F. polyctena* (группы гнезд ЖА, ЖИ) и *F. rufa*

(группы гнезд ЖГ, ЖД, ЖЗ), расположенными в смешанном лесу на легком суглинке и граничащими друг с другом.

Для изучения фенологии была использована следующая методика: из гнезда бралось 50—100 куколок половых особей и коконы вскрывались. Все куколки разделялись на 4 группы («стадии развития»): 1) предкуколки, 2) белые куколки, 3) желтоватые куколки с темными глазами, 4) почти окрасившиеся куколки. Подсчитывалось количество экземпляров каждой группы и определялся «средний возраст» куколок. Пробы куколок брались с интервалом в несколько дней и фиксировалось изменение «среднего возраста». Линия эта не может быть прямолинейной, так как время прохождения разных «стадий» не одинаково.

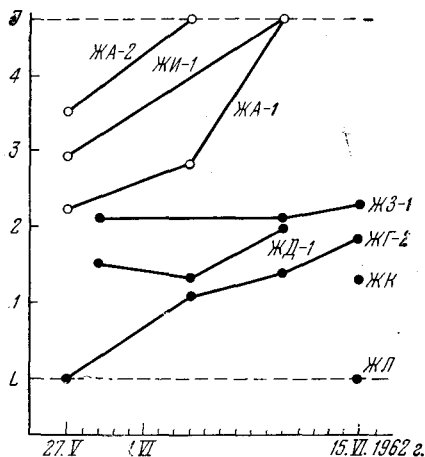


Рис. 47. Фенология развития половых особей в соседних колониях *F. rufa* и *F. polystena* (ст. Жаворонки, Московская область 27.V — 15.VI.1962 г.)

По горизонтали — дата; по вертикали: L — личинки; 1 — предкуколки; 2 — белые куколки; 3 — желтоватые куколки с темными глазами; 4 — почти окрасившиеся куколки; I — имаго; ● — *F. rufa*; ○ — *F. polystena*. Методика определения среднего «возраста» куколок дается в тексте

На рис. 47 показана фенология развития куколок в гнездах этих двух колоний. Из графика видно, что к 10.VI в гнездах *F. polystena* все половые особи вышли из куколок, а в гнезде ЖА-2 даже вылетели. В то же время 15.VI в гнездах соседней колонии *F. rufa* были еще куколки приблизительно 2-й «стадии». В гнездах других колоний *F. rufa* в том же месте еще были в основном личинки и предкуколки.

Таким образом, можно видеть, что существует фенологическая половая изоляция между соприкасающимися популяциями *F. rufa* и *F. polystena*.

Поскольку *F. polystena* и *F. rufa* чаще всего встречаются в лесах Европейской части СССР и в Западной Европе, они имеют наибольшее значение для биологической защиты лесов от вредителей. *F. polystena* лучше подходит для искусственного расселения, так как чаще образует крупные полигинные семьи и лучше приживается при искусственном расселении. Но и полигинные гнезда *F. rufa*, особенно из крупных колоний, дают неплохие результаты.

При искусственном расселении необходимо хорошо различать виды, поскольку, если поселить рядом гнезда разных видов, они начнут враждовать и в результате более слабая семья погибнет, а более сильная будет ослаблена. Вообще всегда при искусственном расселении рыжих лесных муравьев лучше один участок леса заселять отводками, взятыми из одной маточной колонии, поскольку различить эти очень сходные виды часто бывает затруднительно даже при некотором навыке.

#### ПОДРОД *PARTIFORMICA* FOREL, 1913.

##### МУРАВЬИ-«РАБОВЛАДЕЛЬЦЫ»

Тип подрода: *Formica sanguinea* Latr.

В подроде современными авторами насчитывается 7 видов — 2 в Палеарктике (*F. sentschuensis* найдена только в Тибете) и 5 в Неарктике (Wilson, Brown, 1955).



21. *Formica sanguinea* Latreille, 1798.  
Кровавый муравей-«кробовладелец»

*F. sanguinea* var. *fuscipes* Emery, 1895; *F. sanguinea* var. *mollesonae* Ruzsky, 1903; *F. sanguinea* var. *clarior* Ruzsky, 1905; *F. sanguinea* var. *flavorubra* Forel, 1909 (syn. nov.); *F. sanguinea sanguinea*: Wheeler, 1913; *F. sanguinea sanguinea* var. *fuscipes*: Wheeler, 1913; *F. sanguinea sanguinea* var. *mollesonae*: Wheeler, 1913; *F. sanguinea sanguinea* var. *clarior*: Wheeler, 1913; *F. sanguinea sanguinea* var. *flavorubra*: Wheeler, 1913 (syn. nov.); *F. sanguinea* var. *borea* Santschi, 1925a; (?) *F. sanguinea* var. *stennua* Santschi, 1925a; *F. sanguinea sanguinea* var. *rotundata* Kuznetsov-Ugamskij, 1926; *F. sanguinea sanguinea* var. *griseopubescens* Kuznetsov-Ugamskij, 1926; *F. sanguinea monticola* Kuznetsov-Ugamskij, 1926; *F. sanguinea monticola* var. *minuta* Kuznetsov-Ugamskij, 1926; *F. sanguinea* var. *clara* Karawajew, 1926a (non Forel, 1886); *F. sanguinea* var. *leninei* Santschi, 1928; *F. sanguinea* var. *tristis* Karawajew, 1929; *F. sanguinea arenicola* Kuznetsov-Ugamskij, 1928; *F. rotundata*: Длусский, 1962.

**Типовое местонахождение.** Франция, Тулл.

**Синонимика.** В разделе «географическая изменчивость».

**Географическое распространение** (рис. 48). Европа, средняя полоса и юг Европейской части СССР, Кавказ, Южная Сибирь до Уссурийского края и Японии, Северная Монголия, Тянь-Шань, Тибет.

**Географическая изменчивость.** В Европейской части СССР с продвижением на юг наблюдается небольшое увеличение средних размеров и некоторое посветление: у крупных рабочих голова совершенно красная (var. *clarior* Ruzs., var. *clara* Karaw. = var. *leninei* Sant), тогда как обычно у всех особей на севере верх головы затемнен.

С продвижением на восток также наблюдается увеличение средних размеров и общее посветление, но здесь это носит другой характер: общий тон красной окраски тела становится более ярким и ноги постепенно светлеют (например, у средне-русских популяций обычно все членики ног бурые или лишь тазики красные, у забайкальских — тазики и бедра всег-

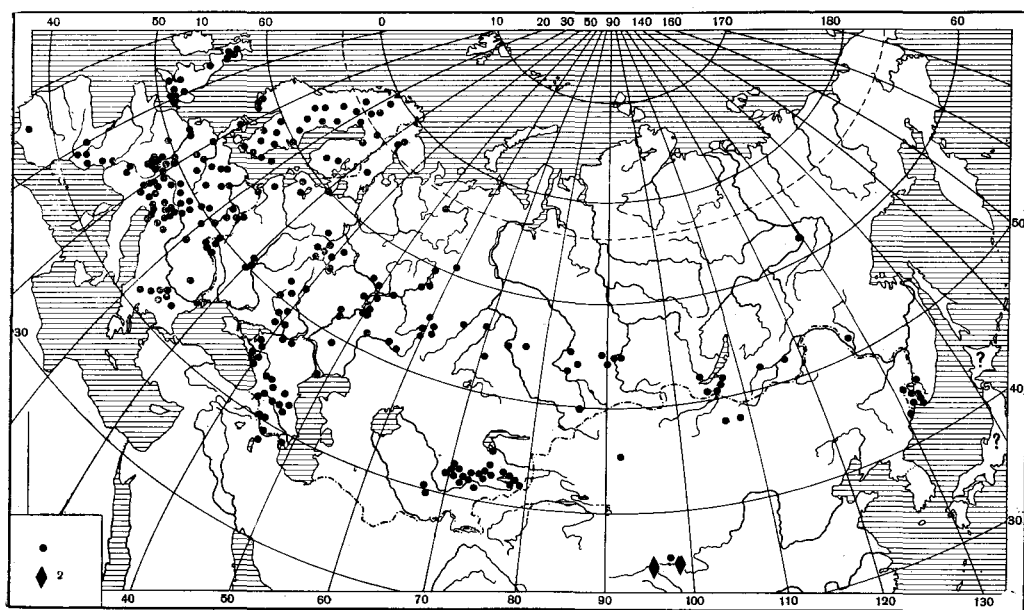


Рис. 48. Географическое распространение *Картiformica* в Палеарктике

— *F. sanguinea*; 2 — *F. sentschuensis*; ? — *F. sanguinea* встречается, но распространение ее мне неизвестно

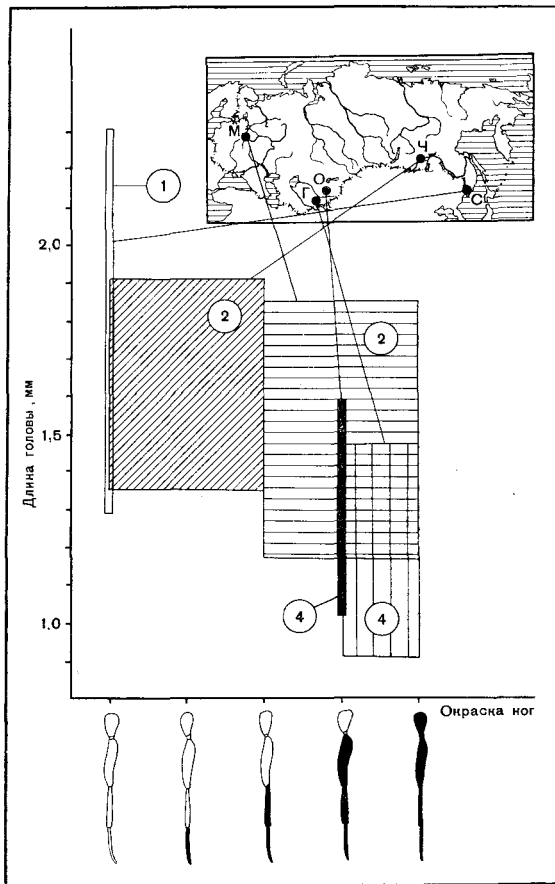


Рис. 49. Географическая изменчивость *F. sanguinea* (рабочие)

В кружках — максимальное количество волосков на спинке. Прямоугольники ограничивают пределы изменчивости изученных популяций по размерам и окраске ног. С — Судзукхинский заповедник, Приморский край; Ч — окрестности Сретенска, Читинская область; М — окрестности г. Москвы; О — станция Отар, Южный Казахстан; Г — Гава, Юго-Западная Киргизия

**Экология, этология.** *F. sanguinea* — это муравей-«рабовладелец», который держит в качестве «рабов» различные виды из подрода *Serviformica*. Сущность и эволюция «рабовладения» муравьев подробнее рассматривается в главе V. Здесь отмечу только, что «рабовладение» — это одна из форм социального паразитизма муравьев, при которой семья паразита живет отдельно от семьи хозяина, но периодически нападает на его гнездо и похищает куколок рабочих. Вышедшие из куколок «рабы» (или «помощники», по другой терминологии) выполняют свою обычную работу, но в гнезде паразита. Причина такого поведения «рабовладельцев» — частичная (у *Raptiformica*) или полная (у *Polyergus*, *Rossomyrmex*) редукция касты рабочих.

Наиболее подходящим видом в качестве «рабов» является *F. fusca*, наименее подходящими — *F. cunicularia* и *F. rufibarbis*. Кровавый муравей является примитивным «рабовладельцем» и представляет собой начальную стадию эволюционного процесса, ведущего к *Polyergus* и *Rossomyrmex*.

да, а голени почти всегда красные, а у уссурийских все ноги, как правило, красные). Однако соотношение красного и бурого цвета на голове остается таким же или даже бурого цвета больше. В Уссурийском крае иногда встречаются самки с совершенно бурой головой (var. *fuscipes* For., var. *mollesonae* Ruzs., ssp. *arenicola* K.— Ug.)

Среднеазиатские горные популяции отличаются сравнительно более мелкими размерами и более темной окраской, причем у юго-западных популяций это выражено резко. В Северо-Западном Тянь-Шане наблюдается сравнительно большое количество особей с вдавлением на эпинотуме (подвиды и варьеты Кузнецова-Угамского, 1926).

На рис. 49 представлена двухмерная диаграмма, на которой показаны пределы изменчивости пяти популяций *F. sanguinea* по трем признакам (длина головы, окраска ног и количество отстоящих волосков на тергитах груди). Хорошо видна тенденция изменчивости при продвижении на восток и на юго-запад в горах Средней Азии.

Географическая изменчивость *F. sanguinea* всюду клинальная, и поэтому не имеет смысла выделять какие-либо подвиды.

Это хорошо видно хотя бы из того, что паразитизм не наложил заметного отпечатка на морфологию этого вида. Добржанская (Dobrzanska, 1961), изучая поведение этого муравья, показала, что нападению подвергаются только те гнезда, которые отмечались одновременно многочисленными рабочими, т. е. гнезда, находящиеся в пределах кормового участка гнезда кровавого муравья. «Рабовладельцы» пытаются грабить гнезда разных видов, но в том случае, если нападению подверглось гнездо вида, не относящегося к подроду *Serviformica*, куколки употребляются главным образом в пищу. П. И. Мариковский (1962б, 1963 а, б) указывает, что в Томской области переселенные искусственным путем гнезда *F. rufa* s. l. часто подвергаются нападению этого вида.

Вид «рабов» определяется главным образом тем, какой из видов *Serviformica* наиболее обычен в данном участке. Так, в Голландии (Васман) и Средней полосе Европейской части СССР это *F. fusca*, в Люксембурге (Васман) — *F. rufibarbis*, на верхнем Рейне (Гессвальд) — *F. gagates* и *F. cunicularia*, на болотах в окрестностях Кенгтсберга (Сваппа), в Монголии и в Тибете (Dlussky, 1965) — *F. picea*, в северной Финляндии — *F. lemani* и *F. gagatoides* (Коллингвуд). Иногда в качестве «рабов» в одном гнезде могут быть несколько видов. Так, Гессвальд (Gösswald, 1932) отмечал в одном гнезде одновременно *F. gagates*, *F. cunicularia*, *F. rufibarbis*, *F. fusca*, Рузский (1905) — *F. fusca*, *F. rufibarbis* (? *cunicularia*. — Г. Д.), Шенк (по Рузскому, 1905) — *F. fusca*, *F. rufibarbis* и *Lasius alienus*. Интересны в этом отношении некоторые наблюдения, проведенные автором в Читинской области. «Рабами» кровавого муравья в этом районе служили *F. fusca* и *F. picea*. Первый вид обитал только в густом смешанном лесу, а второй — в разреженных лесах и в различных ксерофитных формациях вплоть до южных склонов сопок и остепненных участков. Поэтому в густых лесах «рабами» *F. sanguinea* были *F. fusca*, а в разреженных лесах и на открытых участках — *F. picea*. В наиболее ксерофитных участках кровавый муравей не встречался.

Другим доказательством примитивности «рабовладельческого» образа жизни у кровавого муравья является то, что довольно часто встречаются гнезда этого вида без «рабов» (Рузский, 1905; Forel, 1911). Васман считал что это должны быть обязательно старые сильные колонии. Однако это не всегда верно. В Западном Тянь-Шане до высоты 1900 м, а местами и до верхнего предела своего распространения все гнезда кровавого муравья, которые мы находили, не имели «рабов». Но выше 1900 м, там, где уже встречались *F. fusca*, большинство гнезд имели этот вид в качестве «рабов». По всей видимости, это объясняется тем, что обитающие внизу и на средних высотах *F. subpilosa* и *F. cunicularia glauca* являются неподходящими видами для использования их в качестве «рабов».

В Европе и в Сибири кровавый муравей обитает в лесах на открытых участках и в различных луговых формациях. В Закавказье в низкогорных районах предпочитает тенистые леса. В горах Средней Азии предпочитает лугостепные формации и открытые участки лесного пояса.

На Балканах (Атанасов, 1952) *F. sanguinea* встречается до высоты 1400 м над уровнем моря, и наибольшее количество гнезд найдено было на высоте 1100—1200 м. В Южном Казахстане и Северной Киргизии встречается в предгорьях, в Таласском Алатау (Длусский, 1962) найден на высоте от 1700 до 2300 м. В заповеднике «Сары-Челек» мы находили гнезда этого вида на высоте от 1400 до 2000 м. В Монголии Б. Писарский обнаружил несколько гнезд кровавого муравья на высоте 1400 м.

В тех случаях, когда *F. sanguinea* строит гнезда самостоятельно, без помощи «рабов», имеется, как правило, насыпной холмик из растительных остатков, однако без правильного расположения ходов и камер, как у *Formica* s. str. и *Coptoformica*. Часто основой гнезда является полусгнивший пенек. В лугово-степных формациях гор Средней Азии камеры гнезд

располагаются преимущественно под камнями. В тех случаях, когда в гнездах имеются «рабы», характер гнезда определяется тем, какой вид живет вместе с кровавым муравьем: гнезда с *F. fusca* находятся преимущественно в старых пнях, с *F. rufibarbis* и *F. cinerea* — в земле, а с *F. picea* в Южной Сибири — под камнями (Рузский, 1905). Почти каждая семья имеет летнее гнездо (обычно на открытом месте) и зимнее гнездо в пне или внутри какого-нибудь куста, куда семья переселяется на зиму (Атанасов, 1952; Мариковский, 1958б).

Питание смешанное. Муравьи хищничают, собирают мертвых насекомых и выделения тлей.

Вылет половых особей наблюдается на Кольском полуострове в середине августа, в Средней полосе Европейской части СССР, на юге Сибири, в Уссурийском крае и в горах Средней Азии — с середины июня до второй половины июля.

Образование новых семей может происходить несколькими способами: 1) делением старых семей, 2) путем адаптации самки *F. sanguinea* в гнездах *Serviformica*, потерявших самку, 3) самкой *F. sanguinea* в гнездах с помощью рабочих *Serviformica*, вышедших из куколок либо «награбленных» самкой в гнездах *Serviformica*, либо подобранных после набега рабочих *F. sanguinea* на гнездо *Serviformica*, 4) первичные семьи закладываются совместно самкой вспомогательного вида и самкой *F. sanguinea* (по обзорам Wasmann, 1910b; Crawley, Donisthorpe, 1912). В гнезде кровавого муравья имеется, как правило, только одна самка.

Кровавый муравей может приносить значительный вред, разоряя искусственно переселенные для биологической защиты лесов гнезда рыжих лесных муравьев (Мариковский, 1962б, 1963а, б).

#### ПОДРОД *COPTOFORMICA* G. MÜLLER, 1923 *Adformica* Lonnicky, 1924

Тип подрода: *Formica exsecta* Nyl.

Чисто палеарктический подрод. Всего известно 13 видов, из которых 11 встречаются в СССР, 1 найден только в Швейцарии (*F. naefi* Kutt.) и 1 в Тибете (*F. fossilabris* Dluss.). *F. dalqui* Bondr. и *F. kantunimii* Betrem, по-видимому, синонимы *F. exsecta*. Неарктическая *F. exsectoides* и близкие к ней виды не относятся к этому подроду (Длусский, 1964а).

#### Группа *Formica exsecta* Nyl. Тонкоголовые муравьи

##### 22. *Formica exsecta* Nylander, 1846 Обыкновенный тонкоголовый муравей

*F. exsecta exsecta*: Forel, 1874; *F. exsecta* var. *rubens*: Рузский, 1905; *F. exsecta* var. *etrusca*: Karawajew, 1926; *F. exsecta* var. *wheeleri* Krausse, 1927; *F. exsecta* var. *sudetica* Scholz, 1924; (?) *F. kantunimii* Betrem, 1954.

**Типовое местонахождение.** Финляндия, Лаппиениemi.

**Синонимика.** Все просмотренные нами экземпляры, определенные Рузским и Каравевым как var. *rubens* For. — это просто светлоокрашенные крупные рабочие типичной *F. exsecta*, встречающиеся повсеместно в одних и тех же гнездах с темноокрашенными особями. Относительно формы, описанной Форелем как var. *rubens*, пока нельзя сказать ничего определенного, так как описание составлено недостаточно полно, а типов я не видел.

Что же касается *F. exsecta* var. *wheeleri* Kr., var. *sudetica* Scholz и *F. kantunimii* Betr., то описанные отличия вполне укладываются в пределы изменчивости, наблюдаемой внутри популяций вида.

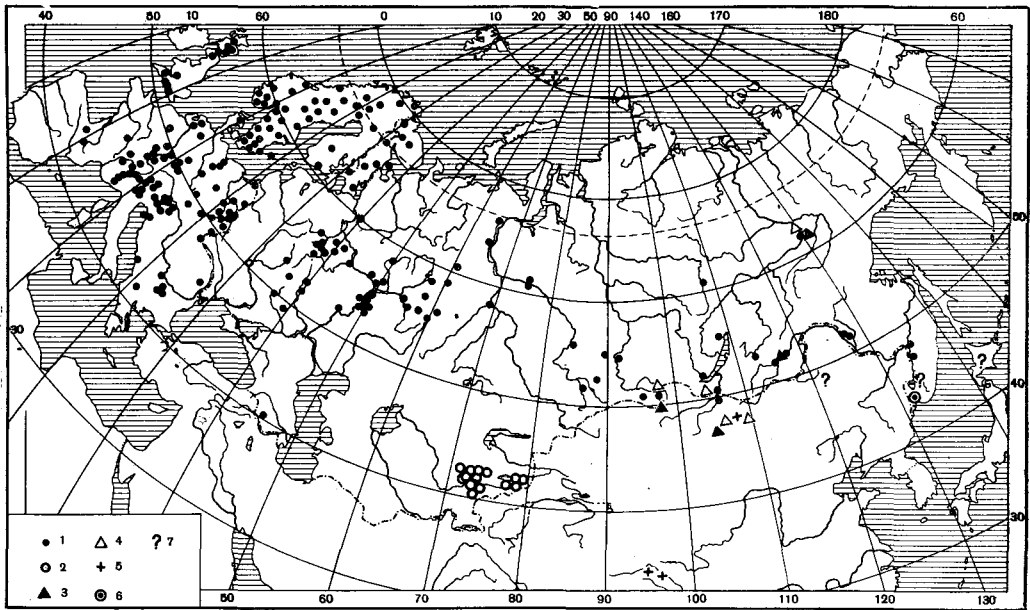


Рис. 50. Географическое распространение некоторых видов *Coptoformica*

1 — *F. exsecta*; 2 — *F. mesasiatica*; 3 — *F. pisarskii*; 4 — *F. longiceps*; 5 — *F. brumeonitida*; 6 — *F. rufomaculata* (?) в Приморском крае; 7 — рабочие *Coptoformica* с неясной видовой принадлежностью

Вилер описал из Восточной Азии два варьетета *F. exsecta*, — var. *manchu* из Маньчжурии (Бокету) (Wheeler, 1929) и var. *fukaii* из Японии (Сантама) (Wheeler, 1914b). Обе формы описаны по рабочим, и по описаниям невозможно даже приблизительно определить их видовую принадлежность. Вряд ли это можно будет сделать и после изучения типов, поскольку *Coptoformica* надежно отличаются лишь по самкам.

**Географическое распространение.** Северная и Средняя Европа, на юге Европы в горах (Альпы, Балканы). В СССР северная граница проходит через Кольский полуостров, низовья Оби, а южная примерно совпадает с южной границей лесостепной зоны, захватывает Алтай и Северную Монголию. На Восток распространен до Якутска, Уссурийского края и Японии, На Кавказе встречается крайне редко (рис. 50).

**Географическая изменчивость.** С продвижением на северо-восток наблюдается посветление окраски и редукция полустоящих волосков. Особи из Северной Сибири, как правило, не имеют пятна на верху груди, и у них часто отсутствуют полустоящие волоски на боках и нижней стороне головы. Выемка на верхнем крае чешуйки у этих особей, как правило, глубже, чем у типичных экземпляров. В то же время особи из Южной Сибири окрашены в среднем даже несколько темнее европейских.

**Экология.** В Европейской части СССР и в Сибири тонкоголовый муравей обитает в смешанных и лиственных лесах, но предпочитает открытые биотопы в молодых насаждениях: разреженные леса, поляны, опушки, вырубки. На Балканах, т. е. в самой южной точке своего ареала, живет в горах на высоте от 1300 до 2200 м над уровнем моря и достигает наибольшей численности на высоте 1600—1700 м на северных склонах и 1700—1800 м на южных. Здесь он предпочитает сухие луга (Атанасов, 1952).

Гнезда имеют наружные постройки из мелких растительных остатков, чаще всего из сухих стеблей травы и мха. Внутренняя часть из крупных веточек, как у *Formica* s. str., встречается только в крупных гнездах. Гнезда *F. exsecta* могут достигать диаметра 3 м и высоты 50 см, обычно с валом,

заросшим травой. Сам купол, как правило, не прорастает травой. Форма купола зависит от освещенности: на сильно освещенных полянах он почти плоский, а в затененных местах муравьи строят высокие гнезда, стороны которых наклонены под углом до  $40^\circ$  (рис. 70). Тонкоголовый муравей может образовывать настоящие колонии. В Воронежском заповеднике мы находили колонии по 20 и более гнезд, в пределах которой наблюдали обмен молодью.

*F. exsecta* — активный хищник, причем охотится как на земле, так и на деревьях и по агрессивности превосходит даже хорошо известного малого лесного муравья. По данным Б. А. Смирнова (1963), вне очагов массового размножения насекомых одно гнездо этого вида за день собирает 860—1328 экземпляров насекомых. Атанасов (1952) указывает, что тонкоголовые муравьи уничтожали мелких жуков, мелких личинок прямокрылых и мелких гусениц. Сахаристую пищу эти муравьи получают от тлей, живущих на деревьях и кустарниках (сосне, дубе, рябине, калине, ольхе, березе) и на стеблях и корнях травянистых растений. Территория одного гнезда достигает 0,25 га.

Вылет крылатых половых особей с середины июля до сентября.

Оплодотворенные самки основывают новые гнезда паразитическим путем в семьях *F. fusca*. Гнезда моногинные или олигогинные. М. Д. Рузский (1905) отмечал случаи «рабовладения» у этого вида, причем «рабами» были *F. pressilabris*.

Вид является перспективным при практическом использовании для биологической защиты молодых смешанных лесов, где плохо приживаются виды из группы *F. rufa* (Длусский, Захаров, 1963), но способы искусственного расселения этого вида пока не изучены.

### 23. *Formica mesasiatica* Dlussky, 1964

#### Среднеазиатский тонкоголовый муравей

*F. exsecta exsecta*: Кузнецов-Угамский, 1926; *F. exsecta*: Длусский, 1962; *F. mesasiatica* Dlussky, 1964a.

**Типы.** Голотип (гинетип): самка — Таласский Алатау, заповедник «Аксу-Джабаглы», 30.VII 1958 г. Г. Длусский. Эргатотип: рабочий — там же, 25.VII 1958 г., № 447, Г. Длусский. Андротип: самец из того же гнезда, что и эргатотип. Паратипы: рабочие, самки, самцы, собранные Длусским там же в 1958 г.; самка — верховья р. Алматин, Заилийский Алатау, 18.VII 1938 г., Ю. Костылев; самка — Туюк, Александровский хребет, 19.VII 1927 г. (?); рабочие — Кызыл-Унгур, 2.VIII 1945 г., К. Арнольди. В коллекциях ЗИН, ИМЖ, МГУ, ИЗ, ПАН, Британский музей, МСЗ.

**Географическое распространение.** Горы Средней Азии: Тянь-Шань, Памиро-Алай (рис. 50).

**Экология.** *F. mesasiatica* экологически замещает *F. exsecta* в горах Средней Азии. Встречается на высоте 1700—2400 м и предпочитает разнотравно-злаковые и пырейные луговостепи. Участков с редким травяным покровом (покрытие менее 0,7), как правило, избегает, так же как и участков с большим количеством камней на поверхности (свыше 20%). Больше всего гнезд бывает на плато или небольших склонах (до  $10^\circ$ ).

Гнезда *F. mesasiatica* представляют собой обычные холмики *Coptoformica* диаметром до 1 м из трав и мелких веточек. Вал из земли, как правило, имеется, но он всегда сильно зарастает травой, которая иногда прорастает через купол. Могут образовывать небольшие колонии.

Вылет крылатых половых особей происходит в июле — начале августа. В заповеднике «Аксу-Джабаглы» летом 1958 г. в гнездах этого вида 16.VI были личинки в коконах, 25.VII половые особи еще находились в гнездах, а 28—30.VII происходил массовый вылет крылатых самок и самцов. В до-

лине р. Тургень-Аксу (хребет Терскей-Алатау) 11.VII 1963 г. в гнездах *F. mesasiatica* мы наблюдали массовое вылупление из коконов самок и самцов.

Этот вид очень близок к *F. exsecta* и, по всей видимости, появился в результате изоляции среднеазиатских популяций. Является промежуточным хозяином ланцетовидной двуустки.

### Группа *Formica pressilabris* Nyl.

#### 24. *Formica pressilabris* Nylander, 1846

*F. exsecta* г. *pressilabris*: Forel, 1874; *F. exsecta pressilabris*: Рузский, 1905; *F. exsecta* var. *pressilabris*: Stitz, 1939.

**Типовое местонахождение.** Южная Финляндия.

**Географическое распространение** (рис. 51). Средняя и Южная Европа. В СССР северная граница распространения этого вида проходит через Южную Карелию, Московскую область, Татарскую АССР, а южная — через Львов, Киев, север Ростовской области, Камышин. На восток распространен до южного Урала (Ильменский заповедник).

**Экология.** В Средней Европе и в СССР обитает в лесах на открытых участках и в степи, но всегда, как правило, среди густой травы. На Балканах (Атанасов, 1952) живет на высоте 1400—1700 м над уровнем моря. Гнездовые холмики маленькие, высота их не превышает 20 см, а диаметр — 40 см. Холмики прорастают травой, стебли которой служат основой гнезда. 29.VIII 1962 г. мы раскопали небольшое гнездо *F. pressilabris* высотой 5 см и диаметром 20 см, найденное на лесной просеке, заросшей злаками (сомкнутость травяного покрова 0,8), в Воронежском заповеднике. Почва была сухая песчаная. Немногочисленные ходы и камеры пронизывали почву до глубины 50 см. Затем вертикально вниз шел один ход (по-видимому, зимовочный), и на глубине 110 см снова было найдено несколько камер, в которых и находились главным образом рабочие муравьи. Охраняемой территории этот вид, видимо, не имеет и колоний не образует (редко можно встретить рядом 2—3 гнезда). Семьи малочисленные, моногинные. Новые гнезда основываются паразитическим путем в гнездах *Serviformica* (Kutter, 1956, 1957). Вылет крылатых половых особей происходит в конце июля — начале сентября на севере ареала и в начале июня на юге.

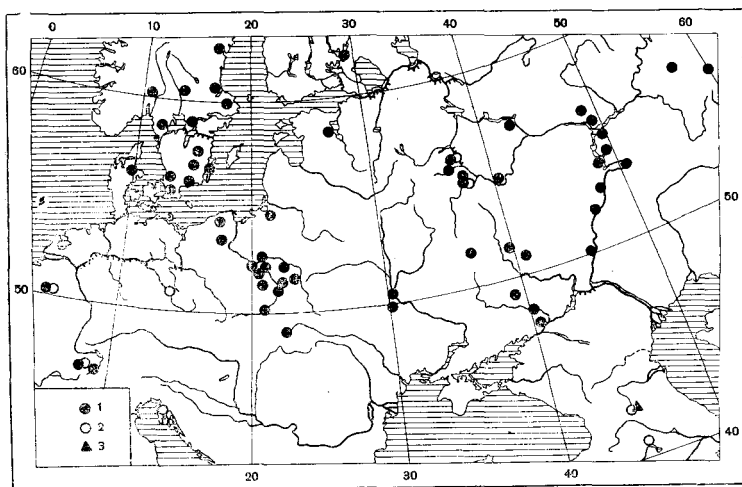


Рис. 51. Географическое распространение видов группы *F. pressilabris*

1 — *F. pressilabris*; 2 — *F. foreli*; 3 — *F. tamarae*

## 25. *Formica foreli* Emery, 1909

*F. exsecta pressilabris*: Forel, 1874 (part., non Nylander, 1846); *F. exsecta pressilabris* var. *foreli* Emery, 1909; *F. foreli*: Bondroit, 1918; (?) *F. exsecta pressilabris*: Karawajew, 1926a (non Nylander, 1846); (?) *F. exsecta* var. *exsecto-pressilabris*: Karawajew, 1927 (non Forel, 1874).

**Типовое местонахождение.** Швейцария.

**Синонимика.** В. А. Караваев в своей работе о муравьях Кавказа (Karawajew, 1926) приводит для этой области *F. pressilabris*, но в более поздней работе (Karawajew, 1927) пишет, что настоящих *F. pressilabris* на Кавказе нет, и все его указания следует относить к *F. exsecta* var. *exsecto-pressilabris* For. По нашим данным, на Кавказе (исключая Предкавказье и Северо-Западный Кавказ) обитают только два вида — *F. foreli* и *F. tamarae*. По всей видимости, Караваев имел дело с первым видом. Проверить это предположение сейчас невозможно, так как коллекция *Coptoformica*, собранная В. А. Караваевым, погибла.

**Географическое распространение** (рис. 51). Альпы, Эльзас, Бельгия, Рудные горы. В СССР найден в следующих точках: Приокско-террасный заповедник (окрестности Серпухова), окрестности Солнечногорска (Г. Длусский); Армения: Севан (К. Арнольди); Грузия: Верхняя Сванетия, Омало (Т. Жижилашвили).

**Географическая изменчивость.** Рабочие, найденные на Кавказе, отличаются от среднерусских еще более короткими, чем у *F. pressilabris*, нижнечелюстными щупиками: они едва выдаются из ротовой полости. Размеры этих рабочих несколько меньше, чем у *F. pressilabris*, тогда как экземпляры из окрестностей Серпухова в среднем несколько крупнее *F. pressilabris*. Любезно присланные известным мирмекологом Куттером экземпляры *F. foreli* из Швейцарии отличаются от подмосковных лишь несколько более крупными размерами самок.

**Экология.** В Приокско-террасном заповеднике найдена одна колония этого вида из 10 гнезд. Самое крупное гнездо было с очень мощным валом диаметром около 1 м, хотя само гнездо имело диаметр 25 см. Все гнезда были окружены земляными валиками и, как правило, не прорастали травой. Вообще они были гораздо больше похожи на гнезда *F. exsecta*, чем на гнезда *F. pressilabris*. *F. foreli* имеет охраняемую территорию. Вылет крылатых половых особей наблюдался в Приокско-террасном заповеднике в августе 1962 г., в Омало в начале августа 1960 г. и на Севене в конце июля 1927 г.

## 26. *Formica tamarae* Dlussky, 1964

**Типы.** Г о л о т и п (гинетип): самка — Грузия: Омало, № 660, 13.VIII 1960 г., Т. И. Жижилашвили. А н д р о т и п: самец, там же, № 696, 9.VII 1960 г. Жижилашвили. Э р г а т о т и п: рабочий из того же гнезда, что и голотип. П а р а т и п ы: рабочие, самки, самцы из того же гнезда, что и андротип; рабочие, самки, самцы — Северо-Западный Кавказ, № 6148 (К. В. Арнольди). В коллекциях ЗИН, ИМЖ, ЗИ ГССР.

**Географическое распространение** (рис. 51). Кроме типичных местообитаний, имеется сомнительное нахождение этого вида из Дагестана.



## Группа *Formica forsslundi* Lohm.

### 27. *Formica forsslundi* Lohmander, 1949

(?) *F. nemoralis* Dlussk., 1964a (syn. nov.).

**Типовое местонахождение.** Швеция.

**Синонимика.** В 1964 г. я описал из Воронежского заповедника *F. nemoralis*. Рабочие этой формы неотличимы от имеющихся в коллекции ИМЖ двух паратипов *F. forsslundi* (получены из музея в Хельсинки и от польского мирмеколога Б. Писарского). Однако самцы этой формы отличались от всех известных мне самцов *Coptoformica* своеобразным, очень редким, прилежащим опушением брюшка и хетотаксией, что не отмечалось в описании Ломандера. Поэтому я и описал эту форму как новый вид. Когда статья с описанием *F. nemoralis* выходила из печати, я получил от швейцарского мирмеколога Куттера несколько экземпляров *F. forsslundi* из Швейцарии и обнаружил, что самцы этого вида не отличаются от *F. nemoralis*. Все же пока вопрос о самостоятельности *F. nemoralis* как вида остается открытым, поскольку самки этой формы неизвестны, а недавно найденные самцы *F. brunneonitida* и *F. pisarskii* также практически неотличимы от самцов *F. forsslundi*.

Польская исследовательница И. Петал описала из окрестностей Люблина *F. forsslundi strawinskii* (Petal, 1962). Исходя из положений, изложенных в главе II, нельзя описывать подвид, не изучив хорошо географической изменчивости вида. Однако статус формы, описанной Петал, я не могу установить, так как не имею типичных самок обеих форм, и географическая изменчивость *F. forsslundi* еще не изучена.

**Географическое распространение** (рис. 52). Швеция, Финляндия (Forslund, 1957; Collingwood, 1961), Польша (Petal, 1962), Швейцария (Kutter, по Collingwood, 1961). В СССР известен достоверно только из Воронежского заповедника.

**Экология.** В Швеции, Финляндии *F. forsslundi* обитает на болотах (Collingwood, 1961). В Польше Петал (Petal, 1964) также нашла этот вид (ssp. *strawinskii*) на торфяном болоте (Раковске Багно близ Люблина), где он многочислен и часто образует колонии.

Мы обнаружили только одну колонию этого вида из трех гнезд в Воронежском заповеднике (№ 220—222, 29.VIII 1962 г., А. Захаров, Г. Длусский). Гнезда располагались на полянке, заросшей травой, в дубовом лесу на супесчаной почве (С<sub>2</sub>—С<sub>3</sub>). Гнездовые холмики не отличались.

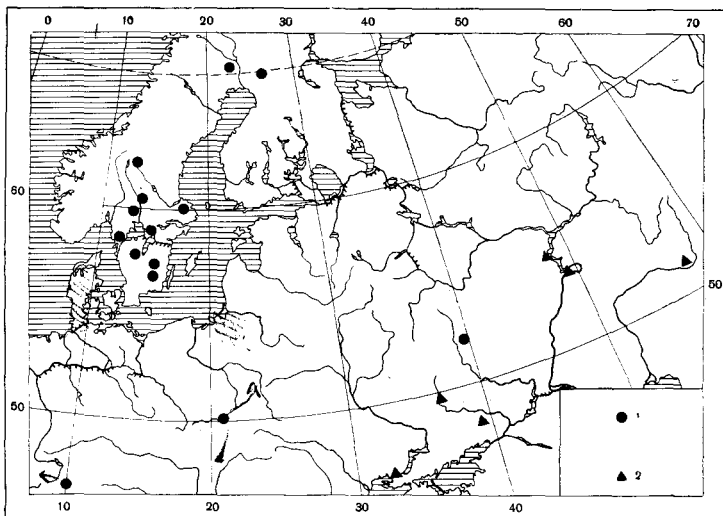


Рис. 52. Географическое распространение *F. forsslundi* и *F. rufomaculata*.

1 — *F. forsslundi*; 2 — *F. rufomaculata*

от *F. exsecta* и имели хорошо выраженный вал. Диаметр купола гнезда № 220—1 м, высота — 30 см, гнезда № 221, соответственно, 1 м и 45 см, гнезда 222—80 см и 40 см. Освещенность — 40—50%. Наклон пологих склонов холмиков 25—40°.

Колония имела территорию 0,27 га. От гнезд шли многочисленные тропы к деревьям с тлями (соснам и дубам).

Интересно, что в последних числах августа 1962 г., когда крылатые половые особи во всех гнездах *F. exsecta* и *F. pressilabris* уже вылетели, в гнездах *F. forsslundi* было множество куколок и молодых самцов, и брачный лет еще не начинался.

## 28. *Formica brunneonitida* Dlussky, 1964

*F. exsecta pressilabris*: Рузский, 1914 (part., non Nylander, 1846).

**Типы.** Г о л о т и п (гинетип): самка — Монголия: Керулен, Буудал, 124 км восточнее Улан-Батора, 7.VI 1962 г., № 3384, Б. Писарский.

**Э р г а т о т и п:** рабочий из того же гнезда. П а р а т и п ы: 1 ♀, 28 ♂ и 17 секретаргатов из того же гнезда: 1 ♀, 25 ♂ — там же, 7.VI 1962 г., № 3379, Б. Писарский. Находятся в коллекциях ИЗПАН, ИМЖ, ЗИН.

**Географическое распространение** (рис. 50). Монголия, Тибет. В СССР найден З. А. Жигульской близ озера Чаа-Холь в Тувинской АССР.

**Географическая изменчивость, синонимика.** 7 рабочих этого вида, собранных П. К. Козловым в августе 1901 г. в Северо-Восточном Тибете (Камбасс, Янцзы, 3 ♂ — р. Дза-Чу, 360—4000 м; 4 ♂ — р. Ичу, приток Дза-Чу) и определенных М. Д. Рузским (1914б) как *F. exsecta pressilabris*, были изучены автором настоящей работы. Они относятся к этому же виду, но отличаются от типичных экземпляров из Монголии более короткой рукоятью усика (как у *F. rufomaculata*): скапус у них в среднем в 1,02 раза больше ширины головы (пределы 1,00—1,04), тогда как у типичных экземпляров это соотношение в среднем равно  $1,08 \pm 0,01$ .

**Экология.** Б. Писарский нашел несколько гнезд этого вида в районе Поста Керулен (Керулен Буудал, Монголия), на склонах сопки с песчаной почвой. Гнезда были в земле, без наружных построек. Гнездо, найденное З. А. Жигульской, по ее словам, было таким же, как у *F. pisarskii*.

## 29. *Formica pisarskii* Dlussky, 1964

*F. pressilabris*: Длусский, 1963б.

**Типы.** Г о л о т и п (гинетип): самка — Монголия: Сонгино, 24 км юго-западнее Улан-Батора, 22.V 1962 г., № 3297, Б. Писарский. Э р г а т о т и п: рабочий из того же гнезда. П а р а т и п ы: 1 ♀ и 24 ♂ из того же гнезда; 25 ♂ — там же 22.V 1962 № 3298, 11 ♂ — там же, 22.V 1962 г., № 3299, Б. Писарский. Типы в коллекциях ИЗПАН, ЗИН, ИМЖ.

**Географическое распространение** (рис. 52). Восточная Сибирь, Монголия. По-видимому, большинство указаний о нахождении *F. pressilabris* в Сибири следует относить к этому виду.

Гнездо, найденное нами в Читинской области, располагалось на острепленном южном склоне сопки с редкой травянистой растительностью. Гнездовой холмик — неправильной формы длиной 18 см, максимальной шириной 9 см и высотой не более 5 см из травы и мелких стеблей злаков. Гнезда, найденные Б. Писарским в Монголии, также встречались на южных склонах сопок с редкой травянистой растительностью (куртинами). Наружных построек не было, и гнездовые камеры располагались под камнями.

Группа *Formica longiceps* Dluss.

30. *Formica longiceps* Dlussky, 1954  
Длинноголовый муравей

**Типы.** Голо тип (генетип): самка — озеро Боусье (окр. Канска), 2.VI 1902 г., А. Кожев. Эргатотип: рабочий из того же гнезда. Паратипы: Монголия: 28♀ — Горчи, 50 км северо-восточнее Улан-Батора, 24.V 1962 г., № 3314, Б. Писарский; 1♀ 45♀ — там же, 25.V 1962 г., № 3322, Б. Писарский; 5♀, 46♀ — там же 25.V 1962 г., № 3323, Б. Писарский; 56♀ — Баян, 75 км восточнее Улан-Батора, 6.VI 1962 г., № 3350, Б. Писарский. Типы в коллекциях ЗИН, ИЗПАН, ИМЖ, ЗМ МГУ.  
**Географическое распространение.** Восточная и Центральная Сибирь, Монголия (рис. 50).

Группа *Formica suecica* Adl.

31. *Formica suecica* Adlerz, 1902

*F. exsecta suecica*: Рузский, 1905; *F. exsecta* r. *suecica*: Stitz, 1924.

**Типовое местонахождение.** Остров Альнэ в Балтийском море (Швеция).

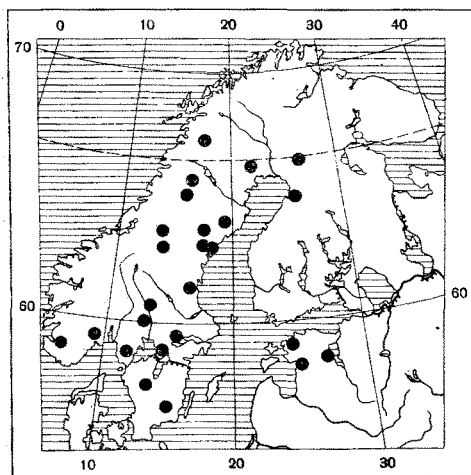


Рис. 53. Географическое распространение *F. suecica*

**Географическое распространение** (рис. 53): Южная Норвегия, Швеция, Финляндия. Для территории СССР указан из Эстонии: Нэмме, Хиума (Дагэ), Тарту (Stitz, 1924).

**Экология.** (по Forsslund, 1949). Из 53 гнезд 32 было найдено на болотах, 20 в еловых, пихтовых и березовых лесах на подзолистых почвах и 1 — на лугу. Гнезда большей частью располагаются у пней, упавших стволов

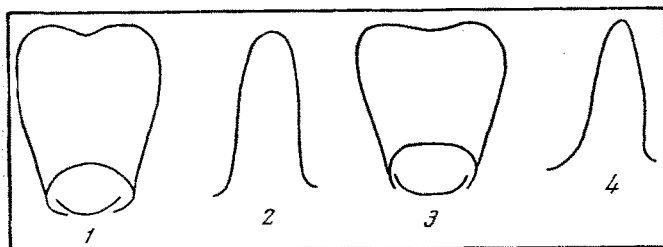


Рис. 54. Чешуйки *F. rufomaculata* сзади (1, 3) и в профиль (2, 4)

1, 2 — Приморский край; 3, 4 — типичная форма (лектотип)

деревьев или у камней, но встречаются и свободные гнезда. Колоний не образует, редко можно обнаружить рядом несколько гнезд. Материал гнезд рыхлый, уложен неправильно, чем гнезда этого вида легко отличаются от *F. exsecta*. Большой диаметр самого крупного из найденных муравейников равнялся 92 см, а высота самого высокого — 22 см. Лет половых особей на юге Швеции происходит в середине июля, а на севере — в середине августа.

Форслунд (Forsslund, 1949) высказывает предположение, что этот вид во время последнего оледенения сохранился только в рефугиумах на западном берегу Норвегии и сейчас медленно расселяется на восток.

К *F. suecica* близка *F. naefi*, описанная Куттером (Kutter, 1957) из Швейцарии.

### Виды с неясной групповой принадлежностью]

Самки *F. rufomaculata* Ruzs. и *F. fossilabris* Dlussky (1965), обитающей в Тибете, неизвестны, поэтому отнести их к какой-либо группе невозможно.

#### 32. *Formica rufomaculata* Ruzsky, 1895

*F. exsecta pressilabris* var. *rufomaculata* Рузский, 1895; *F. rufomaculata*: Длусский, 1964а.

**Типы.** Лектотип: окрестности Симбирска (Ульяновска), мыс Киндяковка, 7.VI 1894 г., М. Д. Рузский. Находился в коллекции ЗИН.

**Географическое распространение** (рис. 52, 50). Степная зона Европейской части СССР, Барнаул (Рузский, 19156), Тигровая падь (Уссурийский край).

**Географическая изменчивость.** В коллекции ИМЖ имеется 7 рабочих, собранных Кузнецовым-Угамским в Тигровой пади (Уссурийский край, август 1926 г.). Они сходны с типичной *F. rufomaculata* и отличаются от нее формой чешуйки (рис. 54): у этих экземпляров она в профиль приостренная, тогда как у типичной формы — округлена сверху и толстая, вырезка на верхнем крае чешуйки меньше, чем у *F. rufomaculata*. Возможно, эта форма окажется самостоятельным видом, но это можно будет установить лишь после нахождения самок этих форм.

## ФОРМИРОВАНИЕ ФАУНЫ РОДА *FORMICA* СОВЕТСКОГО СОЮЗА

### 1. ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЕ СВИДЕТЕЛЬСТВА

Палеонтологических сведений об истории *Formica* пока имеется крайне мало. Известны они только из Балтийского янтаря, который, по-видимому, образовался в нижнем олигоцене из смолы хвойных деревьев, росших на месте нынешней Швеции.

В 1868 г. Майр описал первый вид *Formica* из Балтийского янтаря. Вилер (Wheeler, 1915) насчитывал уже 6 ископаемых видов рода. Список был пополнен работой Г. М. Длусского (1967), в которой описывается еще 4 вида. Таким образом, из Балтийского янтаря в настоящее время известно 9 видов, относящихся к роду *Formica*<sup>1</sup>. Несомненно, этот список далеко не полон. На это указывает хотя бы тот факт, что несмотря на то, что мирмекологами было обнаружено и изучено более тысячи экземпляров *Formica*, в подавляющем большинстве (1350 экз., Wheeler, 1915) это была *F. flori*, тогда как остальные виды найдены лишь в количестве 1—2 экземпляров. Янтарная фауна рода *Formica* довольно разнообразна и состоит в основном из довольно специализированных форм, почти не имеющих аналогов в современной фауне. Единственный вид, который можно считать непосредственным предком современных видов, — *F. flori* Майр. Вилер (Wheeler, 1910 и др.) писал, что *F. flori* не отличима от современной *F. fusca*. Однако при этом он имел в виду *F. fusca* в очень широком смысле, включая в него не только близкие виды (*F. lemni*, *F. picea*), но и некоторые виды, относящиеся к другим группам (например, *F. cunicularia* или *F. japonica*), которые считал варьетами *F. fusca*. Ярроу (Yarrow, 1954 г.), изучив самца *F. flori*, пришел к выводу, что он стоит гораздо ближе к *F. lemni*, чем к *F. fusca*. К сожалению, сейчас уже невозможно ознакомиться с огромной (1310 экз.) серией этого вида, хранившейся в Кенигсбергском музее и изученной Вилером (Wheeler, 1915). По-видимому, *F. flori* следует считать предком обширной и трудно различимой группы *F. fusca*, насчитывающей в СССР 6 видов, а скорее всего — предком палеарктических групп *F. fusca* + *rufibarbis* (Длусский, 1967).

Промежуточное по ряду признаков (строение жгутика усика, жвал, нижнечелюстных щупиков) положение *F. (Protoformica) proformicoides* Dluss. между *Formica*, *Proformica* и *Cataglyphis* позволяет сделать предположение, что этот вид по своему строению ближе всего стоит к морфологическому прототипу трибы *Formicini*. Действительно, в роде *Formica* отмечается

<sup>1</sup> *F. constricta*: Wheeler, 1915 (= *Camponotus constrictus* Mayr., 1868), судя по рисунку Вилера, — довольно специализированный вид рода *Cataglyphis* (Длусский, 1967).

тенденция к укорачиванию нижнечелюстных щупиков, крайнюю степень которой мы видим на примере ископаемых *F. clymene* Wh. и *F. phaethusa* Wh. и современных *Coptoformica*. У *Cataglyphis*, напротив, имеется явно выраженная тенденция к удлинению и специализации этого органа, достигающая крайней степени у наиболее специализированных представителей. В то же время строение нижнечелюстных щупиков наиболее примитивных морфологически групп обоих родов (подрод *Serviformica* рода *Formica* и особенно примитивные *Cataglyphis*, такие, как *C. pallida*) наиболее близко к *F. proformicoides*. Строение жгутика усика у *F. proformicoides* сходно с таковым *Proformica* и неарктической группы *F. neogagates*. Строение жвал — промежуточное между *Formica* и *Proformica*. Такие признаки, как появление выемки на затылочном крае головы (*Coptoformica*), вырезки на наличнике (*Raptiformica*), угловатого эпинотума рабочих (группы *F. fusca*, *F. rufibarbis*), удлинение рукояти усика (*Neoformica*) и т. д., по-видимому, являются вторичными и вызваны специализацией этих групп.

*F. baltica* Dluss. и *F. antiqua* Dluss. по общим пропорциям тела и строению жгутика усика очень сходны с современной *F. gagates*, стоящей особняком в подроде *Serviformica*, однако характером хетотаксии, прилежащего опушения (видовые признаки) и значительно более мелкими размерами хорошо отличаются от нее.

*F. horrida* Wh., как считал Вилер (Wheeler, 1915), близка к современной *F. cinerea* (скорее к неарктической *F. pilicornis*), но этот вывод он делает на том основании, что у *F. horrida*, как и у *F. cinerea*, все тело покрыто многочисленными отстоящими волосками. Однако этот признак нельзя в данном случае принимать во внимание, так как виды с такой хетотаксией имеются и появились, очевидно, независимо почти во всех подродах. С другой стороны, своеобразное строение рукояти усика, не встречающееся у других Formicini, ставит этот вид особняком в роде *Formica*, так же как и *F. strangulata* Wh. со своеобразным строением груди.

*F. clymene* и особенно *F. phaethusa* Вилер (Wheeler, 1915) сближает с современными *Formica* s. str., в частности последний вид — с *F. truncorum* (опять же на основании хетотаксии). Однако наличие укороченных нижнечелюстных щупиков у этих видов, как у *Coptoformica*, заставляет нас, если и относить эти виды к подроду *Formica* s. str., то лишь в качестве самостоятельной, сильно уклоняющейся группы, а, возможно, сближать с предками *Coptoformica*.

Морлей (Morley, 1954), не ссылаясь на первоисточник, указывает, что в американском янтаре того же возраста также найдены *Formica*, но среди них нет видов *Formica* s. str., хотя представлены группы *F. fusca* и другие «менее высоко социальные виды рода»:

В Сицилийском янтаре виды рода *Formica* отсутствуют (Emery, 1920).

Таким образом, палеонтологические данные свидетельствуют, что в нижнем олигоцене (Балтийский янтарь) на территории современной Европы существовала разнообразная фауна *Formica* (9 видов). За исключением *F. flori*, являющейся, по-видимому, предком группы *F. fusca*, а может быть и группы *F. rufibarbis*, ни один из известных ископаемых видов не может считаться предком видов, живущих в настоящее время. Два вида — *F. baltica* и *F. antiqua* — сходны с современной *F. gagates*. Возможно, это указывает на древность *F. gagates* и на то, что прежде группа *F. gagates*, представленная в настоящее время одним видом, была более разнообразной.

## 2. ЗООГЕОГРАФИЧЕСКИЕ СВИДЕТЕЛЬСТВА

Из 102 известных в настоящее время видов *Formica* 61 встречается только вNearктике, 39 — в Палеарктике, 1 (*F. fusca*) в Голарктике в целом и 1 (*F. rufolucida*) найден лишь в горах Бирмы (Индо-Малайская область). Таким образом, *Formica* — это чисто голарктический род, лишь один вид которого проник в горы тропической Индо-Малайской области<sup>1</sup>.

Из современных подродов («групп видов») 3 обитают как в Старом, так и в Новом Свете: *Formica s. str.* (18 видов — вNearктике, 6 — в Палеарктике), *Raptiformica* (соответственно, 6 и 2 вида) и *Serviformica* (12 видов — вNearктике, 19 — в Палеарктике, 1 — в Индо-Малайской области); 4 — «группы видов» обитают только вNearктике: «группа *F. neogagates*» (7 видов), «группа *F. exsectoides*» (3 вида), «группа *F. microgyna*» (12 видов) и *Neoformica* (4 вида)<sup>2</sup>. Подрод *Coptoformica* (13 видов) является чисто Палеарктическим.

Из сказанного видно, что Nearктика, как по количеству видов *Formica*, так и по разнообразию их превосходит Палеарктику. Центр разнообразия *Formica* находится на западе Северной Америки, между Скалистыми горами и береговыми хребтами Тихоокеанского побережья. Многочисленность и разнообразие видов в каком-либо районе, как известно, считается показателем значительной давности поселения представителей рода в данном районе. На этом основании Вилер, а следом за ним и другие мирмекологи (Wheeler, 1913; Emery, 1920) считали этот район местом интенсивного видообразования этого рода, откуда виды иррадиировали в другие области Nearктики и в Палеарктику. Но, во-первых, представители общих для Палеарктики и Nearктики групп обитают и в восточной Nearктике, а во-вторых, эндемичные для этого района группы («комплекс *obtusopilosa*», *Neoformica*, *F. pilicornis*) приспособлены к существованию в аридных условиях, что явно вторично, поскольку все данные свидетельствуют о том, что исходным для *Formica* является обитание в лесах и на лугах. Таким образом, можно выдвинуть вторую, вероятную в той же степени гипотезу, что очаг видового разнообразия на западе США возник вторично, хотя и очень давно. А повышенная дифференцированность условий на ограниченном пространстве в горах способствует интенсивному видообразованию. Во всяком случае, вопрос о месте образования рода остается неясным.

Перейдем теперь к фауне Палеарктики. Легко можно заметить, что она распадается на две группы видов:

1. Виды эндемичные для Палеарктики групп, не имеющие аналогов вNearктике. Сюда относится подрод *Coptoformica*, *F. (Raptiformica) sent-schuensis*, два представителя подрода *Serviformica* — *F. gagates* и *F. uralensis* (возможно, также *F. subrufa*). Центры разнообразия видов этой группы находятся в Европе и Центральной Азии.

2. Виды, имеющие близкородственные формы вNearктике. Сюда относятся подрод *Formica s. str.*, группы *F. fusca* и *F. rufibarbis* подрода *Serviformica* и *F. (Raptiformica) sanguinea*. Количество видов этой группы уменьшается с запада на восток, что особенно хорошо заметно на примере *Serviformica*: на Пиренейском полуострове, во Франции, Швейцарии, Италии — 11 видов, в Европейской части СССР — 9, в Восточной Сибири — 8,

<sup>1</sup> Такое распространение характерно и для других голарктических родов, например *Myrmica* (Emery, 1920).

<sup>2</sup> *F. rufolucida* Coll. из Бирмы была описана (Collingwood, 1962) в качестве представителя подрода *Neoformica*, но в оттиске статьи, любезно присланной мне автором, доктор Коллингвуд внес исправления от руки: в настоящее время он относит этот вид к подроду *Serviformica*. Сравнив паратип *F. rufolucida*, полученный для исследования благодаря любезности доктора Коллингвуда, с имеющимися в нашей коллекции экземплярами *F. (Neoformica) schaufussi* Mayr, подаренными канадским мирмекологом Эйром, и различными видами *Serviformica*, я пришел к тому же выводу.

на Дальнем Востоке — 6. То же можно наблюдать и для *Formica* s. str. (см. главу III).

Для изучения истории заселения Северной Европы большое значение имеет сравнение фауны Британских островов и севера континентальной Европы. Как известно, Британские острова отделились от материка в середине плейстоцена, в «великую межледниковую эпоху» (Миндель-Рисс), поэтому наличие северных видов на континенте и отсутствие на Британских островах считается показателями того, что эти виды (например, *Campodonotus herculeanus*) пришли в Западную Европу уже в более позднее время (Emery, 1920). Среди *Formica* имеются на севере Западной Европы, но отсутствуют в Британии *F. truncorum*, *F. uralensis*, *F. gagatoides*, *F. cinerea*<sup>1</sup> и все виды *Coptoformica*, кроме *F. exsecta*.

В Средней Азии обитает всего 9 видов *Formica*. Все они приурочены, главным образом к зоне средних высот Среднеазиатских гор. Исключением представляют лишь *F. clara* и *F. subpilosa* s. str., но и эти виды обитают только в оазисах, а в настоящей пустыне или сухих степях предгорий не встречаются. Кроме этих двух видов, все остальные среднеазиатские виды либо идентичны (*F. picea*, *F. pratensis* и др.) широко распространенным бореальным видам, встречающимся на юге лесной зоны, либо очень близки (*F. mesasiatica*) к ним. Чисто таежные (или бореальпийские) виды, такие, как виды группы *F. rufa*, *F. lemani*, *F. gagatoides* и другие, в Средней Азии не встречаются, и фауна настоящего высокогорья формируется главным образом за счет эндемичных видов, не относящихся к роду *Formica* (Kuznetsov, 1923; Длусский, 1962).

Крайне своеобразна фауна Центральной Азии и юга Восточной Сибири. Из 14 обитающих здесь видов 6 являются эндемичными, один (*F. subpilosa*) общий со Средней Азией и 7 доходят до Европы, причем 2 из них (*F. uralensis* и *F. picea*) скорее всего имеют центральноазиатское происхождение, поскольку здесь это массовые эвритошные виды, а в Европе встречаются редко, обитают на равнине почти исключительно на болотах и являются массовыми эвритошными видами лишь высоко в горах.

Фауна южного Приморья бедна *Formica*. Единственный вид, встречающийся здесь часто — эндемичный для Юго-Восточной Азии *F. japonica*. Гораздо реже встречаются *F. picea* и *F. sanguinea* и еще реже *F. lugubris*, *F. truncorum*,<sup>?</sup> *F. rufomaculata*, *F. uralensis*.

В заключение раздела следует остановиться на парах аллопатрических видов, ареалы которых отделены друг от друга большими пространствами, и видах с разорванными ареалами. Как правило, такие данные свидетельствуют о более широком ареале вида-предка в доледниковую эпоху (Толмачев, 1962 и др). В результате изоляции популяций за время, прошедшее с момента разрыва (т. е. в течение четвертичной эпохи), часто образуются новые виды.

В пределах рода *Formica* можно выделить следующие пары:

- |   |   |
|---|---|
| <i>F. gagatoides</i> (север Палеарктики).     | — <i>F. kozlovi</i> (Центральная Азия)                        |
| <i>F. cinerea</i>                             | } (Европа) — <i>F. subpilosa</i> (Средняя и Центральная Азия) |
| <i>F. rufibarbis</i>                          |   |
| <i>F. decipiens</i> (Юго-Западная Европа)     | — <i>F. japonica</i> (Дальний Восток)                         |
| <i>F. exsecta</i> (Бореальная Палеарктика)    | — <i>F. mesasiatica</i> (Средняя Азия)                        |
| <i>F. forsslundi</i> (Европа)                 | — <i>F. brunneonitida</i> (Центральная Азия)                  |
| <i>F. rufomaculata</i> (Юго-Восточная Европа) | — <i>F. rufomaculata</i> (?) (Дальний Восток)                 |

<sup>1</sup> Отсутствие этого вида возможно объясняется только климатическими условиями, поскольку он отсутствует и в Бельгии и в Норвегии.



### 3. ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Попробуем теперь на основании весьма ограниченных имеющихся данных сделать некоторые выводы об истории фауны *Formica* Советского Союза. Как в большинстве построений такого рода, в них будет немало сомнительных предположений. Однако это необходимо сделать для лучшего понимания современной фауны.

Первые *Formica* появились, по-видимому, в верхнем мезозое в лесах Арктической области (Wheeler, 1913). Это были небольшие муравьи, приблизительно таких же размеров, как современные *F. fusca*, у которых рабочие были, вероятно, больше всего похожи на янтарную *F. proformicoides*. Самки их были сравнительно крупных размеров, поскольку основывали новые семьи самостоятельно.

С начала третичного периода в хвойных северных лесах Палеарктики, наряду с родами, встречающимися в настоящее время лишь в тропиках, начала формироваться своеобразная фауна *Formica*, представленная в балтийском янтаре *F. clymene* и *F. phaethusa*, *F. antiqua* и *F. baltica*, *F. horrida* и *F. strangulata* и не имеющая аналогов в Неарктике. В настоящее время остатками этой древней палеарктической фауны являются, очевидно, *F. gagates*, *F. uralensis*, *F. sentschuensis* и *Coptoformica*. В период, предшествующий образованию балтийского янтара, возможно во время эоценового соединения Старого и Нового Света, проникли некоторые виды из Неарктики, где к тому времени сформировалась своя фауна. От этих видов произошла *F. flori* и группы *F. fusca*, *F. rufibarbis*, а также и палеарктические *Formica s. str.* В отношении *Serviformica* это предположение базируется на том факте, что неарктические *Serviformica*, близкие к *F. fusca*, не распадаются на две группы, как это наблюдается в Палеарктике, однако есть и обычная *F. fusca* и виды, близкие к *F. rufibarbis*, так что можно предположить, что эта дивергенция произошла после того, как предки их были разделены Атлантическим океаном.

По-видимому, в нижнем олигоцене уже сформировались подроды и основные группы видов, но *Neoformica* и группа *F. neogagates* так и обитали на западе Неарктики и не могли проникнуть в Палеарктику, а *Coptoformica* обитали в Палеази, не соединявшейся в то время с Фенноскандией, располагавшейся на месте современной Северной Европы. Образование *Rapiformica* приходится относить на еще более древнее время, если

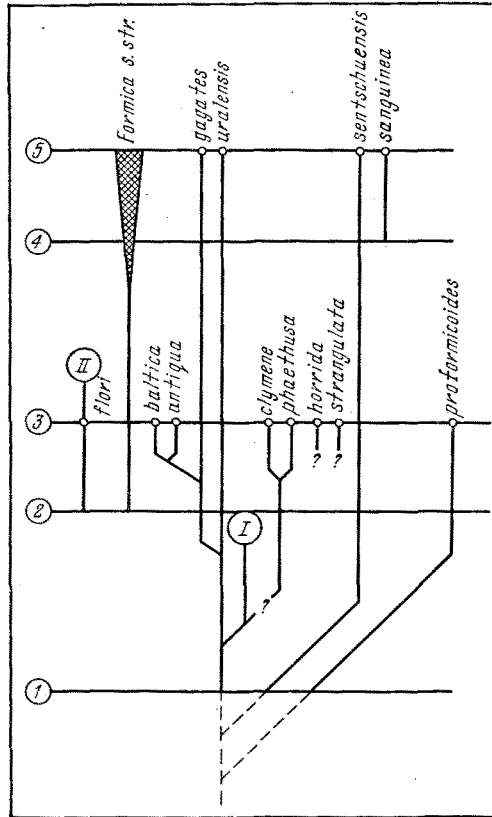


Рис. 55. Гипотетическая схема эволюции *Formica* в Палеарктике

1 — граница мезозоя и четвертичного периода; 2, 4 — проникновение видов из Неарктики; 3 — Балтийский янтарь; 5 — современность; I — см. рис. 56;

II — см. рис. 57

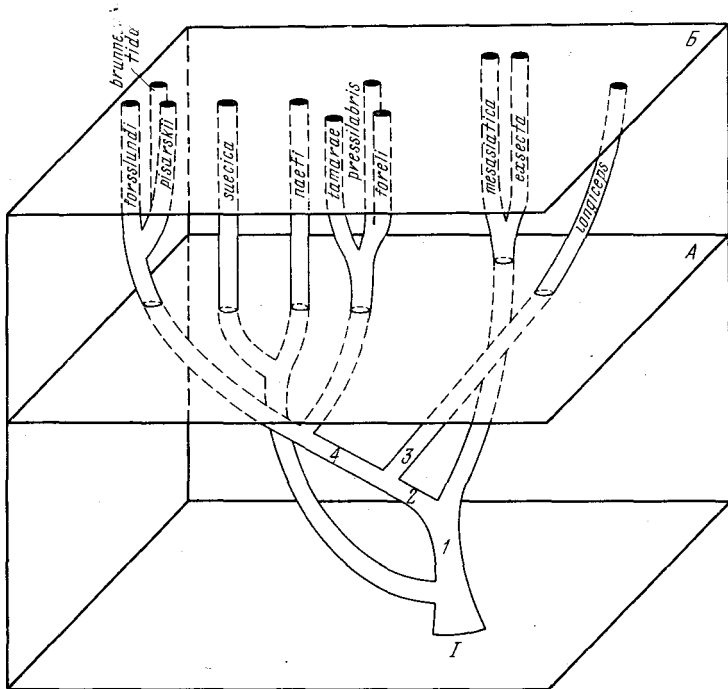


Рис. 56. Гипотетическая схема эволюции *Coptoformica*

I — см. рисунок 55; A — граница третичного и четвертичного периодов; B — современность; 1 — выемка на затылочном крае головы углубляется, затылочные углы становятся приостренными; 2 — уменьшаются размеры самок, укорачиваются нижнечелюстные щупики; 3 — голова удлиняется еще больше; 4 — самки дальше уменьшаются в размерах и почти достигают размеров рабочих, нижнечелюстные щупики укорачиваются дальше

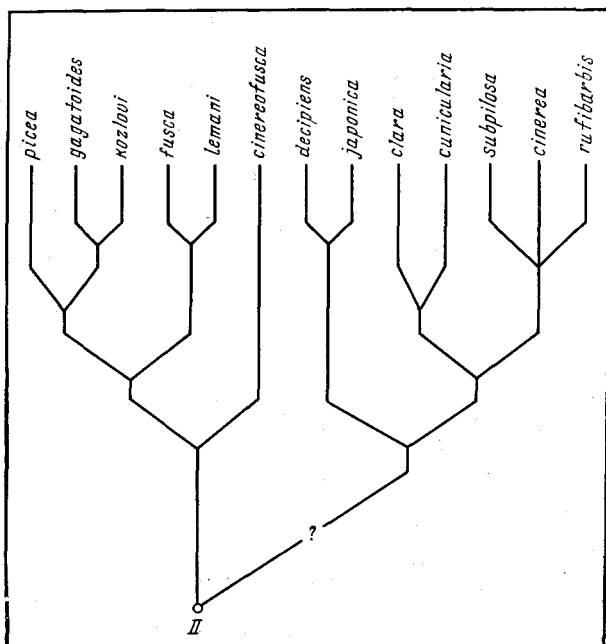


Рис. 57. Гипотетическая схема эволюции групп *F. fusca* и *F. rufibarbis* подрода *Serviformica* в Палеарктике

не считать сходство *F. sentschuensis* с группой *F. sanguinea* конвергентным.

В течение третичного периода происходило формирование современной фауны *Formica*. В начале миоцена на месте нынешней Палеарктики уже вместо раннетретичных лесов были две лесные зоны: Полтавская (тропическая, вечнозеленая) и Тургайская (листопадная, преимущественно занятая широколиственными лесами) (Криштофович, 1946). Граница этих зон проходила в палеогене через нынешние Южную Англию, Башкирию и Северный Казахстан (Марков, 1951). По-видимому, на севере и в горах Тургайской области и происходило формирование палеарктических видов рода *Formica*.

К миоцену сформировалась фауна *Formica*, почти не отличающаяся от современной, и в течение четвертичного периода, вероятно, произошло лишь обособление нескольких видов, вызванное изоляцией популяций: *F. mesasiatica* в горах Средней Азии от бореальной *F. exsecta*, *F. forsslundi* в Европе и *F. brunneonitida* в Восточной Азии, *F. decipiens* в Юго-Западной Европе и *F. japonica* на Дальнем Востоке. Все виды этих пар очень сходны между собой. Разделение *F. gagatoides* и *F. kozlovi*, также очень сходных видов, представляется мне следующим образом. Предки этих видов обитали в горах Центральной Азии. Во время одного из ледниковых периодов, ввиду похолодания, они спустились с гор, а когда наступило потепление климата, одни популяции ушли на север, вслед за ледниками, и образовали *F. gagatoides*, а другие вновь поднялись в горы (*F. kozlovi*). В Европе *F. gagatoides*, так же как и *F. truncorum*, появилась сравнительно недавно, поскольку эти виды обычны на севере континентальной Европы, но отсутствуют на Британских островах.

*F. sanguinea* появилась в Палеарктике в исторически недавние сроки, на что указывает большое сходство этого вида с неарктической *F. subnuda* Em. Как шло расселение этого вида — не ясно, поскольку он распространен по всей бореальной Палеарктике. Мнение Эмери (Emery, 1920), что это тундрово-степной (?) вид, расселявшийся с запада на восток, на мой взгляд, безосновательно.

Гипотетические схемы эволюции *Formica*, основанные главным образом на морфологических данных, изображены на рис. 55—57.

## СОСТАВ СЕМЬИ, РАЗДЕЛЕНИЕ ФУНКЦИЙ, ОБРАЗОВАНИЕ НОВЫХ СЕМЕЙ

### 1. СЕМЬЯ И КОЛОНИЯ

Муравьи, как и все другие так называемые «общественные» насекомые, живут «семьей», состоящей из одной или нескольких плодовых самок (маток, «цариц») и большого количества рабочих (у муравьев и других перепончатокрылых это бесплодные самки, см. выше главу I).

Что же такое семья «общественных» насекомых и муравьев, в частности? Сейчас большинство мирмекологов считает, что семья «общественных» насекомых — это качественно новая, по сравнению с организмом, фаза развития жизни на земле, имеющая некоторые аналогии с организмом. Семья — это единое целое и ни один из ее элементов не может существовать отдельно. Впервые такую точку зрения, применительно к семье муравьев, высказал Вилер (Wheeler, 1911). Его статья так и называлась «Колония муравьев как организм». Возможно, Вилер и впадал в крайность, проводя широкие аналогии между семьей общественных насекомых и организмом, но в те годы это было необходимым, так как нанесло серьезный удар по зоопсихологам, представлявшим семью общественных насекомых как собрание в какой-то степени мыслящих индивидуумов, аналогичных человеческому обществу. Сейчас взгляды, очень сходные с точкой зрения Вилера, высказывает известный французский энтомолог Реми Шовен (1960).

Обобщая известные данные с привлечением новых материалов, можно сказать, что главными отличительными особенностями семьи «общественных» насекомых являются следующие:

1. В семье обязательно существует разделение труда. На первой стадии происходит разделение на половых особей и бесплодных рабочих, в дальнейшем появляется полиэтизм (см. ниже).

2. Между всеми членами семьи существует постоянный обмен информацией.

3. Ни один из индивидуумов семьи (кроме самцов и молодых самок-основательниц, служащих для размножения и расселения вида) не может существовать длительное время отдельно. Например, уже 2 особи *F. rufa* живут значительно дольше, чем одна, а максимальная продолжительность жизни наблюдается в группах не менее чем из 10 особей (Crassé, Chauvin, 1944). Точно так же в группах резко повышается производительность труда муравьев, как было показано Ченом на *Camponotus japonicus* (Chen, 1937).

За счет этих особенностей «общественные» насекомые приобретают ряд преимуществ:

1. Возможность создания условий, близких к оптимальным, для развития молоди (см. главу VII).

2. Возможность накопления запасов пищи либо в специальных хранилищах (запасы меда у пчел, запасы зерен у муравьев-жнецов и т. д.), либо в зобу определенной группы рабочих (у многих высших муравьев, особенно развито у «медовых» муравьев).

3. Способность к регенерации семьи при гибели части особей. Эта особенность наиболее ярко выражена у видов с многочисленным населением гнезд, например, у рыжих лесных муравьев, которые практически не имеют естественных врагов. Птицы, например, могут уничтожить лишь небольшую часть особей гнезда, и эти утраты быстро восстанавливаются.

4. Благодаря полигинности, т. е. наличию большого количества плодотворных самок, и возможности замены погибающих самок новыми, семьи наиболее высоко организованных «общественных» насекомых, например, рыжих лесных муравьев, становятся практически бессмертными и существуют до тех пор, пока им позволяют это внешние условия (Wheeler, 1910; Gösswald, 1944c, 1955b).

Население средних гнезд рыжих лесных муравьев насчитывает 500—800 тыс. особей, а крупных — до 1 млн. (Otto, 1962). У *F. pratensis* население меньше: 114 тыс. в средних гнездах и 500 тыс. в крупных (Fogel, 1874). У *F. fusca* количество особей в гнезде (включая и личинок), по-видимому, не превышает 3000; максимальное количество особей — 2846 экземпляров — в гнезде этого вида найдено Пиклсом (Pickles, 1936) в Англии. Вообще же данных о количестве населения в гнездах муравьев очень мало в связи с большой трудоемкостью таких подсчетов.

При наличии благоприятных условий семьи муравьев разрастаются настолько, что одно гнездо уже не вмещает всего населения. Тогда образуются колонии<sup>1</sup>. Форель (Fogel, 1874) дал следующее определение колоний: «Колония — это семья муравьев, обитающая одновременно в нескольких муравейниках». Это определение подразумевает постоянный обмен особями между населением разных гнезд. Он может осуществляться как постоянно, так и периодически. К первой группе относятся, например, колонии *Tetramorium caespitum* и *F. cinerea*, где гнезда связаны между собой сетью подземных ходов. Иной тип обмена обнаружен у *F. rufa*, *F. polyctena*, *F. aquilonia*, *F. lugubris* и *F. exsecta*, у которых обмен происходит периодически, по наружным тропам.

Кнайтц (Kneitz, 1964) детально изучил обмен рабочими в колонии *F. polyctena*. Как показали его исследования, обмен между гнездами происходит в течение всего сезона активности, но весной и осенью наблюдается усиление переноски. Число рабочих, перенесенных за сутки из одного гнезда в другое, варьировало от нескольких особей до 10 тыс. осенью и до 40 тыс. весной. За сезон это составляло 20—30% от общего населения гнезда.

Транспортировались особи с хорошо развитым жировым телом, выполнившие работы внутри гнезда. Они обладали отрицательным фототаксисом, имели тенденцию образовывать скопления и не могли самостоятель-

<sup>1</sup> В западной литературе часто смешивают термины «семья» и «колония», применяя термин «colony» для обозначения семьи. Представляется странной, например, терминология Шовена (Chauvin, Jacques, 1963), называющего семью «colonie», а колонию «federation».

Для обозначения населения гнезда нередко используется термин «популяция». Однако это неверно, так как популяция, как известно, это группа особей, в пределах которой постоянно происходит скрещивание. В пределах же муравьиной семьи скрещивание, как правило, не происходит. Поэтому популяцией муравьев является группа гнезд одного вида.

но переменить место жительства, так как в этом случае требуются «носильщики» (рис. 58) — в среднем более крупные рабочие с редуцированным жировым телом и яйцевыми трубочками. Мечение «носильщиков» показало, что каждая особь переносит других только в одном направлении. П. И. Мариковский (1962а) описывает случай обмена взрослыми рабочими после того, как в результате лесного пожара в нескольких гнездах погибли «фуражиры».

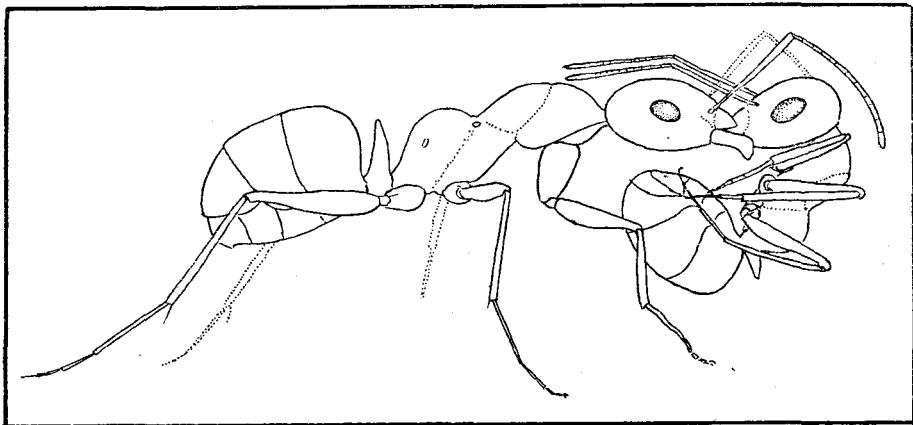


Рис. 58. Транспортировка рабочего у *F. rufa*

Хорошо описан и обмен куколками и личинками рабочих у рыжих лесных муравьев (Oekland, 1931, Мариковский, 1962а). В условиях Западной Сибири (Мариковский, 1962а) обмен молодью у рыжих лесных муравьев происходит осенью или, реже, весной, а в Европе непосредственно за вылетом крылатых (Oekland, 1931; наши наблюдения). У *F. exsecta* в Воронежском заповеднике я наблюдал такой обмен в середине августа до вылета крылатых. Как показали исследования Экланда (Oekland, 1931) с мечением, молодь переносит постоянная группа рабочих.

В колониях *F. aquilonia* и *F. polystena* в Московской области я наблюдал также обмен старыми самками, которые хорошо отличаются от молодых размерами и окраской брюшка.

Обмен является характерной особенностью колоний муравьев и служит, по-видимому, для того, чтобы не нарушалась связь между семьями (Gösswald, 1951c; Мариковский, 1962а). Если воспрепятствовать такому обмену, то через некоторое время гнезда становятся враждующими (Brun, 1910; Мариковский, 1962а).

Интересно в этой связи упомянуть об экспериментальных работах, когда семью муравьев разделяли на две части, каждая из которых содержалась в разной формикарии. Еще Форель (Forel, 1874) показал, что в результате длительного (более года) воспитания изолированные части семьи *F. pratensis* становятся враждующими. В последние годы Ланге (Lange, 1958b, 1959a, 1960a) провел серию экспериментов для более точного выяснения этого вопроса. Как показатель близости он использовал степень межгруппового обмена пищей (трофаллаксиса). Если разделить семью пополам и каждую половину содержать в совершенно одинаковых условиях, то после воссоединения не замечается никакой разницы в обмене пищей между этими группами. Однако, если части семьи содержать в гнездах из разного материала или кормить их разной пищей, то через некоторое время после воссоединения наблюдается уменьшение степени межгруппового трофаллаксиса. Наличие самки в одной из групп не меняет положения. Ланге предположил, что изменения в поведении явились

результатом изменений запаха групп, которые в свою очередь являются результатом изменений химического состава среды.

Один и тот же вид может в одних условиях образовывать колонии, а в других нет. Обычно способность образовывать большие колонии является показателем оптимальных условий среды. Так, например, в Швейцарии *F. exsecta* и *F. pressilabris* образуют большие колонии, насчитывающие у первого вида до 200 гнезд (Forel, 1874), а в Средней полосе Европейской части СССР *F. pressilabris* совсем не образуют колоний, а колонии *F. exsecta* редко насчитывают более 20 гнезд. Точно так же *F. truncorum* и *F. sanguinea* в Европе редко образуют колонии, а в еловых лесах Тянь-Шаня это в основном колониальные виды (Мариковский, 1956<sup>1</sup>; наши наблюдения). В Средней полосе Европейской части СССР колонии образуют следующие виды *Formica*: *rufa*, *polychtena*, *aquilonia*, *lugubris*, *exsecta*, *forslundii*, *foreli*, *cinerea*, *truncorum*. В то же время *F. pratensis*, большинство видов *Serviformica*, *F. sanguinea*, *F. pressilabris*, хотя и могут образовывать группы гнезд, но я ни разу не находил настоящих колоний, так как каждое гнездо имеет свою территорию и гнезда не соединены между собой (например, рис. 33, а). Все колониальные виды могут жить и одиночными семьями. У *F. rufa* такие случаи встречаются довольно часто, а у *F. polychtena* и *F. aquilonia* — чрезвычайно редко.

## 2. РАЗДЕЛЕНИЕ ФУНКЦИЙ

**Общие замечания.** В семье муравьев каждая особь выполняет определенные функции, т. е. имеется строгое их разделение. Самцы выполняют только функции, связанные с размножением. После оплодотворения они погибают. Функции самок меняются в зависимости от времени. В начале, после оплодотворения, самка выполняет расселительную функцию. Затем, как правило, она основывает новую семью и воспитывает первое потомство. В семье плодущая самка, или «царица», выполняет уже только одну основную функцию — воспроизводства. Заботу о потомстве осуществляют рабочие.

Для обозначения фиксированных различий в выполнении разными рабочими определенного круга функций Уир (Weir, 1958) предложил термин «полиэтизм».

Леббок (1898) был первым, кто открыл наличие полиэтизма у *Formica*. Он содержал в формикарии группу из 200 мономорфных рабочих *F. fusca* и обнаружил, что фуражировкой постоянно занималась одна и та же группа особей, причем постепенно одних рабочих в этой группе сменяли другие. Фимейер (Viehmeier, 1904) в искусственном гнезде из 110 рабочих и самки *F. sanguinea* наблюдал, что фуражировкой и уходом за самкой занимались определенные группы рабочих. Тщательные опыты Экланда (Oekland, 1931), который метил рабочих в естественных гнездах рыжего лесного муравья, показали, что имеются следующие виды работ, выполняемые постоянными группами рабочих: 1) уход за гнями и сбор пади, 2) сбор строительного материала и охота (выполняют одни и те же рабочие), 3) переноска рабочих, 4) обмен молодью между гнездами. Впоследствии эти исследования были подтверждены и дополнены Киилом (Kiil, 1934) и Добржанской (Dobrzanska, 1959). Добржанская показала, что в гнездах *F. sanguinea* разные группы рабочих, ухаживающих за молодью, при опасности ведут себя по-разному: одни сразу же покидают гнездо, другие постоянно остаются с молодью, третьи уносят молодь в глубь гнезда и по прекращении опасности переносят ее обратно.

Было обнаружено также, что у *F. rufa*, *F. truncorum* и *F. pratensis* не только одни и те же рабочие пользуются определенными дорожками,

<sup>1</sup> В этой работе *F. truncorum* фигурирует под названием *F. rufa*.

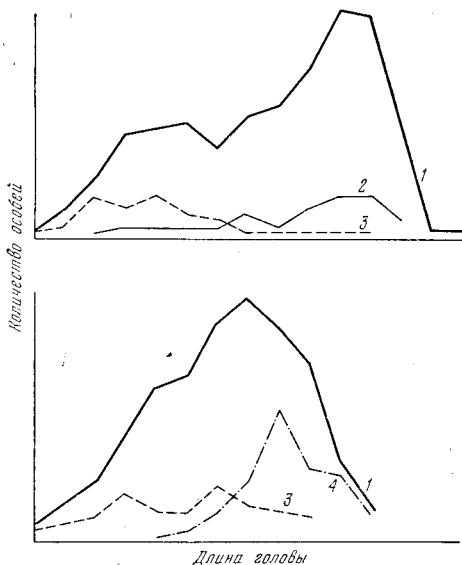


Рис. 59. Кривые распределения особей из двух разных гнезд *F. pratensis* по классам размеров рабочих, выполняющих разные работы (по Новикову, 1929)

1 — общая гнездовая изменчивость; 2 — рабочие, защищающие гнездо; 3 — рабочие, собирающие пасть тлей; 4 — рабочие, приносящие мертвых насекомых и строительный материал.

сасываются (рис. 10, 7), рабочие становятся «фуражирами» и строителями. У разных особей скорость прохождения разных этих периодов различна и зависит от потребностей семьи и кастового полиэтизма.

**Кастовый полиэтизм.** Кастовый полиэтизм у муравьев известен давно. В настоящее время есть ряд обзорных работ (Buckingham, 1911; Morley, 1946, 1950), но они описывают преимущественно случаи, когда имеются четко различающиеся касты или сильно выраженный полиморфизм рабочих, и муравьев рода *Formica* почти не касаются.

В то же время еще в 20-х годах В. В. Алпатовым, З. Г. Паленичко (1925) и П. А. Новиковым (1929) было показано, что в семьях *F. rufa* (s. l.) и *F. pratensis* кривые распределения и средние размеры рабочих, выполняющих разные функции вне гнезда, различны. Эти данные приведены на рис. 59.

Кривая распределения в гнездах имеет склонность к двувёршинности, причем с преобладанием правой части (т. е. крупных рабочих больше). В пределах этой общей изменчивости резко выделяется группа рабочих, собирающих пасть тлей. Средние размеры этих особей меньше, чем таковые особей всего гнезда. По данным В. В. Алпатовой и З. Г. Паленичко (1925), средняя длина груди этих особей была  $64,91 \pm 0,54$  ед. ( $n = 52$ ), а особей всего гнезда —  $85,28 \pm 2,08$  ед. ( $n = 14$ ). Исследования П. А. Новикова (1929) на большем материале подтвердили эти данные. Изменчивость этой группы, однако, очень высока.

Вторая изученная группа рабочих — это особи, переносящие мертвых насекомых и строительный материал. Средние размеры этой группы выше средних размеров гнездовых особей, и изменчивость рабочих здесь небольшая. Средние размеры рабочих, защищающих гнездо, не отличаются от средних размеров особей всей семьи. По-видимому, эту функцию выполняет все население гнезда.

но каждый участок территории обслуживается строго определенной группой рабочих (Oekland, 1931; Dobrzanska, 1958). У *F. sanguinea* эта закономерность не была обнаружена (Dobrzanska, 1958).

**Возрастной полиэтизм.** Еще Фишмейер (Viehmeier, 1904) подметил, что молодые рабочие *F. sanguinea*, достигшие [однодневного] возраста, вначале занимаются уходом за личинками и куколками, что впоследствии было подтверждено работами Добжанской (Dobrzanska, 1959). Однако лишь в недавних исследованиях Уира (Weir, 1958) на *Myrmica scabrinodis* и Отто (Otto, 1956, 1958a, d, 1962) на *F. polyctena* возрастная смена функций у рабочих прослежена в деталях.

Рабочие *F. polyctena* в течение первых 40 дней работают в гнезде и занимаются уходом за молодью. В это время у них развиты максиллярные железы и яичники (рис. 10, 6). Затем после того, как яйцевые трубочки перестают функционировать и овариолы рас-



Аналогичные данные были получены Киилом (Kiil, 1934) на *F. rufa* s. l. и Кингом и Уалтерсом (King, Walters, 1950) на американской *F. obscuripes* For. (= *F. rufa melanotica* Em., syn. Wilson). Добржанская (Dobrzanska, 1959) обнаружила, что у *F. sanguinea* крупные рабочие в основном выполняют работы внутри гнезда (уход за молодой, строительные работы), а мелкие являются фуражирами. **Разделение функций в семьях, состоящих из нескольких видов.** Смешанные семьи из двух и более видов известны уже давно и были описаны еще Гюбэром (P. Huber, 1810) и изучены более детально Форелем (Forel, 1874 и др.). Фимейер (Viehmeier, 1904), изучая смешанную искусственную семью, состоящую из самки и псевдогин *F. sanguinea* и рабочих *F. fusca*, *F. cinerea*, *F. rufibarbis* (? *cunicularia*), *F. pratensis* и *F. truncorum*, обнаружили, что рабочие разных видов выполняли в этом гнезде разные функции. *F. pratensis* и *F. truncorum* образовали «свиту» самки и ухаживали за потомством, а *F. fusca*, *F. cinerea* и *F. rufibarbis* занимались добыванием пищи и выполняли строительные работы.

Кинг и Сэлли (King, Sallee, 1962 и др.) детально изучают смешанные колонии двух американских видов — *F. clivia* Creight. и *F. fossiceps* Buren, встречающиеся иногда в природе. Особенный интерес представляют закономерности размерного распределения этих видов. Если в самостоятельных гнездах кривые распределения этих видов сходны и сдвинуты вправо (рис. 60, 1, 2), как и у наших рыжих лесных муравьев, то в смешанных семьях при одинаковых пределах вариации вершина кривой распределения *F. clivia* сильно сдвигается влево (рис. 60, 3). Это наводит на мысль, не происходит ли здесь разделение функций между рабочими разных видов.

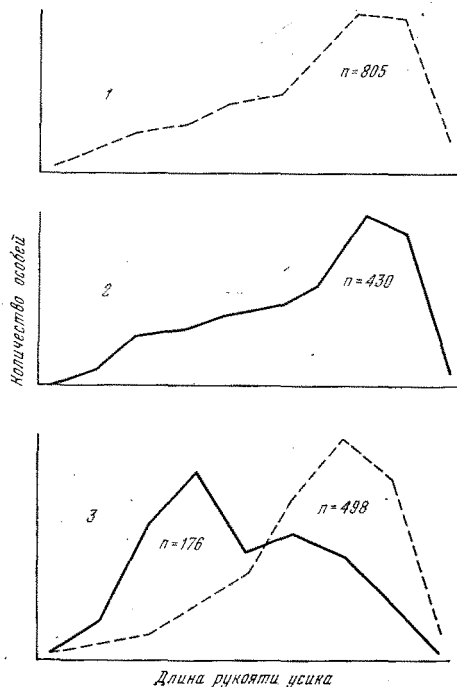


Рис. 60. Кривые распределения особей по классам размеров у рабочих *F. fossiceps* (пунктирная линия) и *F. clivia* (сплошная линия) в самостоятельных (1, 2) и смешанном (3) гнездах (по King, Sallee, 1962)

### 3. МУРАВЬИ-«РАБОВЛАДЕЛЬЦЫ»

Закрепление разделения функций в семьях, состоящих из нескольких видов, по-видимому, и явилось причиной появления «рабовладения» у муравьев.

«Рабовладение», или «куколочный паразитизм», — это своеобразная форма паразитизма, развившаяся независимо у различных муравьев и детально изученная у *F. sanguinea*, *Polyergus rufescens* и некоторых других видов Форелем, Васманном и Фимейером (Forel, 1874, 1921; Wasmann, 1910; Viehmeier, 1911), а в последние годы супругами Добржанскими (Dobrzanska, 1961; Dobrzanska, Dobrzanski, 1960, 1962) и другими исследователями. В роде *Formica* такими паразитами являются *Raptiformica*, похищающие куколочек различных *Serviformica*.

*Raptiformica* — примитивные «рабовладельцы», на что указывает, с одной стороны, их поведение (см. ниже) и, с другой стороны, отсутствие морфологических изменений, наблюдаемых у высокоспециализированных «рабовладельцев». Жвалы рабочих *Rossomyrmex* имеют лишь крошечные зубчики, а жвалы *Polyergus* (и *Strongylognathus* из подсемейства *Murmicinae*) — серповидные, они полностью лишены зубцов и не приспособлены к размельчению пищи и гнездовым работам (рис. 19, 5). Жвалы *F. sanguinea* не отличаются от жвал непаразитических *Formica*.

Сущность «рабовладельческого» паразитизма заключается в том, что рабочие паразита периодически совершают набеги на гнезда «хозяина» и похищают его куколок. Вышедшие из этих куколок рабочие выполняют в новом гнезде те же работы, что и их «родственники» в родных гнездах.

Набеги совершаются колонной рабочих. Достигнув гнезда *Serviformica*, «рабовладельцы» устремляются в него и похищают куколок. Одни виды (например, *F. fusca*) при этом почти не оказывают сопротивления, другие (*F. rufibarbis*, *F. cunicularia glauca*) активно защищаются и вблизи входа можно наблюдать ожесточенные схватки. Нагруженные куколками «рабовладельцы» возвращаются обратно, а рабочие разоренного гнезда восстанавливают его, собирают оставшихся на поверхности куколок и уносят их внутрь.

По недавним исследованиям Добржанских (Dobrzanska, Dobrzanski, 1960), у *Polyergus rufescens* начало набега определяется так называемыми «активаторами», рабочими, которые быстро двигаются возле входа и этим стимулируют начало набега. Если убрать всех «активаторов», набега в этот день не происходит. Направление движения колонны зависит от того, с какой стороны от входа больше «активаторов». В дальнейшем набеги эти рабочие не участвуют. Колонна *P. rufescens* может уходить от гнезда на большие расстояния. У другого «рабовладельца» — *Rossomyrmex proformicarum*, паразитирующего на *Proformica epinotalis*, во время набега каждый рабочий несет в челюстях другого. Назад все эти муравьи возвращаются с куколками *Proformica* (Arnoldi, 1932).

У *F. sanguinea* — примитивных «рабовладельцев» — поведение гораздо проще. Они не совершают далеких «экспедиций» за куколками и нападают лишь на гнезда, находящиеся на кормовом участке их гнезда. Часто встречаются семьи, живущие без «рабов» (подробнее о биологии *F. sanguinea* см. в главе VI).

В смешанных гнездах, состоящих из «рабовладельцев» и «рабов», «рабы» выполняют в основном внутрignetовые работы (Wheeler, 1910 и др.). Это хорошо заметно и при изучении распределения особей на кормовом участке. Так, например, в гнезде, состоящем из *F. cinerea* и *F. sanguinea* в Приокско-террасном заповеднике, рабочие *F. cinerea* не попадались в ловушки-ямы, расположенные дальше 2,5 м от гнезда, а *F. sanguinea* из этого же гнезда я находил в колониях тлей на расстоянии 20 м. Экспериментальные исследования Сакагами и Хаяшида (Sakagami, Hayashida, 1962) над *F. sanguinea* и *F. japonica* показали, что при строительстве ходов поведение обоих видов одинаково, однако производительность *F. japonica* выше. В больших группах средняя производительность рабочих меньше, так как строительством занимается лишь определенный процент особей, больший у *F. japonica*, чем у *F. sanguinea*. С увеличением размеров групп, процент работающих особей уменьшается, причем у *F. sanguinea* сильнее, чем у *F. japonica*.

У *P. rufescens* рабочие неспособны самостоятельно питаться и без «рабов» погибают даже при наличии обильной пищи (Леббок, 1898).

Васман (Wasmann, 1910, 1913а) пришел к выводу, что «рабовладение» — это дальнейшая эволюция паразитического способа основания гнезда, и поэтому считал предками *Raptiformica* рыжих лесных муравьев. Фимейер (Viehmeier, 1911), следуя за Вилером и Эмери, убедительно доказал, что

рыжие лесные муравьи не могут быть предками *Raptiformica*, поскольку у последних сохранился ряд примитивных признаков. В настоящее время большинство исследователей придерживается мнения, что эти два типа паразитизма могли возникнуть независимо друг от друга.

#### 4. РЕГУЛЯЦИЯ СОСТАВА СЕМЬИ И РАЗДЕЛЕНИЯ ФУНКЦИЙ

В 1904 г. Васман (Wasmann, 1904) обнаружил, что если из гнезда *Formica* удалить самку, рабочие начинают откладывать яйца. Это была первая работа, показавшая экспериментально, что самка каким-то образом «дает знать» рабочим о своем присутствии, и при ее исчезновении вступают в действие компенсирующие механизмы. С тех пор появилось много работ, описывающих аналогичные факты.

Правда, было показано, что рабочие *Formica* могут откладывать яйца и в присутствии самок (Otto 1958a и др.), но при их отсутствии эта способность резко усиливается (Bier, 1954a, 1956, 1958b). Однако, если постоянно смешивать этих рабочих с рабочими, находящимися в другом гнезде с самкой, то плодовитость не повышается (там же). Для объяснения этого явления Бир предлагает следующую гипотезу: самки муравьев питаются выделениями лабиальных желез. При исчезновении же самки это вещество распределяется между рабочими и стимулирует у них развитие яичников.

Другие авторы для объяснения аналогичных случаев предлагают феромонную гипотезу (обзор — Wilson, 1963b). Согласно этой гипотезе, самки (равно как и солдаты) выделяют определенное вещество («primer» феромон, согласно терминологии Вильсона), которое сдерживает развитие яичников рабочих и личинок, предрасположенных к развитию в самок (солдат). При исчезновении тормозящего вещества развитие происходит. Такие сдерживающие феромоны (Т-фактор) известны и хорошо изучены у термитов (Wilson, 1963a).

Интересно отметить, что самки муравьев выделяют определенные феромоны, стимулирующие у рабочих хорошо известный комплекс реакций: концентрацию вокруг самки, облизывание, транспортировку. Если смочить выделениями самки кусочек сердцевины бузины, то рабочие относятся к нему так же, как к самке (Stumper, 1956).

Пока наши сведения о регуляции разделения функций крайне скудны. Нет, например, достоверных данных, свидетельствующих об изменении соотношения «физиологических каст», т. е. рабочих, выполняющих разные функции, но не отличающихся морфологически, при изменении условий. Да и вопрос о том, каким образом отсутствие самки вызывает повышение плодовитости рабочих, пока остается неясным. Изучение этих областей социальной биологии муравьев дело будущего, и исследователей ждут интереснейшие открытия.

#### 5. ПОЯВЛЕНИЕ МОЛОДЫХ САМОК И САМЦОВ

Как мы уже говорили выше (см. главу I), самцы у муравьев выводятся из гаплоидных яиц, а самки и рабочие — из диплоидных, причем предопределена генетически лишь тенденция дальнейшего развития диплоидных яиц, а окончательный путь определяется потребностями семьи. Известно также, что почти всегда у *Formica* вылет половых особей происходит в течение короткого времени, следовательно, лишь в определенное время появляются условия, в результате которых в гнездах воспитываются самки и самцы.

Этот процесс пока прослежен только на представителях одного подрода — *Formica s. str.*, у которых вылет крылатых происходит весной либо (у *F. pratensis*) весной и во второй половине лета (две генерации).

Как показали исследования Гессвальда, Бира и Отто (Gösswald, Bier, 1955, 1957; Otto, 1960b), основным фактором, вызывающим появление гаплоидных яиц, является температура, при которой происходит откладка. При низких температурах порядка 15—20°, в связи с малой подвижностью сперматозоидов, откладываются неоплодотворенные яйца, а при температуре выше 20° происходит оплодотворение. Однако при слишком низких или, наоборот, высоких температурах откладываются неоплодотворенные, но диплоидные яйца. Таким образом, самцы выводятся из яиц, отложенных при 15—20°.

Гессвальд (Gösswald, 1957a, b, 1962 a; Gösswald, Bier, 1955) указывает, что в малонаселенных, мелких или сильно затененных гнездах температура ниже и рабочие в этих гнездах выводят преимущественно самцов. Поэтому искусственное притенение гнезд вызывает появление относительно большего количества самцов, а прореживание леса — самок. Исходя из этих предпосылок, мы решили найти закономерность между затенением и размерами гнезд, с одной стороны, и процентом куколок самцов в разных гнездах — с другой. Однако наши исследования на *F. rufa*, *F. polyctena*, *F. aquilonia*, *F. pratensis* и *F. exsecta* не показали четкой зависимости. По-видимому, температурный режим гнезд определяется не только размерами и затенением гнезда, но и другими факторами (влажность и механический состав почвы, материал гнезда, плотность населения и т. д.). Заслуживают внимания эксперименты Эрхардта (Ehrhardt, 1962), который содержал группу рабочих и самок (*F. polyctena*) при температуре  $25,4 \pm 1,2^\circ$ . Из 112 яиц, отложенных в течение 10 дней, 3 оказались очень крупными и из 2 были получены самцы. Эти яйца были отложены рабочими. Так что картина здесь несомненно гораздо сложнее, чем это представляет Гессвальд.

«Социальные» причины направления развития диплоидных яиц у рыжих лесных муравьев были детально изучены Биром и Гессвальдом (Bier, 1954b, 1958a; Gösswald, Bier, 1953a — 1957; Gösswald, 1959a). Как уже говорилось выше, в гнездах *F. polyctena* имеются «зимние» и «летние» яйца. Если зимой содержать самок при температуре 17—27°, то отложенные ими яйца не будут отличаться от «летних». При «среднем» количестве пищи из «зимних» яиц получаются самки, а из «летних» — рабочие. Однако при недостаточном питании личинок из «зимних» яиц можно получить рабочих. Окончательная детерминация каст происходит в ранней личиночной стадии, при 27° через 72 часа.

Если помещать яйца *F. polyctena* в гнездо *F. pratensis*, то рабочие этого вида будут выращивать из «зимних» яиц исключительно самок, а из «летних» как рабочих, так и самок, потому что у *F. pratensis* количество пищи, необходимое для развития личинок, больше, чем у *F. polyctena*. На направление развития «летних» яиц решающее влияние оказывает присутствие царицы *F. pratensis*: группы, состоящие из большого количества рабочих, без цариц выводили только самок, а небольшие (около 30 экз.) группы рабочих с царицами — рабочих. Гессвальд и Бир предполагают, что здесь имеет место конкуренция из-за пищи между личинками и царицей, но в равной мере правомочна и феромонная гипотеза (см. выше).

В отличие от *F. polyctena* у *F. pratensis* не найдено различий в предрасположенности диплоидных яиц, и развитие определяется главным образом трофическими факторами. Самок у этого вида способны выращивать только рабочие, вышедшие из зимовки, или молодые рабочие. Поэтому у *F. pratensis* наблюдается две генерации половых особей: весенняя, воспитываемая перезимовавшими рабочими, и летняя, воспитываемая появляющимися к середине лета в большом количестве молодыми рабо-

чими. Возможно с этим связано сильное развитие у молодых и перезимовавших рабочих лабиальных и глоточных желез (Otto, 1958a, d; Bausenwein, 1960).

Бир (Bier, 1958a) предположил, что у *F. polyctena* второй генерации не бывает из-за того, что большое количество самок в гнезде сдерживает развитие личинок летом (весной у этого вида самки, отложив в тепловом ядре яйца, мигрируют в холодную часть муравейника). Но эта гипотеза не объясняет, почему второй генерации нет в моногинных гнездах рыжих лесных муравьев.

## 6. БРАЧНЫЙ ЛЁТ

При определенных условиях начинается вылет крылатых самок и самцов из гнезд. Возможно, в ряде случаев побуждающим фактором является накопление большого количества половых особей в гнезде, как это было показано для *Polyergus rufescens* (Emery, 1911). Наиболее четко видна зависимость вылета от погодных условий. Начинается он обычно утром, в теплые влажные дни. Температура, при которой начинается вылет, различна для разных видов (Talbot, 1959).

В последнее время появилась другая точка зрения на причины лёта. МакКлускей (McCluskey, 1958) обнаружил, что у самцов *Veromessor* и *Iridomyrmex* имеется эндогенная ритмика активности, синхронизированная с временем брачного лёта, и высказал предположение, что внешние условия в этом случае являются не причинным, а ограничивающим фактором. Больших роев, таких как, например, у *Myrmica* или *Lasius*, у *Formica* обычно не наблюдается (Fogel, 1874; Кузнецов-Угамский, 1927), но в горах самки и самцы *Formica* из разных гнезд собираются для спаривания на определенных местах, обычно в верхней части ущелий (Sharpman 1954; Collingwood, 1958; Мариковский, 1956; Marikovsky, 1961). Выходя из гнезд, крылатые взбираются на траву или на деревья и оттуда взлетают. В дождливые годы, как, например, было в 1961 г., лет сильно растянут, и крылатые, выходя из гнезд, просто расползаются в разные стороны. Однако в теплые солнечные дни, особенно после того, как несколько дней шел дождь, крылатые появляются на гнездах в больших количествах и почти сразу же взлетают в воздух.

Как правило, из одного гнезда летят преимущественно либо самки, либо самцы (Marikovsky, 1961; Talbot, 1959). По-видимому, это средство, созданное отбором для того, чтобы предотвратить близкородственное скрещивание (Marcus, 1960; Scherba, 1961). Но в тех случаях, когда в гнездах мало самок, спаривание происходит в гнезде или на поверхности купола, и рабочие тотчас же уносят оплодотворенных самок в гнездо (Emery, 1911; Мариковский, 1956).

Оплодотворение *Formica* происходит на земле. У *F. truncorum* в горах Тянь-Шаня в тех случаях, когда самцов много, самка сразу же после копуляции отгрызает самцам брюшко. Спаривание в этом случае длится несколько секунд и повторяется многократно с несколькими самцами. В местах, где муравьев мало, самки не трогают самцов, и копуляция длится долго (Мариковский, 1956; Marikovsky, 1961).

В конце августа и начале сентября 1964 г. мне неоднократно удавалось наблюдать брачный лёт *F. picea* на каменистых россыпях по берегам рек Кедровки и Супутинки (Приморский край). Лёт начинался, как только россыпи освещались солнцем, около 10 часов утра, и продолжался первую половину дня. Самцы быстро летали над самой поверхностью земли и редко поднимались выше 1 м. Иногда они опускались на землю и бегали. По повадкам они издали очень напоминали самцов пчел в колониях. Самки бегали по земле и в воздух не поднимались, лишь иногда перелетали с камня на камень. Во время копуляции самки продолжают бегать, и сам-

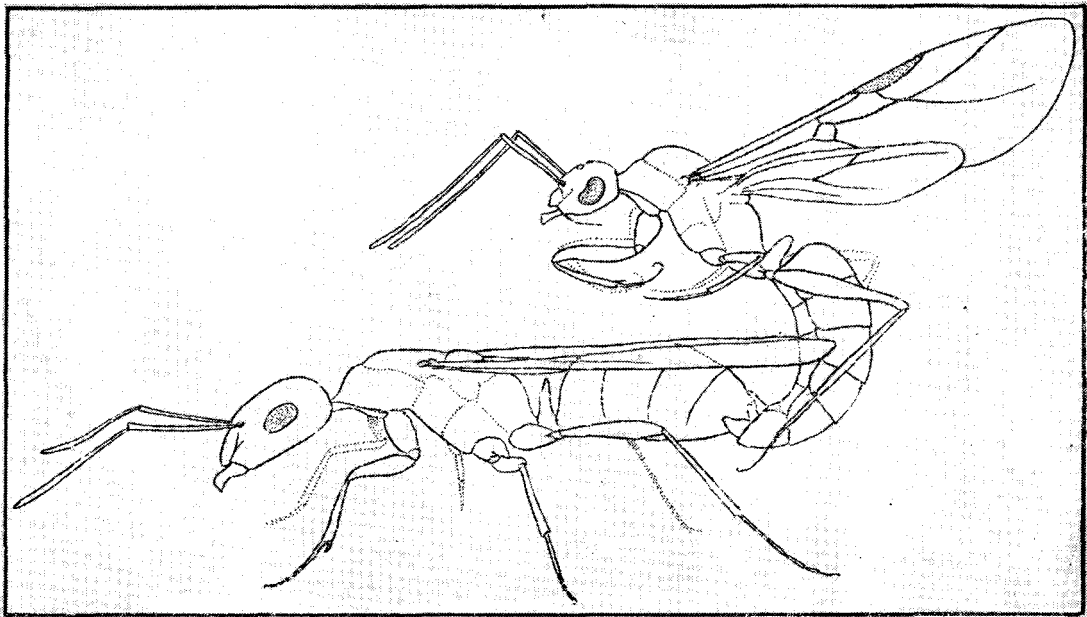


Рис. 61. Копуляция у *F. rucea*

цы держатся на них только при помощи гениталий (рис. 61). Спаривание длится около 30 сек. и может быть произведено повторно с другими самцами. Оплодотворенные самки, забравшись под камень, обгрызают крылья. На бескрылых самок самцы не реагируют. Отгрызания брюшка у самцов я ни разу не наблюдал, хотя самцов было во много раз больше, чем самок.

Сперма, полученная самкой во время брачного лета, хранится в семяприемнике в течение всей ее жизни. Неизвестно, сколько сперматозоидов получает при этом самка *Formica*, однако у оплодотворенных самок южноамериканских муравьев-листорезов (*Atta*) было обнаружено от 65 до 319 млн. сперматозоидов. Для сравнения можно отметить, что у самки медоносной пчелы это количество не превышает 6 млн. (по Wilson, 1963b).

Как показали исследования профессора Гессвальда и его сотрудников (Gösswald, 1960; Gösswald, Schmidt, 1960a), в пределах группы *F. rufa* может происходить спаривание между разными видами (*F. polycтена*, *F. rufa*, *F. lugubris*), но скрещивание с луговым муравьем (*F. pratensis*) затруднено, что вызвано различиями в запахе и поведении. Успешность спаривания проверялась при этом вскрытием семяприемников. Но является ли спаривание стерильным или в действительности происходит оплодотворение, можно будет доказать только детальными эмбриологическими исследованиями.

Наши наблюдения показали, что хотя в общем для каждой географической точки сроки лета близких видов перекрываются в тех случаях, когда два вида обитают в одной станции, сроки их лета часто различны.

Так, например, в смежных колониях *F. rufa* и *F. polycтена*, находящихся в одинаковых условиях, наблюдалась следующая картина (Московская область, 1962 г.): половые особи вылетали из гнезд *F. polycтена* к 14.VI 1962 г., а в гнездах *F. rufa* 10.VI еще были в основном белые куколки, а в некоторых гнездах еще 14.VI были только личинки последнего возраста (рис. 49). Точно так же в районе станции Хлюпино, где наблюдались одновременно *F. aquilonia* и *F. rufa*, вылет *F. aquilonia* закончился к 10.VI 1962 г., а у *F. rufa* начался после 15.VI. Аналогичную картину

мы наблюдали в Воронежском заповеднике: 29.VIII 1962 г. происходило массовое вылупление самцов из коконов у *F. forsslundi*, тогда как в соседних гнездах *F. exsecta* лёт закончился еще к 15.VIII.

После оплодотворения самки сбрасывают крылья. Затем их либо принимают в старые гнезда, где нужны самки, либо они основывают новые гнезда.

## 7. ОБРАЗОВАНИЕ НОВЫХ СЕМЕЙ

**Самостоятельное образование новых семей.** У муравьев это наиболее распространенный тип основания новых гнезд. (Crawley, Donisthorpe, 1942; Wheeler, 1933; Goetsch, Karthner, 1938; Ежиков, 1929; Малышев, 1959, и др.). Среди *Formica* он отмечается у всех изученных видов подрода *Serviformica*: *F. fusca*, *F. rufibarbis* s. l. (Wasmann, 1910), *F. gagates* (Hölldobler, 1936) и др.

Майр в 1864 г. первым наблюдал, как молодые изолированные самки откладывают яйца. Однако окончательно было доказано, что самка может самостоятельно основать гнездо, Линсекумом в 1866—1874 гг. (по Wheeler, 1910).

Образование новой семьи происходит при этом следующим образом: молодая оплодотворенная самка, сбросив крылья, выкапывает в земле ход и делает одну камеру. В этой камере самка откладывает яйцо и выращивает личинок. У всех непаразитических *Formicinae* она, по-видимому, не получает никакого дополнительного питания и расходует собственное жировое тело и мышцы крыльев, которые рассасываются. Личинок она кормит выделениями желез и частью откладываемых яиц. Правда, С. И. Малышев (1959) считает, что самки поедают также плесневые грибы, прорастающие на стенках камеры, но опыты, поставленные им, мало убедительны.

Период выведения рабочих длится около года. Первые рабочие резко отличаются от нормальных мелкими размерами. Эти рабочие начинают кормить самку и добывать пищу, а самки с этого времени уже только откладывают яйца.

Для *F. fusca* отмечены случаи объединения нескольких самок для образования новой семьи — первичный плеометроз (Wasmann, 1910).

**Временный социальный паразитизм.** Форель в 1874 г. (Forel, 1874) в Швейцарии и Васман в 1905 г. (Wasmann, 1905) в Люксембурге обнаружили смешанные колонии, состоящие из рабочих *F. fusca* и рабочих и самок *F. truncorum*. Эти случаи были объяснены как ненормальные, и авторы высказали предположение, что возникли они в результате случайного соединения самок двух разных видов при образовании гнезда. Однако после того, как Вилер (Wheeler, 1904, 1906) на примере *F. concosians*, *F. microgyna* Wh. и *F. dakotensis* G., E. Wh. (временных паразитов *F. incerta* Em.) открыл явление временного социального паразитизма, стало ясно, что эти случаи являются промежуточной стадией нормального развития колонии *F. truncorum*. Это впоследствии и было экспериментально доказано Фимейером (Viehmeier, 1908).

В процессе эволюции у ряда видов муравьев выработались такие способы основания гнезд, при которых наиболее уязвимый период одиночного существования самки сокращен до минимума. Один из таких способов — временный социальный паразитизм (Kutter, 1958).

Самка паразита проникает в гнездо какого-либо из видов *Serviformica*. Все эксперименты показывают, что в случае наличия самки хозяйина адаптация<sup>1</sup> невозможна (для *Formica*), и происходит только в тех случаях, когда самка хозяйина по каким-либо причинам погибла (Brun, 1912;

<sup>1</sup> Термин «адаптация» в мирмекологической литературе применяется для обозначения процесса принятия самки в уже сформировавшееся гнездо.

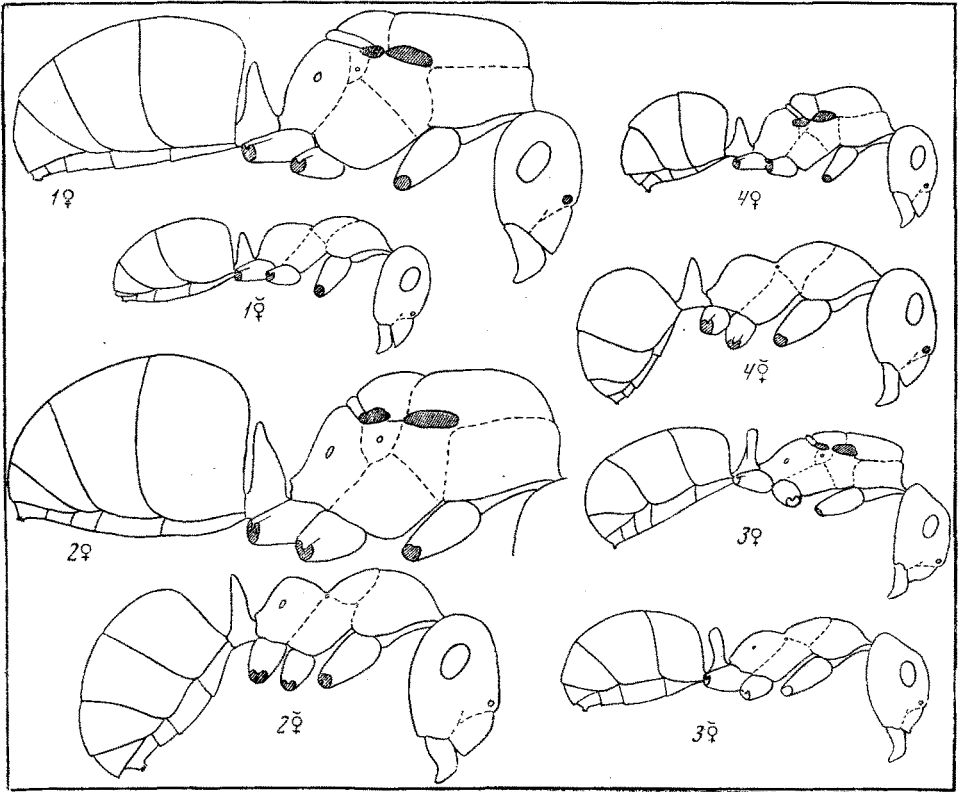


Рис. 62. Сравнительные размеры рабочих (♂) и самок (♀) у разных видов *Formica*

1 — *F. fusca*; 2 — *F. polyctena*; 3 — *F. pisarskii*; 4 — *F. nepticula*

1913, Gösswald, 1951e, 1953). Больше того, если в искусственное гнездо, где уже адаптирована самка паразита, впустить самку хозяина, рабочие убивают первую (Gösswald, 1951e).

В настоящее время паразитический способ основания гнезд доказан для всего подрода *Formica s. str.* Все *Formica s. str.* паразитируют у *F. fusca*, *F. rufibarbis*, *F. cunicularia*, *F. cinerea*, *F. picea*, *F. gagates* (Brun, 1910, 1912, 1913; Wheeler, 1910; Kutter, 1913b; Rüschkamp, 1912; Eidmann, 1929a; Hölldobler, 1936, 1944b; Lange, 1956; Gösswald, 1951e, 1953). Доказано это и для ряда видов *Coptoformica* (*F. exsecta*, *F. pressilabris*, *F. naefi*) (Wheeler, 1910; Kutter, 1956, 1957), также паразитирующих на различных *Serviformica* (*F. fusca*, *F. cunicularia*, *F. lemani*). В материалах, собранных З. А. Жигульской в Туве, оказалось несколько смешанных гнезд *F. longiceps* с *F. picea* и *F. pisarskii* с *F. picea*, что в свете известных данных указывает на паразитический способ образования гнезд и у этих *Coptoformica*.

Адаптация разных видов происходит с разной степенью трудности. Так, *F. truncorum*, *F. rufa*, *F. exsecta* адаптируются легче, чем *F. polyctena* и *F. pratensis* (Brun, 1912; Gosswald, 1951e). Самки *F. rufa* легче всего адаптируются в гнездах *F. cinerea* и *F. gagates* (Kutter, 1913a; Gösswald, 1953). По нашим наблюдениям, рабочие *F. cunicularia* без самки принимают самок *F. truncorum*, но убивают самок *F. cinerea imitans*.

Паразитический способ основания гнезда отражается и на морфологии самок-паразитов. Эти самки мельче, чем у видов, самостоятельно основывающих гнезда (рис. 62, 1), а в ряде случаев наблюдается даже ми-



микрия под рабочих хозяина — у *F. ciliata* Mayr (Wheeler, 1910). Особенно резко это заметно у американских видов из группы *F. microgyna* (рис. 62, 4) и палеарктических *Coptoformica* из групп *F. pressilabris* и *F. forsslundi* (рис. 62, 3). Но у некоторых видов (наши *Formica* s. str., группа *F. exsecta*) заметно только относительное уменьшение размеров брюшка по сравнению с *Serviformica* (рис. 62, 2), а у *F. sanguinea* — также относительно узкая грудь.

Особое место среди палеарктических *Formica* занимает кровавый муравей-«рабовладелец» (*F. sanguinea*). Способы основания гнезда у этого вида мы уже рассмотрели при описании его экологии.

**Деление гнезд.** У многих видов, основывающих гнезда по типу социального паразитизма, появился еще один способ умножения колоний, который называют «делением» или «почкованием», в принципе сходный с роением медоносных пчел.

Группа рабочих вместе с самкой и молодью уходит из старого гнезда и основывает небольшое новое гнездо (естественный отводок), которое вначале обычно бывает связано с родительским, но потом может совершенно отделиться. У наших рыжих лесных муравьев этот процесс происходит после вылета крылатых, а у американских видов из группы *F. exsectoides* (Scherba, 1958) и наших *F. exsecta* — летом, до брачного лета. Этот метод расселения многие колониальные виды используют при возможности расширения территории колонии (Scherba, 1958; Мариковский, 1962а) и т. д.

Деление является основным методом расселения американских видов из группы *F. exsectoides* (Wheeler, 1910; Scherba, 1958), а из палеарктических видов — *F. aquilonia* и *F. polyclena* (Gösswald, 1941b, 1958b; Gösswald, Schmidt, 1960b; Holldobler, 1944a). Для последнего вида это служит хорошим биологическим отличием от *F. rufa*, которая основывает гнезда преимущественно паразитическим путем (Gösswald, 1951e).

Увеличение числа гнезд делением имеет один серьезный недостаток: отводки могут уходить лишь на небольшое расстояние от материнского гнезда, не более сотни метров, тогда как самки способны перелетать большие расстояния. Поэтому ни у одного из видов деление не является единственным способом, и для расселения видов на значительные расстояния всегда служат крылатые самки.

## МИРМЕКОФИЛЫ И БОЛЕЗНИ *FORMICA*

### 1. МИРМЕКОФИЛЫ

В гнездах муравьев обитают и другие беспозвоночные, как правило, больше нигде не встречающиеся. Эти сожители носят название мирмекофилов.

В настоящее время только у палеарктических, главным образом европейских, видов *Formica* известно 266 видов мирмекофилов (не считая *Homoptera*), представителей 7 классов членистоногих (мокрицы — 3 вида; пауки — 17, клещи — 23, сенокосцы — 2, ложноскорпионы — 2, многоножки — 3, насекомые — 216 видов). Среди насекомых больше всего мирмекофилов в отряде жуков (16 семейств, 107 видов), приблизительно половину которых (59 видов) составляют стафилиниды, далее следуют перепончатокрылые, преимущественно паразитические (46 видов), клопы (24 вида) и двукрылые (23 вида). Кроме того, найдено 10 видов ногохвосток, 1 — щетинохвосток, 1 — двуххвосток, 2 — сверчков и 2 — бабочек. Многие группы мирмекофилов, в особенности клещи и ногохвостки, почти не изучены<sup>1</sup>.

В настоящее время имеется огромное количество работ, посвященных биологии и систематике мирмекофилов (среди них обзорные — Wasmann, 1894, 1904, 1920; Donisthorpe, 1927).

По общепринятой классификации (Wasmann, 1910a, 1920; Wheeler, 1910; Donisthorpe, Morley, 1945) имеется пять биологических категорий мирмекофилии: синехтрия, синойкия, симфилия, трофобиоз и паразитизм.

1. Синехтрия — это такие отношения между муравьями и мирмекофилами, когда муравьи враждебно относятся к своим сожителям и пытаются изгонять их из гнезда. Такие сожители обычно питаются мертвыми муравьями и их личинками и всевозможными пищевыми отбросами. Группа синехтров невелика как по числу видов, так и по количеству особей. В большинстве своем это хищные стафилиниды из родов *Myrmedonia*, *Quedius*, *Xantholinus* и др.

2. Синойкия (метохия) — это такие отношения, когда муравьи безразлично относятся к своим сожителям. Синойкия — наиболее распространенный вид отношений между муравьями и мирмекофилами. Группа сожителей-синойков чрезвычайно разнообразна как по видовому составу, так и по биологии. Вилер (l. c.) делит ее на четыре секции:

а) Нейтральные синойки безразлично относятся к муравьям и их молды и питаются пищевыми отходами или разлагающимся гнездовым ма-

<sup>1</sup> Данные взяты из работ Wasmann, 1894, 1909; Gösswald, 1934—1935; Donisthorpe, 1915; Wiśniewski, 1961, 1963, и др.

териалом. Эти сожители не бывают похожими на муравьев и не имеют трихом. Нейтральными синойками являются встречающиеся в каждом гнезде ногохвостки и клещи-орибатиды и тироглифиды, своеобразные плоские личинки сирфид из рода *Microdon* (рис. 63, 1), живущие в камерах гнезд *Serviformica* и *F. sanguinea*, личинки жуков-бронзовок (*Cetonia*) (рис. 63, 9), питающиеся разлагающимися растительными остатками, из которых построены холмики *Formica* s. str. и *Coptoformica*, жуки-перистокрылки (*Ptiliidae*) и многие другие.

Часто в гнездах *Formica* s. str. можно увидеть довольно крупных личинок, заключенных в плотные чехлики (рис. 63, 11). Встречаются они и у *F. exsecta*, *F. sanguinea* и некоторых *Serviformica* (*fusca*, *cunicularia*), но значительно реже. Это личинки жука-листоеда *Clytra quadripunctata* (рис. 63, 10). В Западной Европе в гнездах *F. sanguinea* живет другой вид этого рода — *C. laeviuscula* Ratz. Питаются личинки преимущественно растительными остатками.

б) Миметичные и симфилоидные синойки либо по окраске, а иногда и всем своим обликом (особенно у *Dorylinae*), похожи на муравьев, с которыми они живут, либо имеют трихомы — волосковидные железы, выделяющие вещества, которые муравьи с удовольствием слизывают.

Стафилиниды из рода *Dinarda* по окраске и размерам сходны со своими хозяевами. Так, наиболее крупные двуцветные *D. dentata* Grv. (рис. 63, 2), *D. hagensi* Wasm. и *D. maerkeli* Ksw. живут в гнездах *Formica* s. str., *F. exsecta* и *F. sanguinea*, а более мелкая черная *D. pygmaea* Wasm. — в гнездах *F. fusca* и темной европейской *F. cunicularia*. Эти жуки питаются мертвыми муравьями, остатками пищи муравьев, а также эктопаразитическими клещами, которых собирают с тела живых муравьев и их сожителей, так что оказываются полезными для муравьев. Морфология и биология *Dinarda* подробно описана Васманом (Wasmann, 1904b).

Мирмекофильные жуки-карапузики (*Histeridae*), относящиеся к родам *Hetaerius* (рис. 63, 12) и *Myrmetes* (в Европе в гнездах многих *Formicinae* живет *H. ferrugineus* Ol., а в гнездах *Formica* s. str. — *M. piceus* Payk.), являются симфилоидами. На теле этих жуков имеются трихомы, которые, однако, не собраны в пучки, как у настоящих симфилов. Муравьи охотно слизывают выделения этих желез и жуков не трогают, а иногда даже кормят. Жуки питаются мертвыми муравьями и остатками пищи муравьев.

в) Термин мирмекоклепты (мирмекофилы-воры) был предложен Жанэ (Janet, 1896) для обозначения изученного им своеобразного поведения мирмекофильной щетинохвостки *Atelura formicaria* Heyd., которая подбирается к рабочим муравьям в тот момент, когда они передают друг другу каплю пищи, и кормится таким образом вместе с муравьями, не обращая на нее внимания. Вообще же муравьи иногда относятся к этому сожителю отрицательно, но благодаря чрезвычайной подвижности ему всегда удается скрыться.

*A. formicaria* живет в гнездах самых различных муравьев и найдена у четырех видов *Formica*: *sanguinea*, *fusca*, *cunicularia*, *gagates* (Gösswald, 1932).

г) Стригиляторы — это мирмекофилы, которые лижут муравьев и употребляют в пищу (по крайней мере частично) слюну, которой муравьи покрывают друг друга при облизывании, и выделения кутикулы (Wheeler, 1910).

В гнездах *Formica* и других муравьев часто встречаются мелкие бескрылые мирмекофильные сверчки *Myrmecophilus acervorus* Panz. (рис. 63, 13). По наблюдениям Васмана (Wasmann, 1901), эти насекомые постоянно облизывают тело рабочих муравьев. Вилер (Wheeler, 1910) наблюдал то же у американских видов рода и высказывает предположение, что сверчки питаются выделениями кутикулы муравьев, содержащими жиры. Иногда

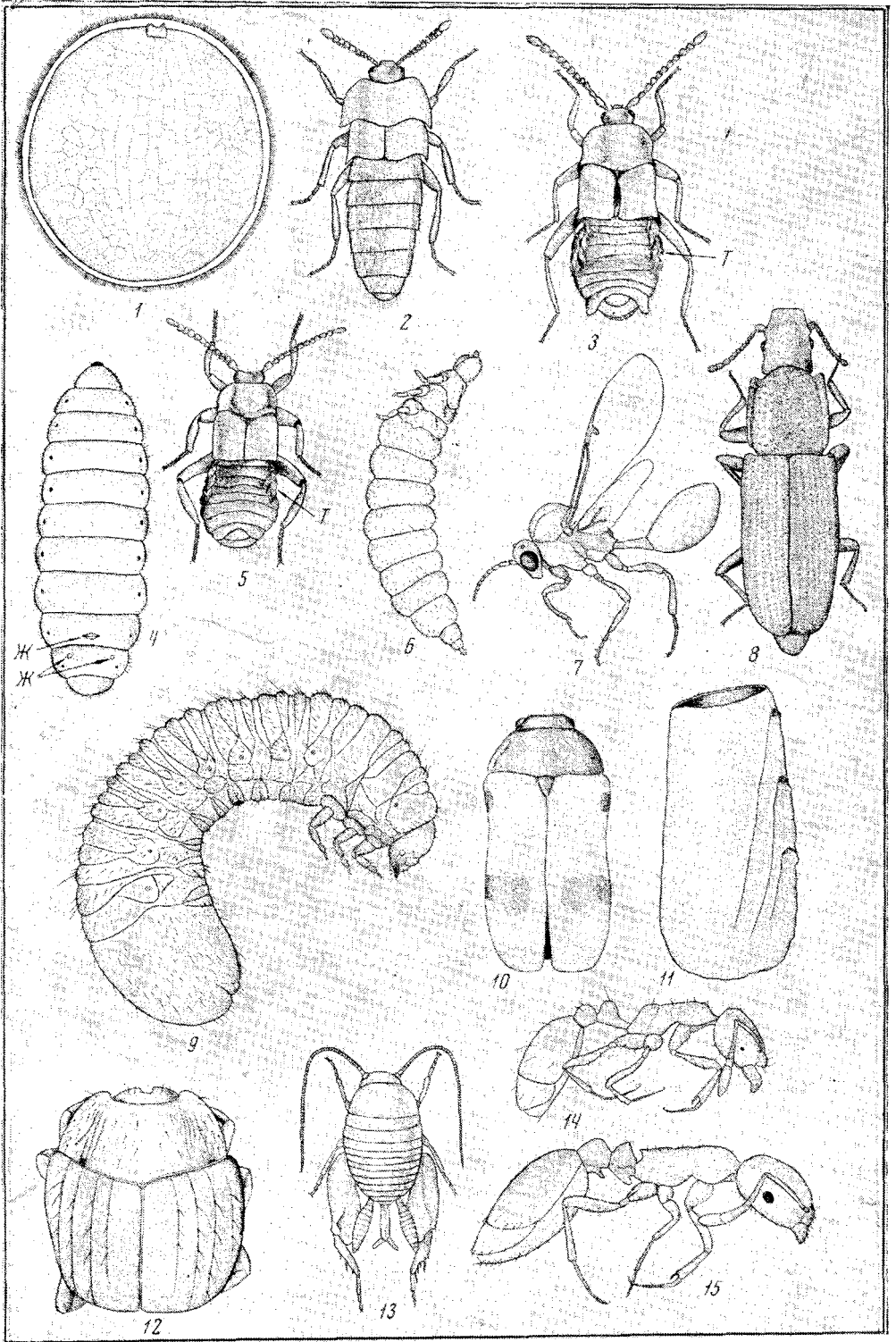


Рис. 63. Мирмекофилы муравьев рода *Formica*

1 — личинка *Microdon* sp.; 2 — *Dinarda dentata*; 3 — *Ateletes pubicollis*; 4 — гусеница голубянки (ж — железы); 5, 6 — имаго и личинка *Lomechusa strumosa* (Т — трихомы); 7 — *Eucharis ascendens*; 8 — *Monotoma* sp.; 9 — личинка бронзовки *Cetonia aurata*; 10, 11 — имаго и личиночный чехлик *Clytra quadripunctata*; 12 — *Hetaerius ferrugineus*; 13 — *Myrmecophilus acervorus*; 14 — *Solenopsis fugax*; 15 — *Formicoxenus nitidulus* (2-6 — по Вилеру; 1 — по Кривошейной; 7 — по Никольской; 9 — по Медведеву; 13 — по Обербэнгеру)

сверчки облизывают и стенки ходов гнезд, пропитанные слюной муравьев (там же). При содержании в лаборатории *M. acervorus* вместе с *Campopnotus vagus* мы наблюдали, как эти сверчки кормились на кусочках сахара вместе с муравьями.

К группе стригилаторов, очевидно, следует относить и клещей-уроподид (Uropodidae). Нимфы их прикрепляются особым секретом к телу рабочих муравьев и питаются их слюной, когда муравьи облизывают друг друга. Имаго уроподид питаются различными разлагающимися органическими веществами и, следовательно, являются нейтральными синойками (Kneissl, 1910).

3. Симфилы — это настоящие сожители муравьев, за которыми муравьи ухаживают. Эти мирмекофилы имеют железы, которые выделяют привлекающие муравьев вещества и состоят из собранных в пучки волосков (трихом), расположенных на брюшке (Staphylinidae), элитрах (Pselaphidae), антеннах (Paussidae). Экскреты симфилов часто содержат эфиры, и тогда действие их на муравьев аналогично действию алкоголя на человека: нарушается координация движений, муравьи начинают менее интенсивно работать и т. д. Муравьи кормят и облизывают симфилов, а при переселении в новое гнездо переносят их.

В гнездах палеарктических *Formica* s. str. и *F. sanguinea* довольно часто можно встретить крупных двуцветных стафилинид из родов *Lomechusa* (*L. strumosa* F. в Европе, Сибири и Средней Азии, *L. inflata* Zett. в Северной Европе, *L. sibirica* Wasm. в Сибири и *L. teres* Eppel. на Кавказе) и *Atemeles* (*A. pubicollis* Bris. в Европе) (рис. 63, 3, 5, 6). Эти жуки сходны по окраске с муравьями и обычно загибают брюшко на спину. По бокам груди и первых сегментов брюшка у них имеются пучки трихом.

Биология этих насекомых подробно изучалась Васманом (Wasmann, 1897, и др.) и другими исследователями. Взрослых жуков кормят муравьи. Яйца, личинки и куколки *Lomechusa* и *Atemeles* содержатся вместе с молодью муравьев, которые не отличают их от своих яиц, личинок и куколок, так же кормят, облизывают и переносят в подходящие камеры.

В результате сожительства муравьев с *Lomechusa* в семьях среди нормальных рабочих появляется большое количество секретэргатов (см. главу I), достигающее в отдельных гнездах 23% (Ronchetti, 1961). Семьи слабеют и постепенно отмирают. Гнезда, в которых много ломехуз, можно отличить от здоровых семей, так как в них, даже при большом гнездовом куполе, семьи малочисленные, а рабочие малоподвижные и вялые. Гнезда, в которых замечены *Atemeles* или *Lomechusa*, не могут быть использованы для искусственного расселения муравьев при защите леса от вредителей. Висьневский (Wiśniewski, 1959), правда, предлагает выбирать вручную опасных мирмекофилов (*Lomechusa*, *Atemeles*, *Clytra*), но вряд ли это целесообразно. Гораздо проще брать для переселения здоровые семьи.

Васман (Wasmann, 1897, 1904b и др.) считал псевдогин особями, промежуточными между самками и рабочими, появляющимися в результате того, что личинки, которые должны были превратиться в самок, из-за присутствия большого количества личинок ломехуз получают недостаточное количество пищи и недоразвиваются. Это как будто бы подтверждается и опытами Фимейера (Viehmeier, 1904), который отделил самку *F. sanguinea*, в течение года жившую в гнезде с *Lomechusa* и продуцировавшую большое количество псевдогин, и стал содержать ее с другими рабочими без ломехуз. После этого из отложенных ею яиц стали выходить только нормальные рабочие. Этот опыт доказывает, что появление псевдогин не есть следствие патогенного заболевания самки или яиц.

Однако исследования Новака (Novak, 1948) показали, что псевдогинны — это не недоразвитые самки, а рабочие, у которых гипертрофированы

лабиальные железы. Автор высказал предположение, что это результат заболевания, переносчиками которого являются ломехузы, и предложил термин «секретэргаты» вместо «псевдогинны».

4. Трофобиоз — это такие отношения, когда муравьи питаются выделениями своих сожителей. Симфилы и симфилоиды выделяют лишь небольшие количества экскретов, которые привлекают муравьев, но не могут их насытить. Экскреты трофобионтов, содержащие большое количество сахаров, являются существенной частью пищевого рациона муравьев. Подавляющее большинство трофобионтов — равнокрылые хоботные (Homoptera), связь муравьев с которыми рассматривается в главе IX.

Помимо этого муравьи, в том числе и *Formica*, связаны с гусеницами голубянок (Lepidoptera, Lycaenidae). Так, Фимейер (Viehmeier, 1907) насчитывает 23 вида из рода *Lycaena*, выделениями которых питаются муравьи. Гусеницы голубянок имеют специальные железистые органы, выделяющие сладкий экскрет: непарный на дорзальной поверхности третьего от конца сегмента и парные на боках предпоследнего сегмента (рис. 63, 4). Так же, как и некоторые тли и червецы, некоторые Lycaenidae живут в камерах муравьиных гнезд (Wheeler, 1910).

5. К паразитам муравьев Вилер (Wheeler, 1910) относил не только истинных паразитов, но и непаразитических клещей, прикрепляющихся к телу муравьев, например уроподид, нимфы которых питаются слюной муравьев, и даже тироглифоидных клещей, гипопусы которых муравьи переносят на теле.

К настоящим паразитам *Formica* следует относить гамазовых клещей, которые питаются гемолимфой муравьев (Wheeler, 1910; Ernst, 1912), гусениц моли *Myrmecozela ochraceella* Tngstr., паразитирующих на куколках, некоторых двукрылых (Phoridae) и наездников — паразитов личинок, куколок и взрослых муравьев. Среди двукрылых и наездников имеются как экто-, так и эндопаразиты. Некоторые из них и в имагинальной стадии живут в муравейниках. Другие, например наездники-эухариды (Eucharididae; на *Formica* паразитируют *Eucharis ascedens* F.; рис. 63, 7), откладывают яйца где-нибудь поблизости от муравейников, часто в колониях тлей, и их подвижные личинки цепляются за ноги рабочих и таким образом попадают в гнездо. Плодовитость эухарид, в связи с такой биологией, чрезвычайно высока: одна самка может откладывать до 15 тыс. яиц (С. Clausen, 1941).

В гнездах *Formica* паразиты обычно немногочисленны и серьезного вреда муравьям не приносят. В лабораторных гнездах иногда чрезмерно размножаются паразитические гамазовые клещи, и тогда гнезда быстро погибают.

К эндопаразитам следует относить и гельминтов муравьев, на которых мы остановимся подробнее в следующем разделе главы.

Кроме мирмекофилов, в муравейниках *Formica* можно встретить и другие виды муравьев-паразитов. У *Formica* встречается четыре формы такого паразитизма: временный социальный паразитизм, «рабовладение», лестобиоз и гемисимфилия. Временный социальный паразитизм и «рабовладение» рассматриваются в других главах (III, V).

Рядом с гнездами крупных муравьев (*Formica*, *Camponotus*) иногда поселяется один из самых мелких наших муравьев (длина рабочих — 1,5—2,2 мм) — желтый муравей-вор (*Solenopsis fugax*, рис. 63, 4). Его тонкие ходы проходят между ходами крупных муравьев и открываются в их камеры. Через эти ходы рабочие *Solenopsis* проникают в гнездо *Formica* и крадут яйца и молодых личинок, которыми и питаются. Хозяева враждебно относятся к муравьям-ворам, но не могут проникнуть в ходы их гнезда из-за своих размеров. Такие отношения между разными видами муравьев называются лестобиозом.

В гнездах рыжих лесных муравьев часто можно встретить мелких (рабочие 2,5—3,2 мм, самки 3—3,8 мм) коричневых или рыжих зеркально блестящих муравьев *Formicoxenus nitidulus* (рис. 63, 15). Самцы у этого муравья бескрылые и неокрашенные и напоминают куколок. Я неоднократно находил этого сожителя в гнездах *F. rufa*, *F. polystena*, *F. aquilonia*, *F. truncorum*, *F. pratensis*, *F. exsecta*. В Восточной Сибири в гнезде *F. pisarskii* был найден второй вид этого рода — *Formicoxenus orientalis* (Длусский, 1963б).

Как и у *Solenopsis*, камеры гнезд *Formicoxenus* располагаются в промежутках между ходами *Formica*, но рабочих их всегда можно встретить среди рабочих *Formica*. Прежде считалось, что между *Formicoxenus* и его хозяевами существуют безразличные отношения (ксенобиоз), и мелкие муравьи получают в гнездах *Formica* только защиту от врагов (Wheeler, 1910, и др.).

Однако исследования Штегера (Stäger, 1925) показали, что это не так.

По наблюдениям этого исследователя, *F. nitidulus* не могут существовать отдельно от *Formica* и в лабораторных гнездах погибают даже при наличии достаточного количества пищи через несколько недель. Рабочие этого муравья присоединяются к рабочим *Formica* во время передачи капли пищи и участвуют в ее поглощении. При этом *F. nitidulus* часто залезают на спину к *Formica*. Больше того, рабочие этого сожителя могут ненадолго побуждать хозяев к выделению капли пищи.

При появлении *F. nitidulus* в гнезде, где их раньше не было, *Formica* относятся к ним агрессивно, но первые активно защищаются при помощи жала. Спустя некоторое время *Formica* уже не реагируют на сожителя. Для такой формы сожительства Штегером был предложен термин гемисимфилия.

Некоторые мирмекофилы, такие, как мокрица *Platyarthrus hoffmannseggii* Brd., щетинохвостка *Atelura formicaria* Heyd., ногохвостка *Cyphodeirus albinus* Nic., сверчок *Myrmecophilus acervorus* Panz. и другие, живут в гнездах самых разнообразных муравьев (т. е. являются панмирмекофилами). Обычно это синойки. Но большинство сожителей довольно тесно связано с определенными родами муравьев. В особенности это относится к симфилам, симфилоидным синойкам и паразитам.

Из 266 видов мирмекофилов, обнаруженных в Палеарктике, 177 видов (67,1%) найдены только в гнездах с куполами из растительных остатков (главным образом у рыжих лесных муравьев) и лишь 52 вида (19,5%) — только у видов, делающих гнезда без наружных построек (главным образом *F. sanguinea* и *F. fusca*). Еще большие различия видны при сравнении количества особей мирмекофилов в гнездах этих экологических групп *Formica*. Если при полной раскопке гнезд *Serviformica* число мирмекофилов (не считая клещей и ногохвосток) редко превышает десяток экземпляров, обычно одного-двух видов, то в гнездовых холмиках *Formica* s. str. количество их, особенно различных нейтральных синойков — жуков из семейств Staphylinidae, Ptiliidae, Cucujidae (*Monotoma*) (рис. 63, 8), Colydiidae (*Myrmecozenus*) и др., достигает нескольких тысяч, а вместе с клещами и ногохвостками плотность их в куполах некоторых гнезд до-

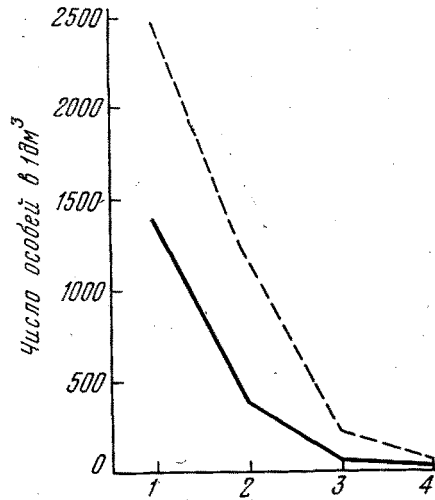


Рис. 64. Плотность особей различных групп мирмекофилов в гнездовых холмиках *F. rufa* и *F. polystena* (по Wiśniewski, 1961)

1 — Acarina; 2 — Collembola; 3 — Coleoptera; 4 — Coleoptera; сплошная линия — *F. rufa*; пунктир — *F. polystena*

стигает, по данным Висьневского (Wiśniewski, 1961), 5000 особей на 1 дм<sup>3</sup>. По-видимому, этих насекомых привлекает большое количество разлагающихся органических веществ в куполах гнезд.

Но даже у таких близких видов, как *F. rufa* и *F. polyclena*, видовой и количественный состав мирмекофилов различен. Это было показано в недавней работе польского исследователя Висьневского (l. c.). Из каждого купола муравейников этих двух видов брались по 3 пробы объемом 400 см<sup>3</sup> с разной глубины. Различия в плотности мирмекофилов показаны на графике, изображенном на рис. 64. Что же касается видового состава, то у *F. rufa* он оказался в целом беднее, чем у *F. polyclena* (соотношение как 1 : 1,097), хотя в отдельных группах членистоногих количество видов больше у *F. rufa*.

## 2. ГЕЛЬМИНТЫ *FORMICA*

В настоящее время известно несколько видов гельминтов, паразитирующих в *Formica*. Два из них — *Pelodera janeti* L. D. и *Mermis* sp. — относятся к круглым червям (Nematoda). Жанэ (Janet, 1893, по Wheeler, 1910) обнаружил *Pelodera janeti* в фарингеальных железах *F. fusca*. Здесь происходит развитие личинки паразита, которая затем выходит наружу и заканчивает цикл в разлагающихся остатках в гнезде. В слюнных железах этого же муравья Жанэ обнаружил еще несколько видов круглых червей; некоторые из них достигали нескольких сантиметров в длину.

Личинки мермисов (*Mermis*) живут в зобе личинок, куколок и взрослых муравьев. Мирметизированные взрослые особи сильно отличаются от нормальных: брюшко их сильно вздуто, наблюдаются некоторые изменения в строении груди и головы, крылья частично или полностью редуцируются (Wheeler, 1910). Гессвальд (Gösswald, 1932) обнаружил мермисов (вид не был определен) у *F. pratensis*, *F. sanguinea* и *F. fusca*.

Круглые черви весь цикл развития проходят в одном хозяине-муравье, и зараженность ими никогда не бывает высокой. Поэтому практического значения они не имеют.

Немногим более 10 лет назад Круллом и Мэйпсом (Krull, Mapes, 1952, 1953) в США и Свадьяном (1954) в СССР было доказано, что муравьи, главным образом *Formica*, являются облигатными дополнительными хозяевами трематоды ланцетовидной двуустки [*Dicrocoelium lanceatum* Stiles et Hassal = *D. lanceolatum* (Rud.) Raill., *D. dendriticum* (Rud.) Braun; синонимика по Скрябину, 1952]. Прежде считалось, что промежуточными хозяевами этого паразита млекопитающих являются только наземные моллюски (Gastropoda, Pulmonata).

Благодаря исследованиям Хохорста и его соавторов (Hohorst, Graefe, 1961; Hohorst, 1962; Hohorst, Lämmer, 1962) в ФРГ и Свадьяна (1953, 1961), Аюпова (1958) и Колесова и Поповой (1958) в СССР в последние годы выяснились многие детали жизненного цикла ланцетовидной двуустки, неизвестные ранее. На рис. 65 изображена схема жизненного цикла этого паразита. За основу ее взята схема Хохорста и Леммера (Hohorst, Lämmer, 1962), но большинство рисунков сделано заново на основании работ Свадьяна (1960) и других авторов.

У дефинитивных (основных) хозяев паразиты локализуются в желчных протоках печени и в желчном пузыре, а изредка также и в кишечнике. В качестве дефинитивных хозяев *D. lanceatum* зарегистрированы следующие животные: овцы, козы, лошади, крупный рогатый скот, свиньи, верблюды, ламы, кролики, дикие копытные (лось, марал, изюбрь, благородный олень, косули, пятнистый олень, архар, европейский муфлон, сибирский козерог, дагестанский тур, серна, джейран, горал, кабан), зайцы (беляк, русак, толай, манчжурский, тибетский), грызуны (бурундук, красно-серая, прометеева и снежная полевки, тьяншанский реликтовый,



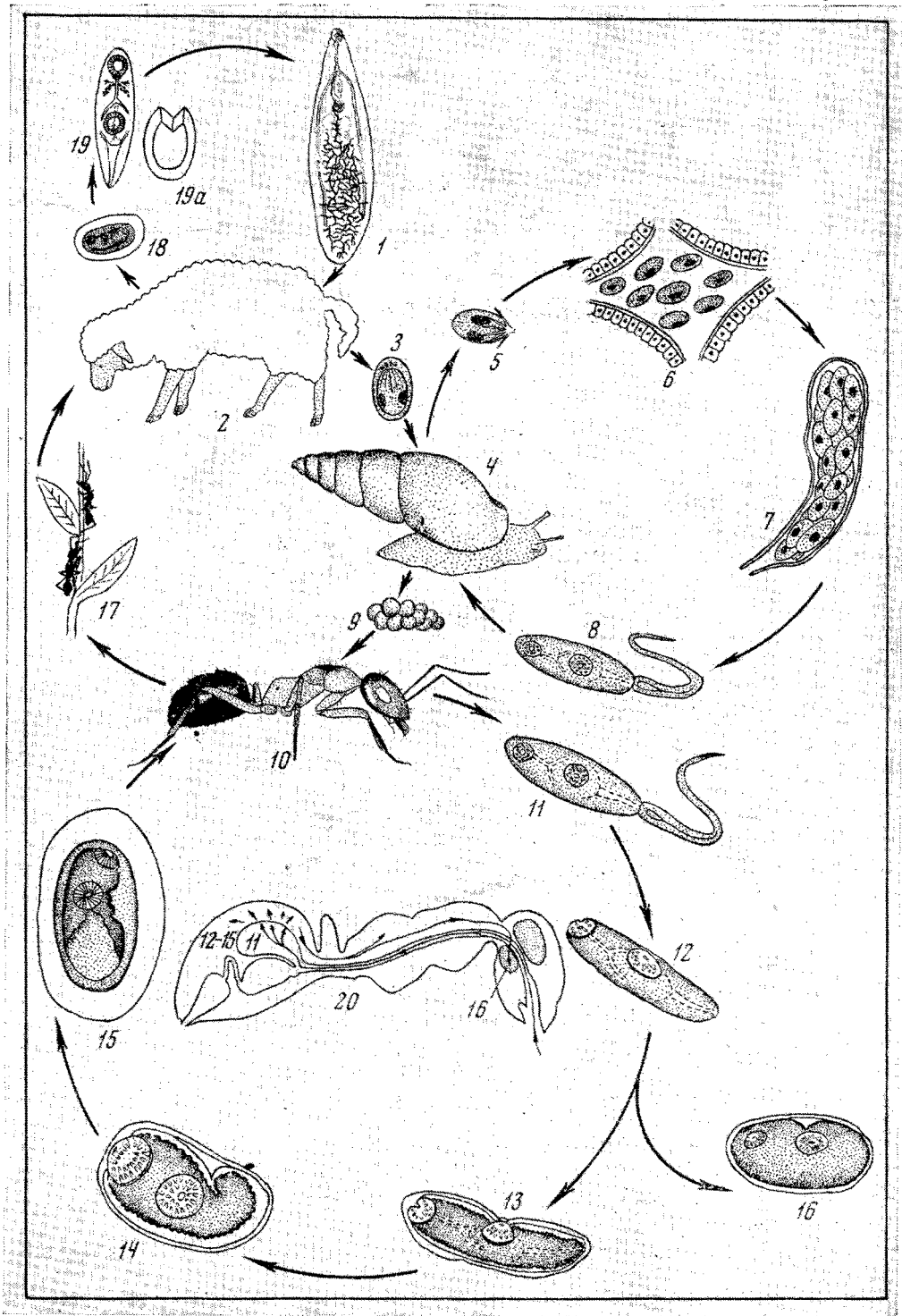


Рис. 65. Жизненный цикл ланцетовидной двуустки

1 — половозрелая стадия; 2 — definitivoный хозяин; 3 — яйцо; 4 — промежуточный хозяин; 5—8 — развитие в промежуточном хозяине: 5 — мирацидия; 6 — спороцисты в «печени» моллюска; 7 — дочерние спороцисты в «печени» моллюска; 8 — церкарий; 9 — сборные кисты; 10 — дополнительный хозяин — муравей рода *Formica*; 11—16 — развитие в дополнительном хозяине: 11 — церкарий; 12 — бесхвостая личинка; 13 — инцистирующаяся личинка; 14 — незрелая циста; 15 — зрелая циста; 16 — «мозговой червь»; 17 — зараженные муравьи на стебле растения; 18 — развитие в definitivoном хозяине: 18 — циста; 19 — метацеркарий; 19a — оболочка цисты; 20 — миграции личинок в теле муравья

малоазиатский и малый суслики, сурок), медведи (кавказский бурый, гималайский, белый), лисицы, обезьяны (орангутанг, мартышка), а также иногда человек (Скрябин, 1952; Попов, Калитина, 1962; Асадов 1960; Боев и др., 1962).

Хотя патогенность *D. lanceatum* значительно ниже, чем у печеночной двуустки (*Fasciola hepatica*), при высокой зараженности у больных животных возникают серьезные нарушения в строении и работе печени, что порой приводит к гибели животных. Наиболее подвержены заболеванию дикроцелиозом овцы: в отдельных районах (горные области Кавказа и Казахстана, Иркутская область) зараженность их достигает 80—100%. В печени одной овцы находили до 150 тыс. экземпляров паразитов. Менее подвержены заболеванию крупный рогатый скот, козы, свиньи и лошади (Асадов, 1960).

Яйца ланцетовидной двуустки по желчным протокам попадают в кишечник, откуда выделяются вместе с экскрементами во внешнюю среду, где их случайно поедают промежуточные хозяева — наземные моллюски.

Из яиц выходят мирацидии, которые попадают в кишечный тракт и затем мигрируют в железу средней кишки (печень) моллюска. Здесь они локализируются в интерстициальной ткани и превращаются в спороцисты, которые размножаются делением и дают дочерние спороцисты. Дочерние спороцисты в свою очередь превращаются в подвижных, снабженных хвостами церкариев, которые мигрируют в легкие моллюска и оттуда выделяются в слизистых комочках (Hohorst, Lämmer, 1962). Слизистый комочек состоит из 13—14 шариков — сборных цист, каждая из которых содержит 100—300 церкариев (Свадьян, 1953).

Если заражать церкариями из слизистых комочков дефинитивных хозяев, заражения не происходит. Для дальнейшего развития *D. lanceatum* необходимы дополнительные хозяева — муравьи (Krull, Mapes, 1952, 1953; Свадьян, 1954; Hohorst, Graefe, 1961; Веселинов, 1962). Как дополнительные хозяева в настоящее время известны следующие виды муравьев: *Formica fusca*, *F. cunicularia*, *F. rufibarbis*, *F. cinerea armenica*, *F. picea*, *F. mesasiatica*, *F. pratensis*, *F. truncorum*, *Proformica epinotalis* K.—Ug. (= *nasuta*: Свадьян, 1954) и *Cataglyphis aenescens* (табл. 3). Последние два вида большого значения не имеют. В эксперименте развитие церкариев происходит также в *F. gagates* (Vogel, Falcao, 1954), но не происходит в *F. rufa* и *Lasius niger* (Веселинов, 1962). В свете этих данных сомнительны определения Аюпова (1958), который указывает на *F. rufa*, как на основного дополнительного хозяина *D. lanceatum* в Башкирии. В естественных условиях личиночные стадии ланцетовидной двуустки не были обнаружены при вскрытиях у *Lasius niger* и *Polyergus rufescens* в Харьковской области (Колесов, Попова, 1958), у *L. niger*, *L. alienus*, *Tetramorium caespitum*, *Myrmica scabrinodis* на высокогорных пастбищах Центрального Кавказа (Попов, Калитина, 1962), у *L. niger*, *L. flavus*, *L. fuliginosus*, *Formica pratensis* и *F. gagates* на пастбищах Болгарии (Веселинов, 1962) и у *F. subpilosula*, *F. picea*, *F. cunicularia*, *F. pratensis*, *L. alienus*, *L. flavus*, *Camponotus herculeanus* на горных лугах хребта Терсей-Алатау — Киргизия (Югачева, 1965).

Таким образом, имеющиеся данные свидетельствуют, что основными дополнительными хозяевами ланцетовидной двуустки являются массовые виды *Serviformica*, а в некоторых районах также *F. pratensis*, *F. truncorum*, *F. mesasiatica* и, возможно, другие виды *Coptoformica*. В качестве факультативных дополнительных хозяев зарегистрированы *Proformica epinotalis* и *Cataglyphis aenescens* (s. l.) — наиболее обычные виды ближайших к *Formica* родов трибы Formicini.

Муравьи собирают в природе сборные цисты ланцетовидной двуустки и утаскивают их в гнездо, где, по-видимому, поедают. Вначале церкарии попадают в зоб муравьев. Пробуравив стенку зоба, они выходят в полость

ТАБЛИЦА 3

## Муравьи — дополнительные хозяева ланцетовидной двуустки

Вид муравьев	Местонахождение	% зараженных муравьев	Максимальное количество церкариев в 1 муравье	Авторы
<i>Formica fusca</i> . . . . .	США, штат Нью-Йорк	31	128	Krull, Mapes, 1952, 1953
<i>F. fusca</i> . . . . .	Болгария	6,75	122	Веселинов, 1962
<i>F. fusca</i> . . . . .	ФРГ	—	—	Vogel, Falcao, 1954; Hohorst, 1962
<i>F. cunicularia</i> . . . . .	»	—	—	То же
<i>F. rufibarbis</i> . . . . .	»	—	230	Hohorst, 1962
<i>F. rufibarbis</i> . . . . .	СССР, Армения	4,2—43,3	107	Сваджян, 1954
<i>F. fusca</i> . . . . .	То же	—	—	»
<i>Proformica epinotalis</i>	»	—	—	»
<i>F. pratensis</i> * . . . . .	СССР, Харьковская область	0,09—0,45	261	Колесов, Попова, 1958
<i>F. cinerea armenica</i> .	СССР, Центральный Кавказ	3,21	111	Попов, Калитина, 1960
<i>F. picea</i> . . . . .	То же	0,57	137	То же
<i>F. truncorum</i> . . . . .	СССР, Киргизия, Терской-Алатау	0,47	172	Логачева, 1965
<i>F. mesasiatica</i> . . . . .	То же	0,25	54	»
<i>F. fusca</i> . . . . .	»	0,64	75	»
<i>Cataglyphis aenescens</i>	»	0,08	16	»

\* Определение Колесова и Поповой (1958) вызывает сомнения. Авторы пишут, что на обследованных пастбищах единственным представителем *Formica* была *F. pratensis*, но в то же время указывают, что исследовали *Polyergus rufescens*, который, как известно, паразитирует только на *Serviformica*, в частности, в степях Харьковской области главным образом на *F. cunicularia* и *F. rufibarbis* и реже на *F. cinerea imitans*.

тела, теряя при этом хвост. Каждая личинка проходит через особое отверстие, заклеивая его своими выделениями. Благодаря этому муравьи продолжают жить и нормально питаться свыше года, несмотря на огромное число паразитов. По количеству следов, видимых как темно-коричневые точки на стенках зоба, можно судить о количестве паразитов, вышедших в полость тела (Hohorst, Graefe, 1961). Через 24—32 часа множество бесхвостых личинок уже находится в полости тела (Сваджян, 1960). Распространение церкариев между рабочими с помощью трофаллаксиса не изучалось.

Основная масса церкариев продолжает развитие в брюшке муравьев, но отдельные церкарии мигрируют в течение первых двух дней в грудь и голову. Одна из бесхвостых личинок проникает в подглоточный ганглий и там образует своеобразную цисту с очень тонкими стенками («Hirn-wurm» — «мозговой червь»), всегда в одном и том же месте: в области, откуда отходят нервы к ротовым частям. Эти цисты не патогенны и не будут развиваться, понав в организм дефинитивного хозяина, и служат, по видимому, для того, чтобы вызывать нарушения в поведении дополнительного хозяина (Hohorst, Graefe, 1961).

Бесхвостые личинки, находящиеся в брюшке и груди, при температуре 28—32° спустя 48—55 час. превращаются в инцистирующихся личинок, покрытых тонкой мембраной. На вторые-третьи сутки при температуре 28—32° и на четвертые-пятые при 19—20,5° церкарии окружают себя мембраной цисты, складываются вдвое и продолжают развиваться в цисте.

Незрелые цисты, образующиеся при 28—32° через 15—20 суток, содержат в себе уже молодых метацеркариев. Зрелые цисты, в которых находятся плотно свернутые уже созревшие метацеркарии, способные заражать definitivoного хозяина, образуются на 35-е сутки при температуре 28—32° и на 40—62-е сутки при 19—20,5° (Сваджян, 1960).

К этому времени, очевидно под воздействием «мозгового червя», резко изменяется поведение муравьев. Они выходят из гнезда и часто подолгу висят, прицепившись жвалами к верхушкам травянистых растений. При неблагоприятной погоде они возвращаются в гнездо, а затем снова появляются на траве. Здесь их и поедают definitiveные хозяева (Hohorst, Graefe, 1961).

Попав в кишечник хозяина, цисты растворяются, и из них выходят подвижные метацеркарии (Сваджян, 1960), которые у золотистых хомячков уже через 4 часа достигают желчных протоков печени (Lämmer, 1962). Через 43—45 дней, по данным Крулла и Мэйпса (Krull, Mapes, 1953), Колесова и Поповой (1958), или 86—89 дней, по данным Веселинова (1962), двуустки достигают половой зрелости. Выживаемость паразитов, по данным этих же авторов, составила в разных опытах на кроликах и овцах 5,26—21,1%.

Обращает на себя внимание тот факт, что зараженность дополнительных хозяев обычно бывает низкой (табл. 3), в то время как зараженность овец на тех же пастбищах оказывается почти поголовной. Оказалось, что очаги ланцетовидной двуустки носят локальный характер, и имеются определенные участки, часто посещаемые definitiveными хозяевами, где зараженность дополнительных и промежуточных хозяев весьма высока. Так, на высокогорных пастбищах Центрального Кавказа такими очагами являются кучи камней или рельефные понижения, где растительность, благодаря повышенной влажности, сочнее и дольше сохраняется свежей. В каменных кучах зараженность моллюсков *Fruticamphylaea narzanensis* достигала 60% при средней зараженности на пастбище 11,3%, *F. cinerea armenica*, соответственно, — 27,7% при средней 3,21% и *F. picea* — 14,2% при средней — 0,57 (Попов, Калитина, 1962). В Калужской области (Вершинин, 1958, по Попову, Калитиной, 1962) такими очагами являются влажные лесокустарниковые участки выпасов.

### 3. БОЛЕЗНИ *FORMICA*

У *Formica* известно два вида грибных заболеваний, вызываемых грибами *Laboulbenia formicarum* Thaxer в США (Judd, Benjamin, 1958) и *Alternaria tenuis* Nes. в СССР. Ход эпизоотии последнего заболевания был детально прослежен Мариковским (Marikovsky, 1962) у рыжих лесных муравьев в Западной Сибири.

Эпизоотия начинается поздним летом. Зараженные муравьи вечером покидают гнезда, забираются на верхушки травянистых растений вблизи гнезда и дорожек, цепляясь за стебли жвалами и ножками. Вскоре они погибают и приклеиваются к стеблю клейкими выделениями из сочленений груди. На следующий день через тело муравьев прорастает мицелий гриба, а на третий день развиваются конидии. В сухую погоду гриб через тело насекомого не прорастает.

При появлении мертвых муравьев вблизи гнезда здоровые рабочие снимают их с растений и несут в гнезда, где используют в пищу, но особи с уже проросшими конидиями остаются нетронутыми. С наступлением холодов эпизоотия прекращается, видимо, в связи с тем, что больные муравьи не выходят наружу, а убиваются в гнездах до появления конидий.

## Глава седьмая

### ГНЕЗДА *FORMICA*

#### 1. ТИПЫ ГНЕЗД

Основы изучения гнездостроения муравьев были заложены в классической работе Фореля (Forel, 1874), где он дал основную классификацию муравьиных гнезд.

В последующие годы наши знания о гнездостроении муравьев значительно пополнились благодаря исследованиям Фореля и многих других мирмекологов.

Прежде чем говорить о строении гнезд *Formica*, следует сказать, что у этих муравьев имеются летние и зимние гнезда. Летние гнезда служат муравьям в течение всего периода активности, а на зимовку они уходят в зимние гнезда, и в летних остаются лишь единичные рабочие. Зимние гнезда обычно гораздо глубже летних. Различают два типа зимних гнезд. Наиболее известны специальные зимние гнезда, открытые Васманом у *F. sanguinea*, в которые муравьи мигрируют в сентябре. Они, как правило, располагаются в укрытых местах (в пнях, в середине кустов и т. д.), тогда как летние — на открытых местах (Wasmann, по Wheeler, 1910; Атанасов, 1952). Аналогичные гнезда были описаны Эклендом (Oekland, 1934) у *Formica rufa* s. l.

По нашим наблюдениям, в Воронежском заповеднике *F. cunicularia* и *F. pressilabris* осенью не переселяются, а начинают с конца августа рыть специальные зимовочные ходы, уходящие на большую глубину, в которых в массе собираются рабочие. Глубина летних гнезд этих видов не превышает 80 см, а зимовочные ходы достигают длины более 1 м. Судя по тому, что осенью 1962 г. в Воронежском заповеднике и Московской области мы наблюдали перед уходом на зимовку очень интенсивную роющую деятельность в гнездах *F. rufa* и *F. polyctena*, у этих видов способ зимовки сходный.

Основным и наиболее примитивным типом гнезд у *Formica* являются земляные гнезда — вырытые на разной глубине камеры, соединенные сетью ходов.

В первый год существования гнезда можно заметить связь камер с основным первичным ходом, но затем система ходов усложняется, и найти какую-либо закономерность в их расположении невозможно. *F. cunicularia* перед зимовкой выкапывают один ход, идущий вертикально вниз, от которого отходят в стороны небольшие камеры (рис. 66). Глубина гнезд зависит от механического состава и влажности почвы. Так, на песчаных почвах Воронежского заповедника ходы летних гнезд *F. cunicularia* и *F. cinerea* шли до глубины 80 см, а зимовочные ходы первого вида достигали 1,5 м. В то же время на тяжелых глинистых почвах заливного дуга

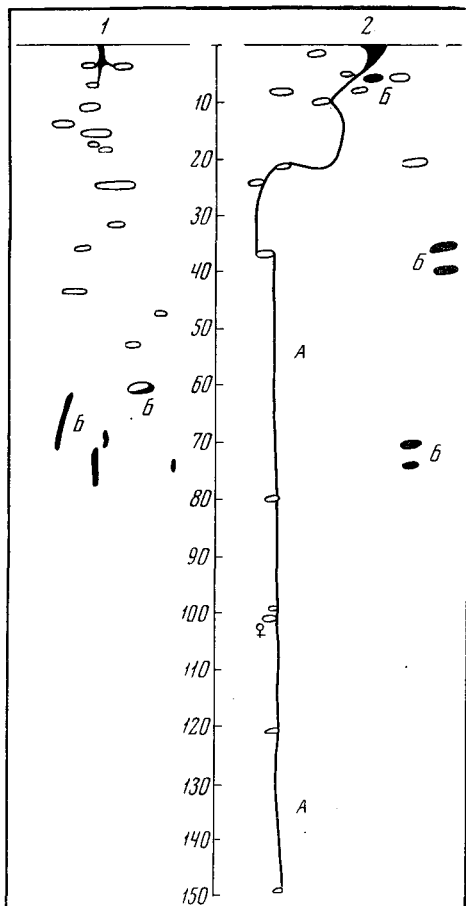


Рис. 66. Строение двух гнезд *F. cunicularia glauca* (Воронежский заповедник: 1—24.VII. 1962; 2—30.VIII.1962)

А — зимовочный ход; Б — камеры с отбросами; ♀ — камера с самкой. На вертикальной шкале — глубина (в см)

в районе пос. Дорохово Московской области *F. fusca* в 1958 г. зимовали на глубине 20—30 см.

В земляных гнездах живут все представители подрода *Serviformica* и в некоторых случаях отдельные виды *Coptoformica*.

Имеется ряд вариаций в строении земляных гнезд. Следует отметить следующие типы: 1) подземные, без наружных построек; 2) под камнями; 3) в разлагающейся древесине и под корой старых пней; 4) в кочках; 5) с наружными холмиками из земли; 6) с кратерами из земли. Один и тот же вид муравьев при разных условиях строит разные гнезда. Хорошо иллюстрируется эта закономерность на муравьях подрода *Serviformica*.

В горах большинство видов всегда предпочитает делать гнезда под плоскими, неглубоко погруженными в землю камнями, так как здесь камни являются хорошими соляриями: почва под ними прогревается и долго хранит дневное тепло (Forel, 1874; Wheeler, 1910; Длусский, 1962). *F. cunicularia* и *F. fusca*, живущие в лесах в типичных земляных гнездах, на заливных или заболоченных лугах, поселяются в кочках, по-видимому, построенных *Lasius niger* и *L. flavus*, что позволяет им в какой-то степени избегать избыточной влажности в почве. *F. fusca* в лесах часто поселяется в разлагающихся деревьях, уже источенных другими насекомыми, или под отставшей корой старых пней. В Западной Европе, в

США в Скалистых горах и в долине Миссисипи этот вид строит земляные наружные холмики, сходные с холмиками наших *Lasius niger*, но в атлантических штатах США гнездовых холмиков у него не бывает (Wheeler, 1910). Не находили мы их и в Средней полосе Европейской части СССР, в Сибири и в горах Средней Азии. Аналогичную закономерность в строении гнезд в атлантических и внутренних штатах США Вилер (Wheeler, 1910) отмечает и для других американских видов (*F. subsericea* Say, *F. glacialis* Wh.).

Многие ксерофильные виды муравьев строят вокруг входов кратеры из земли, которые, по-видимому, защищают гнезда от ветра. У некоторых американских видов (*F. schaufussi* Mayr, *F. munda* Wh., *F. subpolita* Mayr) эти кратеры достигают диаметра 20—25 см (Wheeler, 1910). Я наблюдал слабо выраженные кратеры у *Formica* только один раз: у *F. subpilosa* во вторичной пустыне в окрестностях Шафривана (Бухарская область).

Второй тип гнезд (рис. 67) — это гнезда палеарктических *Coptoformica* и неарктических видов группы *F. exsectoides*, (*F. exsectoides* For., *F. ulkei* Em. и *F. opaciventris* Em.) (Forel, 1874; Рузский, 1905; Wheeler, 1910, Бальц, 1915; Ауге, 1957). Основой подземной части этих гнезд является кратер из плотной почвы, выброшенной из ходов. Снаружи края кратера выглядят как

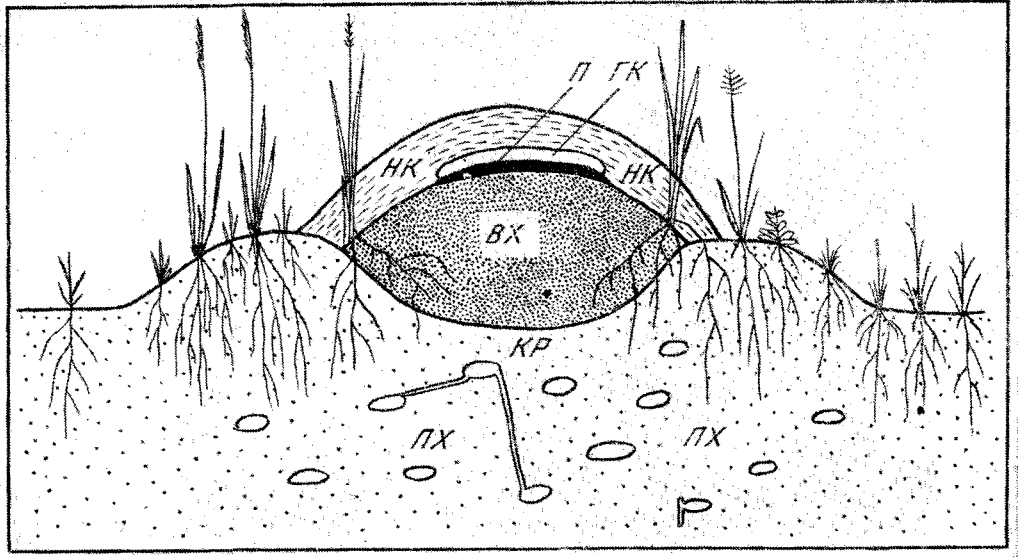


Рис. 67. Схема строения гнезда *Coptoformica*

ВХ — внутренний земляной холмик; ГК — главная камера; КР — кратер; П — «подушка»; ПХ — подземные ходы; НК — наружный купол

вал, обычно зарастающий травой. Над кратером возвышается густо пронизанный ходами внутренний холмик из рыхлой земли, на вершине которого находится своеобразная «подушка» из семян злаков, тончайших травинок и стебельков мха. Сверху все, кроме наружных краев кратера, прикрыто плотным куполом из стеблей и листьев травы и мха, реже из тонких веточек и игл. Между «подушкой» и верхней частью купола помещается главная камера, в которой обычно находятся яйца, личинки и куколки, а в периоды интенсивной откладки яиц — «царицы». Подземные ходы гнезда уходят в глубь до 70—150 см и далеко расходятся в горизонтальном направлении (Рузский, 1905). Такое строение имеют гнезда *F. exsecta*, *F. mesasiatica*, *F. foreli* и *F. forsslundi*. Гнезда *F. pressilabris* и *F. pisarskii* устроены проще. У этих видов нет выраженного кратера, а купол рыхлый и обычно скреплен стеблями злаков, прорастающих сквозь него. Летние ходы в гнезде *F. pressilabris*, раскопанном нами на песчаной почве в Воронежском заповеднике, шли до глубины 50 см, а зимовочный ход уходил на глубину 110 см. В больших гнездах *F. exsecta* имеется слабо выраженный «внутренний» конус.

Молодые семьи *F. exsecta* и *F. pressilabris* живут в земляных гнездах. Б. Писарский в Монголии и Э. Жигульская в Туве (Длусский, 1964) находили у *F. pisarskii*, *F. brunneonitida* и *F. longiceps*, наряду с типичными, земляные гнезда.

Наиболее сложными гнездами муравьев, если не считать тропических муравьев-листорезов, являются гнезда рыжих муравьев — подрод *Formica* s. str., группа *F. rufa*, рис. 68 (Forel, 1874; Wheeler, 1910; Eckstein, 1937; Рузский, 1905). В центре гнезда имеется глубокая воронка. В этой воронке помещается «внутренний конус» из крупных, длиной до 10 см и толщиной 3—5 мм, палочек. Во «внутреннем конусе», как правило, происходит развитие молоди муравьев. Сверху гнездо прикрыто толстым наружным куполом из мелких веточек, игл, черешков листьев, толстых стеблей травы и т. д. В куполе при разрезе можно заметить нечеткую слоистость:

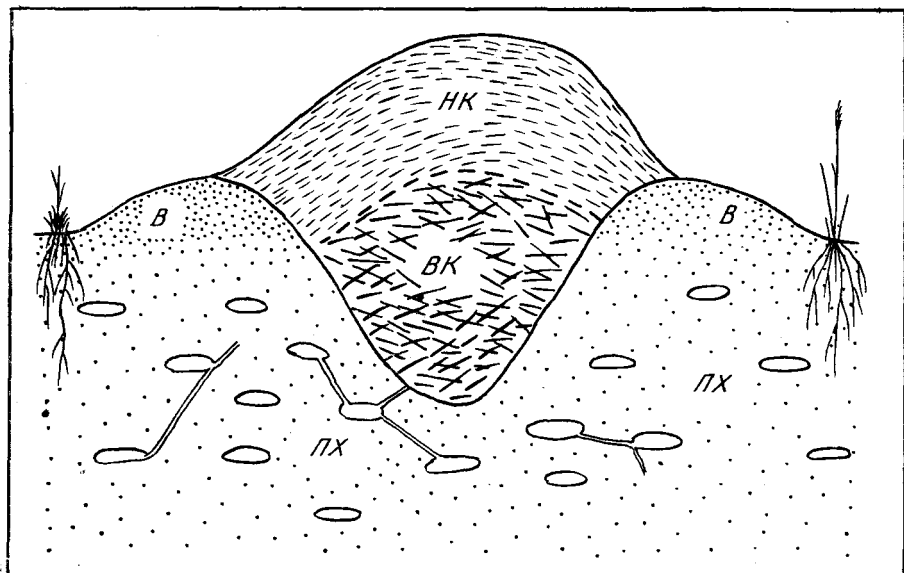


Рис. 68. Схема строения гнезда *Formica s. str.*

В — вал; ВК — «внутренний конус»; НК — наружный купол; ПХ — подземные ходы

камеры расположены в несколько ярусов. Гнездо окружено валом из земли, выброшенной из ходов. Подземная часть может идти очень глубоко.

Наружная поверхность купола всегда бывает тщательно заглажена. Любые нарушения правильности поверхности быстро восстанавливаются. При этом для согласованности действий муравьев необходимо, чтобы рабочие, находящиеся на разных участках работы, постоянно общались между собой (Chauvin, 1958, 1959a, b).

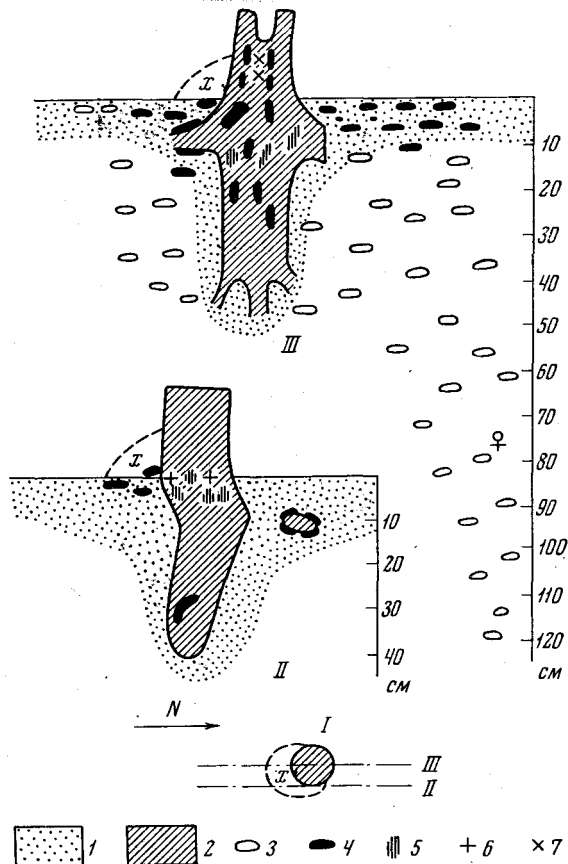
Материал гнездового жолтика рыжих лесных муравьев, как показали опыты с окрашиванием хвои, постоянно перемешивается. Снаружи рабочие приносят растительные остатки, но их количество в общем незначительно. Муравьи постоянно поднимают наверх мелкий гнездовой материал из внутренних частей наружного купола. Крупные ветки при этом опускаются вниз, но из-за своей громоздкости не могут быть подняты наверх. Так образуется «внутренний конус». Постоянная циркуляция гнездового материала препятствует его плесневению (Kloft, 1959b).

Имеется ряд модификаций этого типичного строения. В основании многих гнезд лежит старый источенный пень. У *F. truncorum* в Европе, особенно в небольших гнездах, наружная часть гнезда почти целиком помещается в пне, к которому принесено небольшое количество растительных остатков (рис. 69). В горах Средней Азии, на открытых местах, этот вид, по нашим наблюдениям, обитает в расселинах скал, куда приносятся растительные остатки, а в еловых лесах строит гнезда, не отличающиеся от гнезд наших *F. rufa* (Мариковский, 1956). *F. rufa* в наших условиях также обычно используют пни при постройке гнезда. *F. polycтена* и *F. aquilonia* делают это очень редко, а гнезда *F. pratensis* и *F. uralensis* никогда не связаны с пнями. Значительную часть материала купола *F. pratensis* составляет песок, которым как бы цементированы растительные остатки. «Внутренний конус» у этого вида часто слабо выражен. Степень развития земляного вала может сильно варьировать. В ряде случаев для отдельных точек наличие вала может быть отличительным признаком для *F. polycтена* и *F. rufa*. В Воронежском заповеднике (Б. А. Смирнов, 1962б) и окрестностях Брянска (Харитоновна, 1962) гнезда *F. polycтена* имеют сильно



Рис. 69. Строение небольшого гнезда *F. truncorum* (Воронежский заповедник, 30.VII 1962)

1 — гумусный слой почвы; 2 — древесина пня; 3 — камеры с рабочими и личинками; 4 — камеры с крылатыми половыми особями; 5 — гнездовые камеры *Formicoxenus nitidulus*; 6 — местонахождения живых личинок *Clytra quadripunctata*; 7 — местонахождения пустых старых чехликов личинок *C. quadripunctata*; ♀ — камера с «царицей»; х — насыпной холмик из растительных остатков; I — схема, поясняющая, как брались разрезы гнезда II и III



развитый вал, а у гнезда *F. rufa*, как правило, его нет. Однако в дубово-еловых лесах в окрестностях пос. Дорохово (Московская область) зависимость скорее обратная. Но при всех этих вариациях имеется один признак, по которому гнездо *Formica* s. str. может быть отличено от гнезда *Coptoformica*: у *Formica* s. str. никогда не бывает внутреннего земляного холмика.

Гнездовые купола рыжих лесных муравьев достигают иногда очень больших размеров. Самое крупное из описанных в литературе гнезд было найдено в Бельгии. Оно имело диаметр 9,5 м и высоту 2,15 м. Размер гнездового холмика не может служить показателем численности населения в гнезде, так как, во-первых, молодые гнезда имеют небольшие размеры, но большое население, а старые — наоборот (Dreyer, 1942; Yung, 1899, 1900; Ауге, 1957) и, во-вторых, размер наружной части гнезда зависит от климатических факторов (Lange, 1959a).

Кроме основного гнезда, рыжие лесные муравьи могут делать небольшие временные гнезда без сложной структуры, служащие для разных целей: пережидание неблагоприятной погоды, «промежуточные станции» при переселении на новое место (Forel, 1874; Мариковский, 1962a).

Некоторые *Serviformica* (*F. picea*, *F. cinerea imitans*) и *F. sanguinea* могут иногда строить насыпные холмики из растительных остатков, но эти холмики, в отличие от *Formica* s. str. и *Coptoformica*, не имеют правильной структуры. Гнезда *F. uralensis* имеют в общем такое же строение, как у *F. pratensis*.

## 2. РЕГУЛЯЦИЯ МИКРОКЛИМАТА В ГНЕЗДЕ

**Регуляция температуры летом.** Для развития молоди муравьев нужен оптимальный режим влажности и температуры. В табл. 4 приводятся данные исследований Гринфельда<sup>1</sup> (1939), полученные в опытах с термогра-

<sup>1</sup> Здесь и дальше мы даем современные названия видов, с которыми работал этот автор.

Т А Б Л И Ц А 4

Температуры, предпочитаемые муравьями для выращивания молоди  
(по Гринфельду, 1939)

Виды муравьев	Число опытов	Температура °С			
		минимальная	максимальная	максимальная для кукол	оптимум
<i>F. cunicularia glauca</i>	20	24	32	36	30—32
<i>F. cinerea imitans</i> . . .	18	25	31	34	29—30
<i>F. fusca</i> . . . . .	15	22—23	29—30	35	27—28
<i>F. truncorum</i> . . . . .	11	23	34	—	29—32
<i>F. exsecta</i> . . . . .	10	—	30	—	29—30
<i>Myrmica rubra</i> . . . . .	16	18	24	—	23—24
<i>M. scabrinodis</i> . . . . .	13	21	26	—	24—25
<i>Lasius niger</i> . . . . .	22	25	28	—	27—28

диентами, свидетельствующие о довольно высоком температурном оптимуме большинства *Formica*. Ниже всех лежит оптимум у *F. fusca*. Для сравнения приведены данные о предпочитаемых температурах у типичных лесных видов: *Myrmica rubra*, *M. scabrinodis*, *Lasius niger*. Следует, однако, оговорить, что предпочитаемая температура зависит от температуры, при которой муравьи выращивались. Так, особи *F. rufa* s. l., выращенные при 3—4°, предпочитают температуру 23—24°, а выращенные при 25—27° — температуру 31—32° (Herter, 1924).

Земляные гнезда муравьев можно разделить по их температурному режиму на две группы: 1) гнезда, температура которых не отличается от температуры окружающей среды, и 2) гнезда, температура которых выше температуры окружающей среды. К первой группе относятся земляные гнезда без наружных построек. В этих гнездах муравьи находят оптимальные условия для молоди, перенося ее в разные слои почвы и поселяясь в таких местах, где температурный режим почвы больше всего подходит для них (Гринфельд, 1939; Steiner, 1947).

Т А Б Л И Ц А 5

Средняя температура 10 холмиков *Formica cunicularia glauca*  
(средняя высота 16 см) и почвы рядом с гнездами. Заповедник «Лес на Ворскле»  
(Гринфельд, 1939)

Время, часы	Температура, °С										
	воздуха	в холмике на глубине (в см)					почвы на глубине (в см)				
		0	3—5	10	20	30	0	3—5	10	20	30
7	18,4	18,0	18,4	18,5	19,0	19,7	18,3	19,4	19,5	19,8	19,8
13	28,0	38,5	30,1	26,6	22,3	20,5	27,5	25,6	20,2	20,5	20,1
21	19,3	19,5	21,5	23,8	23,5	21,5	21,5	22,2	21,5	21,6	20,7

Ко второй группе относятся гнезда с примитивными земляными холмиками. Благодаря тому, что холмики возвышаются под травой, почва в них суше (меньше теплопроводность почвы) и наклонные скаты холмика лучше прогреваются солнцем, поэтому температура холмиков, хотя и варьирует, но обычно выше, чем температура почвы. В табл. 5 приведены данные о средней температуре 10 холмиков (средняя высота 16 см)

*F. cunicularia glauca* на разной глубине и температура почвы рядом с гнездами на такой же глубине (Гринфельд, 1939). Из приведенных данных видно, что на глубине 0—5 см в холмике в середине дня температура была выше оптимальной, тогда как в почве она за весь день не превысила 30°. На глубине свыше 30 см разницы уже практически нет. Сходные данные были получены для холмиков североамериканских *F. exsectoides* и *F. ulkei* (Scherba, 1962; Williams, 1961).

Таким образом, гнезда с холмиками позволяют муравьям поддерживать в них больший градиент температуры. Кроме того, как уже говорилось выше, муравьи в зависимости от условий могут строить разные гнезда. Так, по данным Гринфельда (1939), в заповеднике «Лес на Ворскле» на безлесном южном склоне (за лето максимальная температура почвы в 13 час. на глубине 10 см была 35°) *F. cunicularia glauca* строили гнезда исключительно без холмиков, а на полянах в дубовом лесу (максимальная температура на той же глубине 22°) из 12 найденных гнезд 10 были с холмиками.

Уже давно было замечено, что в холодную погоду температура в гнездовых холмиках рыжих лесных муравьев выше температуры воздуха и почвы (Forel, 1874; Wheeler, 1910). Разница между температурой воздуха и температурой внутри гнездовых холмиков может достигать более 20° (Гринфельд, 1939). Но характерной особенностью этих гнезд является относительное постоянство режима температуры в течение всего периода выведения молоди. В холмиках *F. polystena*, например, температура все лето поддерживается в среднем между 23 и 30° (максимальные отклонения 18—33°). Наименее изменчива температура на глубине около 30 см (Raigener, 1947, 1948). У *F. rufa rufopratensis* (*rufa*?) регуляция температуры наблюдается в зоне от 15 до 50 см под поверхностью купола, и здесь градиент температур от 23 до 29°. Наиболее постоянной (около 26°) сохраняется температура на глубине 30 см (как и у *F. polystena*). Средняя температура почвы на той же глубине была 16° (Steiner, 1924, 1947). Сходные данные были получены Гринфельдом (1939) для *F. rufa*, но в связи с тем, что он брал небольшие гнезда (средняя высота 30 см), регуляция наблюдалась в зоне 10—30 см, и градиент температур был меньше (24,7—29,4°). Аналогичные данные получил Като (Kato, 1939) для *F. lugubris* (= *F. truncorum yessensis*) в Японии.

Первые исследователи считали, что такая разница возникает главным образом в результате химического нагрева гнезда при разложении растительных остатков, из которых состоит купол (Forel, 1874; Wheeler, 1910). Сейчас это мнение опровергнуто, так как доказано, что при отсутствии муравьев температурный режим резко отличается от режима населенных гнезд и приближается к режиму земляных холмиков: температура в брошенных муравейниках ниже, чем в жилых (Steiner, 1947; Raigener, 1947). Э. К. Гринфельд (1939) провел следующий опыт: выбрав два одинаковых гнезда *F. rufa*, он посыпал одно из гнезд нафталином, и муравьи его покинули. Через несколько дней в 13 час. была измерена температура в обоих гнездах. Она была на глубине 10 см в населенном гнезде 28,4° и в брошенном — 22,3°, на глубине 20 см, соответственно, 28,0 и 19,5°, на глубине 30 см — 27,0 и 18,0° и на глубине 40 см — 24,6 и 18,0°. В это время температура воздуха была 28,7°, а температура почвы на глубине 10 см — 18,1°.

Наиболее важным фактором терморегуляции у рыжих лесных муравьев является строение гнездового купола. Форма купола каждого муравейника оптимальна для данных условий, и если искусственно изменить ее, перенеся часть материала из одних участков в другие, муравьи быстро восстанавливают прежнюю форму (Chauvin, 1960). Ланге (Lange, 1959a) поставил следующий эксперимент: три искусственных гнезда *F. polystena* нагревали сверху при помощи инфракрасных ламп мощностью

150 см, установленных на высоте 48 см от основания гнезда. Через 30 дней форма холмика стабилизировалась. Купол оказался сильно уплощенным. На 31-й день опыта лампы были подняты на высоту 100 см; 10 дней спустя муравьи во всех формикуриях выстроили высокие купола. Через 41 день после начала опыта лампы были опущены до 36 см и после этого форма купола вновь была изменена на плоскую.

Полевые наблюдения также подтверждают эту закономерность. Уже давно было подмечено (Forel, 1874; Wheeler, 1910), что холмики *Formica* имеют, как правило, восточную и южную экспозицию (чтобы прогрев купола обеспечил раннее начало активности), и в затененных местах они выше, чем на открытых. Но, как справедливо заметил Экштайн (Eckstein, 1937), из этого правила часто встречаются исключения. Однако они вызываются другими причинами, такими, как средняя температура почвы или плотность населения в гнезде, но общая закономерность остается.

Шерба (Scherba, 1958), изучавший корреляцию между направлением длинного ската гнезда и основным направлением солнечного освещения у *F. ulkei* в районе Чикаго, статистически доказал, что гнезда, находящиеся на открытых местах или затененные с северо-востока, востока и юго-востока, ориентированы приблизительно на юго-запад, а затененные с юго-запада, запада и северо-запада — приблизительно на юго-восток.

Летом 1962 г. в Воронежском заповеднике мы провели серию измерений, чтобы обнаружить зависимость между наклоном длинного (обычно южного) ската куполов *F. rufa*, *F. exsecta* и *F. pratensis* и количеством прямого солнечного света, падающего на гнездо.

Определение количества солнечного света проводилось следующим образом. При помощи астрономической таблицы положения солнца (на 25 июня для широты 51°), компаса и угломера мысленно проводилась траектория солнца, видимая с поверхности муравейника, и отмечались часы, когда солнце освещает гнездо (т. е. не загорожено ветвями деревьев и т. п.). Затем, исходя из данных об интенсивности солнечной радиации в течение суток, была составлена таблица, по которой определялось, какое относительное количество солнечной радиации получает горизонтальная поверхность в разные часы дня (на 21 июня). Сопоставляя полученные данные с этой таблицей, можно было с точностью до 10% определить, какое количество прямых солнечных лучей получает гнездо за сутки, если принять максимальное возможное количество за 100%. Наклон длинного ската определялся по угломеру геологического компаса.

Таким методом было исследовано 60 гнезд *F. pratensis*, 50 гнезд *F. rufa* и 30 гнезд *F. exsecta*.

Результаты исследований изображены на графиках (рис. 41, 70). Из полученных данных видно, что, несмотря на большую изменчивость, линии регрессии показывают явную корреляцию между крутизной ската и количеством прямого солнечного света: с увеличением освещенности гнезда становятся более плоскими. Это вполне естественно, так как приближение нагреваемого ската к перпендикуляру по отношению к направлению лучей солнца (для Воронежского заповедника — к 52°) обуславливает большее нагревание поверхности гнезда (Starke, 1943)<sup>1</sup>.

Ближе всего эта зависимость выражается формулой

$$\sin \beta = a + bR,$$

где  $\beta$  — угол наклона длинного ската гнезда;  $R$  — количество солнечной радиации, падающей на горизонтальную поверхность, находящуюся на куполе, в процентах от максимальной радиации (на открытом месте);  $a$  — величина положительная;  $b$  — величина отрицательная. В зависи-

<sup>1</sup> Штерке высказал предположение о наличии этой связи, но не подтвердил его никакими цифрами.

мости от экологических особенностей видов (или экологических рас) степень этой зависимости может варьировать: у *F. rufa* она выражается уравнением  $\sin \beta = 0,69 - 0,026 R$ , у *F. exsecta* —  $\sin \beta = 0,56 - 0,0024 R$ , у расы *nigricans F. pratensis* —  $\sin \beta = 1,165 - 0,0119 R$ , у типичной *F. pratensis* —  $\sin \beta = 0,528 - 0,0039 R$ .

Как показали исследования Ренье (Raigner, 1947) на *F. polyctena*, для регуляции температуры большое значение имеет структура наружных слоев купола. В жаркие дни с поверхности купола происходит усиленное

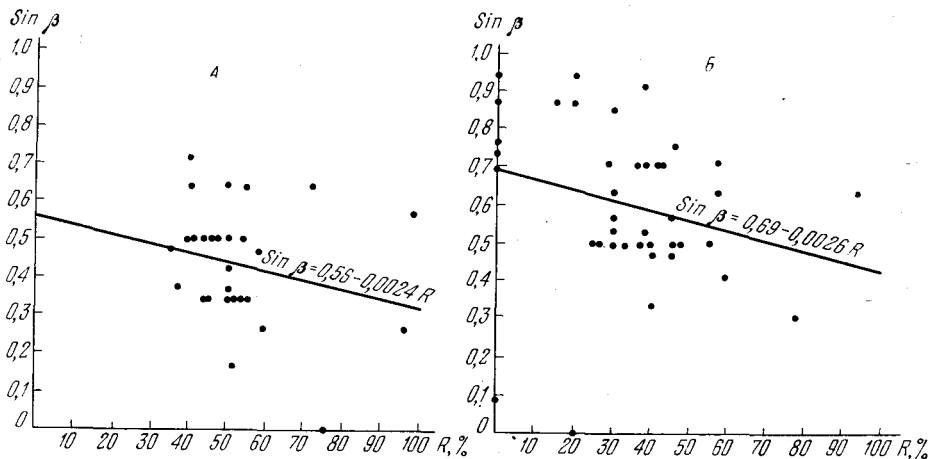


Рис. 70. Зависимость угла наклона ( $\beta$ ) пологого ската купола гнезд *F. rufa* (А) и *F. exsecta* (Б) от количества прямой солнечной радиации ( $R$ , %) (Воронежский заповедник)

испарение, чему способствует открывание специальных испаряющих камер (которые также служат для вентиляции гнезда). В результате этого температура в гнезде понижается. Ночью в камерах и ходах наружных слоев купола происходит конденсация влаги и образуется туман, создающий дополнительную теплоизолирующую защиту.

Штайнер (Steiner, 1930, 1947) считал, что определенную, хотя и незначительную, роль играет тепло, выделяемое рабочими муравьями. В начале ночи температура в гнезде повышается на  $3^\circ$ . Этот факт автор объяснял тем, что муравьи, собираясь вечером в гнездо, нагревают его. Однако Ренье (Raigner, 1947) связывал этот факт с образованием теплоизолирующего слоя при понижении температуры воздуха, в результате чего происходит нагревание верхних слоев под влиянием еще теплой внутренней части гнезда.

По наблюдениям Э. К. Гринфельда (1939) и других авторов, температура гнезд *F. rufa* с большим населением выше, чем температура малонаселенных гнезд (рис. 71). Штайнер (Steiner, 1929) обнаружил, что в холмиках *F. exsecta* с большим количеством молодежи температура бывает выше. Эти авторы считают, что такие различия обуславливаются непосредственно физиологическим теплом муравьев. Однако возможен и другой вариант: большее количество муравьев способно лучше регулировать режим гнезда, быстро перестраивая его соответственно обстановке.

Таким образом, вопрос о роли физиологического тепла, выделяемого самими муравьями, остается открытым.

**Регуляция влажности.** Э. К. Гринфельд (1939) при выяснении оптимального режима влажности для выведения молодежи у муравьев поставил серию опытов, используя прибор, в котором создавался градиент влажности. Из данных опытов (табл. 6) видно, что *Formica*, как и все другие муравьи, выбирают, как правило, наибольшую влажность почвы. Эти дан-

ные согласуются с результатами исследований Гессвальда (Gösswald, 1938b), показавшего, что для развития молоди муравьев нужна 100%-ная относительная влажность воздуха<sup>1</sup>.

В опытах с градиентом температуры (Herter, 1924; Гринфельд, 1939) влажность почвы роли не играет, хотя в опытах Гринфельда она менялась

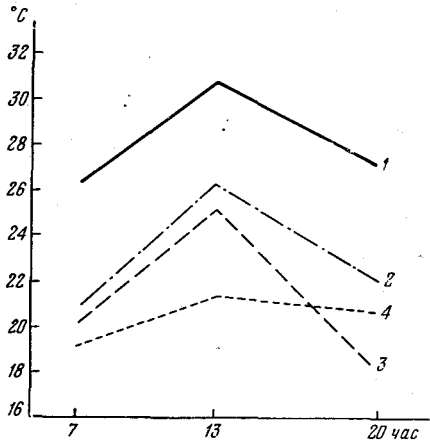


Рис. 71. Регуляция температуры в холмиках *F. rufa* с различной плотностью населения (по Гринфельду, 1939)

1 — максимальная температура густонаселенного (старого) гнезда; 2 — то же молодого гнезда; 3 — температура воздуха; 4 — температура почвы на глубине 10 см

от 2 до 27% (абсолютная влажность почвы). Известно также, что некоторые виды, изученные Гринфельдом (*F. cinerea*, *F. cunicularia glauca*), обитают в условиях Курской области (заповедник «Лес на Ворскле») в наиболее ксерофитных станциях. Исходя из этого, Гринфельд делает вывод, что муравьи являются в принципе абсолютными гигрофилами, но требования к высокой температуре для развития молоди заставляют их

ТАБЛИЦА 6

Предпочитаемая влажность почвы у муравьев рода *Formica* (по Гринфельду, 1939)

Вид муравьев	Максимальная влагоемкость, %		Выбрана почва с влагоемкостью, %	Расплод
	почвы	при опыте		
<i>F. cunicularia glauca</i>	25,0	11,1	11,1	Куколки
»	53,0	25,0	25,0	«
<i>F. cinerea imitans</i> . .	25,0	15,4	15,4	
»	25,0	19,2	19,2	
<i>F. fusca</i> . . . . .	25,0	15,4	15,4	Личинки и куколки
»	25,0	15,4	15,4	То же
<i>P. truncorum</i> . . . . .	25,0	23,1	19,2	Куколки
<i>F. exsecta</i> . . . . .	53,0	30,0	25,0	«

селиться в сухих местах (т. е. температура является минимум-фактором в их распределении).

В гнездах рыжих лесных муравьев относительная влажность варьирует от 30 до 100%, независимо от температуры (Raigner, 1947).

У североамериканской *F. ulkei*, как показали исследования Шербы (Scherba, 1959), напротив, поддерживается постоянный режим влажно-

<sup>1</sup> Вообще почти для всех почвенных животных оптимальная влажность воздуха порядка 100% (Гиляров, 1949).

сти. На глубине 5 см под поверхностью купола влажность была в среднем  $27,23 \pm 0,66\%$ , а на глубине 30 см —  $29,40 \pm 0,54\%$ . В течение 10 месяцев активности муравьев сезонные колебания составили всего  $5,4 \pm 1,13\%$ . В то же время в почве рядом с гнездом влажность колебалась от 15,3 до 40,5% на глубине 5 см и от 21,6 до 40,7% на глубине 30 см. Опыты в приборе с градиентом влажности показали, что предпочитаемая влажность для личинок этого муравья  $29,58 \pm 0,04\%$ , а для куколок —  $27,58 \pm 0,04\%$ , что почти совпадает с влажностью в холмиках. Механизмы этой регуляции до сих пор совершенно неясны.

Интересны гнезда, которые строит *F. picea* на торфяных болотах в Европе (Böppner, 1914, 1915; Skwaга, 1929a, b). В этих условиях высокой влажности *F. picea* строит своеобразные холмики из стеблей мха, поднятые над поверхностью почвы. В тех же условиях верховых болот другие виды делают гнезда в высоких кочках (Маавара, 1955; Popp, 1962).

Некоторые виды муравьев способны переносить затопление. Так *F. fusca*, *F. cunicularia* и *F. sanguinea* часто встречаются на заливных лугах и затопляемых весной долинах. Выживанию муравьев в эти периоды способствует то, что в камерах остаются пузырьки воздуха, а так как активность дыхательных процессов в холодной почве у муравьев низка, им этого воздуха бывает достаточно. Даже в активном состоянии муравьи *Lasius* и *Camponotus* выживают при погружении их под воду на срок до 3 суток (Fielde, 1904). Однако если муравьев перед погружением обтереть и удалить пузырьки воздуха, застревающие между волосками, они очень быстро погибают (Devaux, по Кузнецову, 1953).

**Зимовка.** У всех видов *Formica* зимуют только взрослые особи.

Осенью рыжие лесные муравьи уходят в глубь почвы, где температура не падает ниже  $+5^\circ$  (Zahn, 1958). У *F. rufa* большая часть особей находится в нижней половине древесного пня, являющегося основой гнезда (Gösswald, 1940d). У *F. cunicularia* и *F. pressilabris*, как мы наблюдали в Воронежском заповеднике, рабочие вместе с самкой собираются очень тесными группами в камерах зимовочного хода. Однажды я обнаружил в Московской области зимующее гнездо *F. fusca*. Почти все особи собрались в одной большой камере, образовав некоторое подобие пчелиного клуба. В центре этого клуба находилась «царица» и несколько бескрылых тлей.

Зимой муравьи находятся в состоянии диапаузы. Интенсивность жизненных процессов у них резко падает. У *F. ulkei* рабочие зимой потребляют в 20 раз меньше кислорода, чем рабочие, находящиеся летом при  $0^\circ$  (Dreyer, 1932).

На зимовку рабочие *F. rufa* уходят с наполненным зобом и большим количеством жира (Gösswald, 1940a). Сухой вес *F. rufa*, *F. polystena*, *F. pratensis* и *F. exsecta* в течение зимы (с октября по март) несколько увеличивается по сравнению с общим весом. Это связано с тем, что жидкое содержимое зоба расходуется, а жировое тело остается нетронутым и является резервом для весеннего выкармливания половых особей (Kirchner, 1964).

**Весенний режим температуры в гнездах рыжих лесных муравьев.** Ранней весной, как только стает снег, на поверхности гнезд рыжих лесных муравьев появляется большое количество рабочих. Они толстым слоем покрывают освещенные склоны холмиков. Нагревшиеся на солнце особи через 10—20 мин. уходят в гнездо и там, остывая, отдают полученное тепло. Разница в температуре тела рабочих, поднимающихся на поверхность и опускающихся в гнездо, составляет 10—15°. Эти особи получили название «теплоносцев» («Wärmeträgern»). В результате их деятельности под поверхностью купола образуется «тепловое ядро» с температурой 26—29° (Zahn, 1958). Такой ранневесенний нагрев части гнезда позволяет рыжим лесным муравьям к концу весны вырастить половых особей.

Как показали исследования Гессвальда и Бира (Gösswald, Bier, 1954b), в формикарии, где был создан градиент температуры, самки *F. polycтена* после пробуждения из зимней спячки поднимаются в теплую часть гнезда. Здесь они откладывают свои «зимние» яйца, из которых затем при нормальных условиях вырастают половые особи. После откладки яиц самки снова уходят в холодную часть гнезда. Такие миграции необходимы. Если содержать муравьев в формикарии с постоянной температурой, из яиц выводятся только рабочие особи.

### 3. ПОЧВООБРАЗУЮЩАЯ ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ МУРАВЬЕВ

Все без исключения виды рода *Formica* строят гнезда в почве. Плотность этих гнезд может быть довольно высокой, правда, не такой, как у *Lasius niger* или *Tetramorium caespitum*. Однако в отличие от этих видов глубина, на которую *Formica* роют ходы, значительно больше. Несомненно, что своей деятельностью они должны оказывать серьезное влияние на почву.

В то же время вопрос о почвообразующей деятельности муравьев вообще и *Formica*, в частности, изучен пока очень слабо. Имеются лишь отрывочные данные в статьях разных авторов.

Прежде всего остановимся на фактах, свидетельствующих о том, что *Formica* изменяют почву. Хорошо известно и было описано еще Форелем (Forel, 1874), что растительность вокруг холмиков *F. rufa* s. l. резко отличается от окружающей. В сложном ельнике на суглинистых почвах в районе станции Хлюшино (Московская область) мы даже использовали эту особенность для того, чтобы картировать гнезда *F. aquilonia*. Вокруг холмиков этих муравьев были густые заросли звездчатки (*Stellaria* sp.), заметные издали. На остальной территории это растение встречалось единично. В. И. Гримальский (1960) пишет, что вокруг гнезд *F. rufa* (s. l.) на левобережном Полесье Украины были особо густые заросли орляка, а местами нитрофилов: чистотела (*Chelidonium majus*) и крапивы (*Urtica dioica*). Сходные скопления нитрофилов мы также наблюдали в некоторых участках Воронежского заповедника. Невский (по Лебедеву, 1949) наблюдал вокруг гнезд муравейников пышное разрастание костяники (*Rubus saxatilis*). К. А. Кострин (1951) сообщает, что многие муравейники *F. rufa* s. l. окружены зарослями шиповника и малины. Эти растения были вдвое больше тех, которые находились в отдалении от муравейников, и дали больший урожай. Ягоды на этих растениях были сочнее, слаще и в 1,5—2 раза крупнее.

По наблюдениям А. А. Лебедева (1949), в районе Калинина, Бологого и Вышнего Волочка в почве в основании муравейников рыжих лесных муравьев наблюдается густое сплетение корней ели и березы. Состояние этих деревьев гораздо лучше, чем удаленных от муравейников.

Почвообразующая деятельность муравьев складывается из следующих факторов: перемешивание почвы, изменение механического состава, изменение химического состава почвы. В отношении первых двух сторон деятельности муравьев известно очень мало. Знаем лишь, что муравьи роют ходы и поэтому перемешивают почву и улучшают своими ходами доступ воздуха к корням (Нефедов, 1930; Атанасов 1952). Н. А. Димо (1955) пытался сделать пересчет количества земли, выбрасываемой муравьями, путем взвешивания выбросов из гнезд на глинистых площадках, образовавшихся после половодья. Однако эти данные свидетельствуют лишь о деятельности муравьев по восстановлению разрушенных гнезд, а не о нормальной их деятельности. Воронов (1950) сделал попытку определить почвообразующую деятельность *Lasius niger*, *L. flavus* и *F. fusca*, измеряя гнездовые холмики этих видов. Однако Понтин (Pontin, 1953) наблюдал, как семья *L. flavus* в течение 5 лет закопала цементную плитку 23 ×



ТАБЛИЦА 7

Влияние муравьев на рН кислых подзолистых лесных почв  
(Гринфельд, 1941)

Вид муравьев	рН гнезд		рН почвы на глубине (в см)	
	на поверх- ности	в центре гнезда	0—10	40—50
<i>F. rufibarbis</i> . . . . .	6,85	6,85	6,60	6,80
»	6,85	6,80	6,60	6,60
<i>F. rufa</i> . . . . .	6,85	—	6,80	6,85
»	7,00	—	6,60	6,80
<i>Lasius niger</i> . . . . .	7,00	6,95	6,60	6,80
»	6,70	6,80	6,60	6,80
»	6,90	7,20	6,80	6,80
»	6,90	—	6,80	6,85
<i>L. flavus</i> . . . . .	7,00	7,00	6,80	6,85
»	6,80	6,80	6,70	6,65
<i>L. umbratus</i> . . . . .	7,00	7,55	6,90	6,85
»	6,75	7,60	6,50	6,80

×23×1,25 см, но при этом форма и размеры холмика почти не изменились.

Влияние муравьев на рН почвы установлено лишь в самой общей форме. Э. К. Гринфельд (1941) обнаружил, что на кислых подзолистых лесных почвах реакция почвы в гнездах *F. rufibarbis* (= *cunicularia* ?), *F. rufa*, *L. niger*, *L. flavus* и *L. umbratus* была более щелочной, чем реакция почвы вдали от муравейников (табл. 7). В верхних горизонтах рН в гнездах приблизительно на 0,2 выше, т. е. концентрация водородных ионов в гнездах вдвое меньше, чем в почве. Н. А. Крупеников (1951) показал, что на кислых почвах *Lasius sp.* и *Myrmica sp.* действительно оказывают такой же эффект, но на щелочных лугово-солончаковых почвах, наоборот, рН гнезд этих муравьев несколько ниже, чем в почве, но изменения в этом случае меньше (табл. 8). Аналогичные данные были получены Пиклсом (Pickles, 1941) для *L. flavus*.

О более существенных изменениях муравьями химического состава почвы данных почти нет. В. И. Гримальский показал, что гумусный горизонт с мелкокомковатой структурой под муравейником *F. rufa* s. l. достигал толщины 16—17 см, а вне муравейника — всего 5 см. Элювиальный горизонт (13—56 см) под муравейником изобиловал гумусными пятнами,

ТАБЛИЦА 8

Влияние муравьев на рН щелочных лугово-солончаковых почв  
(Крупеников, 1951)

Вид муравьев	рН гнезд		рН почвы на глубине (в см)	
	у поверх- ности	в центре гнезда	0—10	30—40
<i>Myrmica sp.</i> . . . . .	7,8	7,8	7,9	8,0
»	7,9	7,9	8,0	8,0
<i>Lasius sp.</i> . . . . .	7,9	8,0	8,0	8,0
»	7,9	7,9	7,9	8,0

а местами попадались разорванные прослойки гумуса. Вне гнезда гумусные пятна встречались гораздо реже, а гумусных прослоек не обнаружено. Химический анализ показал, что непосредственно у края муравейника содержалось 13,6 мг легко гидролизуемого азота, а в 3 м от гнезда — всего 9,8 мг (Гримальский, 1960).

При раскопке небольшого гнезда *F. truncorum* в Воронежском заповеднике на песчаной почве мы также наблюдали утолщение гумусного слоя под муравейником (рис. 69). Но при раскопке гнезд *F. cunicularia glauca*, *F. cinerea*, *F. sanguinea* и *F. pressilabris* этого мы не обнаружили. На песчаных почвах вокруг постоянно используемых ходов (на глубине до 70 см) у *F. sanguinea* и *F. cunicularia glauca* на срезе явственно видны кольца гумуса диаметром около 3 см. Возможно, накопление гумуса отчасти объясняется тем, что *F. cunicularia* (а также *Cataglyphis aenescens*) часто выбрасывают отбросов пищи из гнезда, а складывают их в специальные камеры (рис. 66). Как правило, это овальные камеры длиной до 10 см и высотой 3—5 см, расположенные горизонтально. В одном случае мы наблюдали, как муравьи использовали для этой цели вертикально идущие ходы в нижней части гнезда (рис. 66, I). В том же гнезде в одной камере, с того края, куда открывался вход, помещались личинки, а дальняя ее часть была заполнена пищевыми отбросами. После того, как камера заполняется, муравьи перестают ее посещать. В заброшенных камерах заметно густое переплетение корней растений. Другие виды рода, например все виды *Formica* s. str. и *F. exsecta*, по нашим наблюдениям, таких камер не делают, а уносят отбросы на границы территории. *F. cinerea* выбрасывает остатки хитина добычи, мертвых муравьев и шкурки коконов вместе с землей поблизости от входов.

Большое значение для выяснения почвообразующей деятельности муравьев имеют данные о том, насколько часто муравьи меняют место гнезда. Относительно *Formica* имеется только одна работа Шербы (Scherba, 1958), посвященная *F. ulkei*, однако эти данные мы не можем использовать, так как в Палеарктике не встречается ни одного близкого к *F. ulkei* вида.

Для выяснения этого вопроса мы провели несколько наблюдений. В 1956 г. в 519-м квартале Воронежского заповедника (сосновая монокультура 30 лет, на старопахоте) на площади около 40 га мы провели полный учет гнезд *Formica* s. str. и закартировали их. В 1961 г., по просьбе автора, там же провел учет Б. А. Смирнов. В 1963 г. мы снова проделали ту же работу. Доминирующим видом в этом участке был луговой муравей (*F. pratensis*). В 1956 г. здесь было 32 гнезда этого муравья, в 1961 г. — 20 и в 1963 г. — 22. С 1956 г. на их прежнем месте осталось только 4 гнезда (12,5%), а с 1961 — 15 гнезд (75%). Таким образом, ежегодно по различным причинам (перекочевывали или погибали) покидалось 10—20% муравейников.

В 1962 и 1963 гг. мы провели картирование 3 колоний и нескольких отдельных гнезд *F. rufa* и *F. polyctena* в смешанном лесу на суглинках в районе станции Жаворонки Московской области. В 1962 г. здесь было 19 гнезд, а в 1963 г. — 20. Но не изменилось положение только у 14 гнезд (75%). Проведя на основании этих данных элементарные подсчеты, можно прийти к выводу, что роль *Formica*, особенно рыжих лесных муравьев, в механическом перемешивании почвы невелика. Однако гнезда *Formica* в лесах могут служить очагами расселения ряда растений. Например, в Воронежском заповеднике мы наблюдали, что возобновление дуба в суборях идет главным образом по периферии муравейников рыжих лесных муравьев.

Почвообразующая деятельность других муравьев, например некоторых видов из родов *Lasius*, *Myrmica*, *Tetramorium* и других, очевидно, гораздо значительнее, так как плотность их в некоторых местах достигает

одного гнезда на 1 м<sup>2</sup>, и старые гнезда покидаются их населением, по-видимому, чаще, чем у *Formica* (Нефедов, 1930; Pontin, 1963; Oinonen, 1956).

Муравьи являются пионерами обнаженных склонов гор (Атанасов, 1952) и скал (Oinonen, 1956) и играют важную роль в их обрастании. Правда, роль *Formica* здесь незначительна. Первым из муравьев на скалах в южной Финляндии поселяется *F. rufibarbis* (Oinonen, l. c.).

В разложении древесины и превращении ее в почву муравьи играют важную роль. Б. М. Мамаев (1960) выделяет следующие стадии разрушения древесины: 1) церамбицидная, 2) люканидная, 3) формицидная и 4) люмбрицидная. На третьей стадии основную роль играют муравьи, главным образом виды из родов *Lasius*, *Camponotus*. *Formica* имеют меньшее значение. Из видов этого рода в разрушении древесины принимают участие *F. rufa*, *F. truncorum*, *F. fusca* (в конце формицидной стадии), *F. sanguinea* (в горных лесах Средней Азии), реже *F. aquilonia*, *F. lugubris* и *F. polycтена*.

Муравьи довольно строго приурочены к типу и влажности почвы (Атанасов, 1952; Бальц, 1915; Нефедов, 1930) и могут служить индикатором почвенных условий. Однако (во всяком случае для *Formica*) это вряд ли может найти практическое применение, так как растения являются лучшими индикаторами, а главное определить их гораздо легче, чем *Formica*.

## СТАЦИАЛЬНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ И МЕЖВИДОВЫЕ ОТНОШЕНИЯ

### 1. НЕКОТОРЫЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ СТАЦИАЛЬНОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ

При сравнительном рассмотрении стационального распределения *Formica* в разных природных зонах можно отметить, что ряд видов подчиняется «принципу смены стадий» (Бей-Биенко, 1920, по Бей-Биенко, 1961). Например, *F. lugubris* в Карелии обитает в смешанных лесах, а в Московской области — в сырых ельниках, *F. rufa* в Карелии — в светлых борах, в Московской области — в смешанных и еловых лесах, *F. cunicularia glauca* в Воронежском заповеднике — на полянах в сосновых лесах на песках, а в окрестностях Еревана — на заливных лугах, *F. fusca* в Карелии — только на полянах, в Московской области — на полянах, лугах и под пологом леса, а в Воронежском заповеднике — только под пологом леса. Однако можно найти и исключения из этого правила: *F. truncorum* обитает от Карелии до лесостепи преимущественно на полянах сосновых лесов<sup>1</sup>.

Каждый вид при продвижении с юга на север или в горах имеет климатические пределы и оптимальную зону обитания. Особенно хорошо это прослеживается в горах (Атанасов, 1953; Длусский, 1962). Паван (Pavan, 1959d) на примере вертикального распределения видов группы *F. rufa* в горах Италии наглядно показал, что с продвижением на юг пределы и оптимальная зона обитания поднимаются (рис. 72). Сходные данные были получены нами при сравнении вертикальной зональности муравьев Северо-Западного Тянь-Шаня (Таласский Алатау, заповедник «Аксу—Джабаглы»), Юго-Западного Тянь-Шаня (Чаткальский хребет, заповедник «Сары-Челек») и Алайского хребта — Гульча, перевал Талдык, Алайская долина (рис. 73).

В пределах каждой климатической зоны на распределение муравьев влияет ряд факторов, из которых главным является характер растительности (Westhoff, Westhoff de Jonkhere, 1942).

В распределении видов, не способных поддерживать постоянную температуру в гнездах, определяющим фактором является температурный режим почвы в разных стадиях. Показательны в этом отношении исследования Э. К. Гринфельда (1939) в заповеднике «Лес на Ворскле» Курской области. На основании данных этого автора нами составлена табл. 9, в которой сведены данные, относящиеся к трем видам *Serviformica*. Как уже отмечалось выше, температурный оптимум *F. cunicularia glauca*—20—32°,

<sup>1</sup> Об изменении смены стадий у географических подвидов см. главу II (рис. 11).

*F. cinerea imitans*—20—30°, а *F. fusca*—27—28°. Поэтому гнезда без земляных холмиков *F. cunicularia glauca* наиболее обильны в самом теплом участке, гнезда *F. cinerea*— в участке с более низким термическим режимом, а *F. fusca*— в наиболее холодном из этих участков. Постройка холмика позволяет *F. cunicularia* заселять и станции с более низким режимом температур.

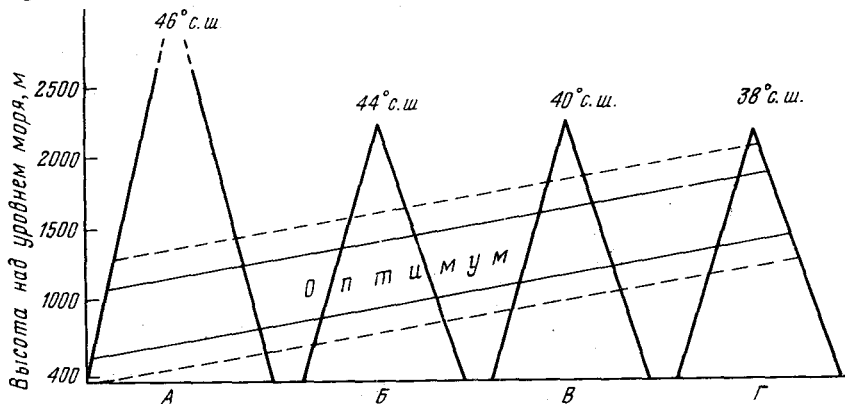


Рис. 72. Оптимальные зоны и верхняя и нижняя границы условий, подходящих для жизни рыжих лесных муравьев в горах Италии (Pavan, 1959d)

А — Альпы; Б — Северные Апеннины; В — Южные Апеннины; Г — Сицилия

Для видов, способных поддерживать в гнезде более или менее постоянную температуру, термический режим почв не играет большой роли (глава VII). Они, как правило, избегают лишь самых крайних условий: сухих полян или лесов с густым подлеском. На распределение этих видов влияет комплекс факторов, из которых определяющими являются возраст и тип

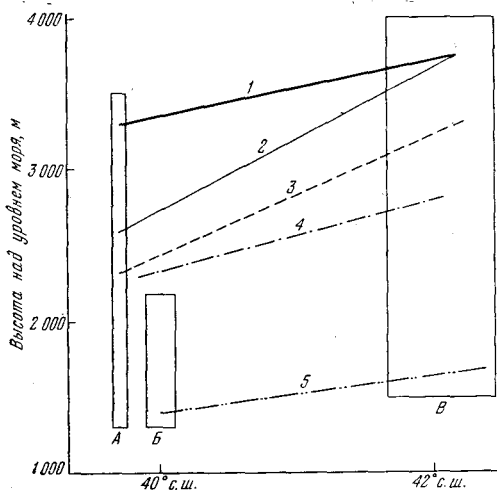


Рис. 73. Изменение вертикальной зональности *Formica* на разных хребтах гор Средней Азии

А — хр. Таласский Алатау (заповедник «Аксу-Джабагаль»); Б — Чаткальский хребет (Сары-Челекский заповедник); В — Алайский хребет; 1 — верхняя граница распространения муравьев; 2 — верхняя граница распространения *Formica*; 3 — граница, ниже которой встречаются более 1 вида *Formica*; 4 — верхняя граница распространения *F. truncorum*; 5 — нижняя граница распространения *F. fusca*

леса. В Средней полосе Европейской части СССР (Московская и Воронежская области), по полученным нами данным, смена видов происходит следующим образом: с образованием или восстановлением насаждений в них появляются *F. exsecta*, *F. truncorum*, *F. pratensis* и *F. cinerea*. Они живут в лесах до выхода их в средневозрастные. Средневозрастные и приспевающие насаждения заселяются новой группой видов: *F. rufa*, *F. polystena*, *F. aquilonia*, *F. lugubris*. Эти виды сопутствуют лесам до начала отмирания древостоя.

ТАБЛИЦА 9

Температурный режим почвы различных станций заповедника «Лес на Ворскле»  
и распределение *Serviformica*  
(Гринфельд, 1939)

Стация	Число гнезд на 300 м <sup>2</sup>				Максимальная температура (°С) в 13 час. за лето на глубине (в см)			
	<i>fusca</i>	<i>cinerea imitans</i>	<i>cunicularia glauca</i>		10	20	30	40
			без холмика	с холмиком				
Безлесный южный склон . . . . .	0	0	4	0	35	30	28	27
Пески с мелкой сосной . . . . .	0	4	0	0	32	30	26	26
Пески с крупной сосной . . . . .	1	35	0	0	26	25	22	24
Прогалины в дубовом лесу . . . . .	1	0	2	10	22	20	20	20
Молодой дубовый лес . . . . .	2	0	0	1	20	19	18	17
Высокоствольный дубовый лес . . . . .	1	0	0	0	20	—	19	—

ТАБЛИЦА 10

Изменение видового состава и сравнительная эффективность \* муравьев в разных типах и возрастных группах лесов Европейской части СССР

Тип леса	Район наблюдений (область)	Молодняки		Взрослые леса	
		вид	максимальная площадь территорий, га	вид	максимальная площадь территорий, га
Сухие боры	Воронежская, Белгородская	<i>cinerea</i>	Более 10***	<i>rufa</i> <i>pratensis</i> <i>cinerea</i>	0,05 0,05 0,05
	Московская, Владимирская	<i>cinerea</i>	3***	<i>polycytena</i>	0,5
Свежие боры	Московская, Владимирская	<i>truncorum</i>	0,25		
	Воронежская	Воронежская	<i>exsecta</i> <i>pratensis</i> <i>cinerea</i> **	0,3	<i>rufa</i> <i>polycytena</i>
0,15 0,4					
Еловые и смешанные насаждения на свежих и влажных почвах	Московская, Владимирская, Воронежская	<i>exsecta</i> <i>truncorum</i> <i>pratensis</i> **	0,3	<i>rufa</i> <i>pocycytena</i> <i>aquilonia</i> <i>lugubris</i>	0,8 2—3 1—2 1—2
			0,5		
			0,4		
Сосновые монокультуры на влажных почвах	Московская, Воронежская	<i>rufa</i> <i>pratensis</i> <i>rufa</i>	0,05	—	—
			0,05 0,05		

\* В качестве показателя эффективности взяты максимальные размеры территорий, на которых муравьи одного гнезда уничтожают вредителей; доминирующие виды выделены.

\*\* Вид в данных условиях встречается крайне редко.

\*\*\* Размеры территории указаны для колонии.

Смена видов происходит обычно путем постепенного вытеснения одних видов другими. В зависимости от типа леса смена видов происходит по-разному (табл. 10).

В разных типах и возрастных группах леса размеры семей муравьев, а следовательно, и площадь территорий (кормовых участков), т. е. в конечном счете роль в биоценозах, различны. В табл. 10 приведены максимальные территории гнезд различных видов в зависимости от типа леса в молодых и старых лесах.

*Formica* могут выживать, попадая в неподходящие для них условия, однако это отражается на состоянии семей. Так, *F. polystena* в условиях 50—70-летних смешанных насаждений образует колонии из десятков крупных гнезд до 3 м в диаметре. Территории гнезд достигают 2—3 га. Перевезенные нами в 1956 г. в 25-летнюю сосновую монокультуру Воронежского заповедника отводки не погибли, но находятся в угнетенном состоянии. За 6 лет, прошедших после переселения, они остались очень маленькими, ни разу не дали крылатых и территории их не превышают 0,4 га. Они до сих пор остаются одиночными. В то же время в 25-летних сосновых монокультурах *F. cinerea* находит оптимальные условия. Территории охоты ее колоний охватывают в этих насаждениях десятки гектаров.

Каждый вид муравьев имеет определенные оптимальные условия для добывания пищи, у *Formica* иногда отличающиеся от оптимальных условий гнездования. Так, например, для *F. cinerea* в Средней полосе Европейской части СССР для гнезд больше всего подходят хорошо прогреваемые, слабо задернованные (сомкнутость травяного покрова 0,5—0,7) участки, а для охоты эти муравьи предпочитают густые (сомкнутость крон 0,8—1) молодые сосняки, как правило, мертвопокровные. Такие же условия предпочитают для охоты *F. polystena*, хотя для гнездования этого вида они совершенно непригодны. Именно этим и объясняется хорошо известный факт, что муравьи чаще всего делают гнезда на границах двух стадий: опушки, края полян, дорог, просек (рис. 34). У рыжих лесных муравьев, и особенно у лугового муравья (*F. pratensis*), от гнезд часто отходят длинные дорожки, идущие в подходящий кормовой участок, с которых фуражиры почти не сходят (рис. 75, территория *F. pratensis*). Поэтому при неравномерности растительности вокруг гнезда и возможности выбора, границы кормовых участков совпадают с границами изменения растительности.

## 2. МЕЖВИДОВАЯ КОНКУРЕНЦИЯ

У муравьев конкуренция между видами, занимающими сходные экологические ниши, может протекать двумя способами. У видов средних размеров, не образующих многочисленных семей, наблюдаются устойчивые сообщества, изученные Понтиным (Pontin, 1961, 1963) для *Lasius niger*, *L. flavus* и Качмарекком (Kaczmarek, 1953) для *Lasius niger*, *Myrmica rubra*, *M. ruginodis*, *M. scabrinodis*, *M. schencki*, *M. rugulosa*, *Formica fusca*. Кормовые участки гнезд всех видов, входящих в такое сообщество, перекрываются. Основным стабилизирующим фактором в этом случае является наличие пищи. Как показал Понтин, количество крылатых половых особей, развивающихся в гнезде, прямо пропорционально площади кормового участка (а следовательно, количеству пищи).

Показательны опыты, поставленные этим автором. Он затравливал отдельные гнезда *L. niger* и наблюдал, какое влияние это окажет на продукцию молодых самок в соседних гнездах *L. niger* и *L. flavus*. В одном опыте соседние с затравленным гнезда *L. niger* увеличили продукцию самок, что в свою очередь вызвало снижение количества самок в окружающих их гнездах *L. flavus*. В другом случае, сравнивая численность самок обоих видов (весовое соотношение *niger*: *flavus*=1,47 : 1), он высчитал, что после

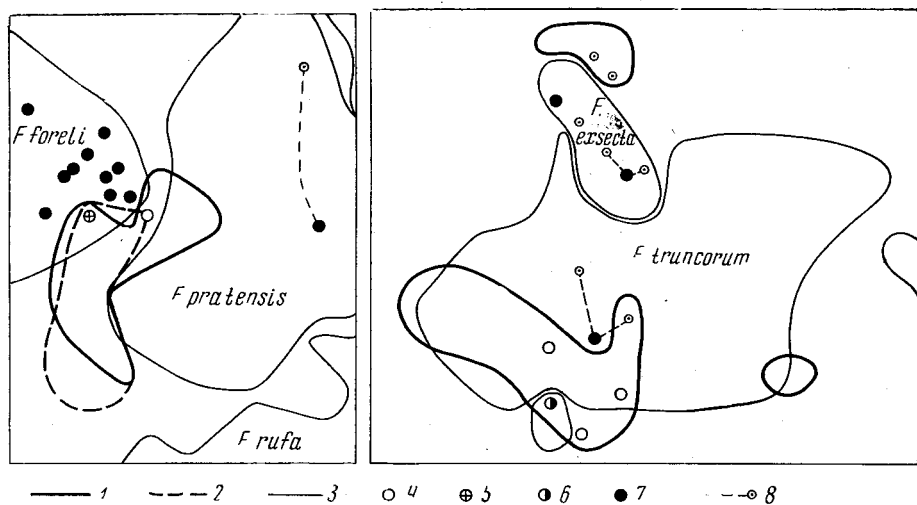


Рис. 74. Взаимное расположение кормовых участков разных видов *Formica* (изображены те же участки, что и на рис. 76, 77)

1—3 — границы кормовых участков: 1 — *F. fusca*, 2 — *F. rufibarbis*, 3 — других видов; 4—7—гнезда: 4— *F. fusca*, 5 — *F. rufibarbis*, 6 — *F. pressilabris*, 7 — других видов; 8 — тропы и деревья с тлями

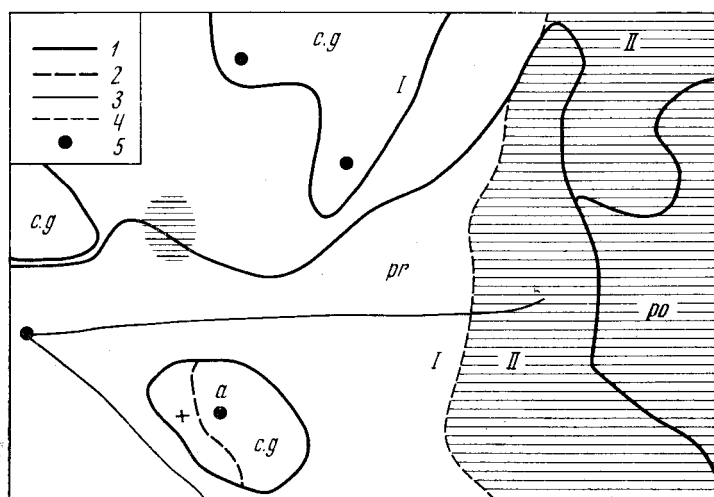


Рис. 75. План территорий *F. pratensis* (*pr.*), *F. polyctena* (*po*) и *F. cunicularia glauca* (*c. g*) (Воронежский заповедник, участок № 12)

1 — границы территорий; 2 — изменение границ после выкладки сахара (+); 3 — тропы; 4 — границы мелких растительных формаций; I — поляна, сомкнутость травяного покрова 0,7; II — участок леса из дуба и сосны 40 лет, сомкнутость крон 0,7; горизонтальная штриховка — кормовые участки *F. fusca*



затравливания гнезда *L. niger* из находящегося рядом гнезда *L. flavus* на следующий год должно было вылететь на 300 самок больше. Фактические результаты (286 самок) подтвердили теоретические расчеты. В одном из гнезд *L. niger* развивалось 48 самок в 1956 г., а в 1957 г. 107. В результате в соседнем гнезде *L. flavus* в 1957 г. было на 107 самок меньше (теоретическая цифра — около 90).

При более или менее постоянных условиях обитания сохраняется стабильность сообщества. Но по мере изменения среды состав сообщества меняется, и одни доминирующие виды сменяются другими. Такими факторами могут быть высота и густота травяного покрова (Pontin, 1963), сомкнутость крон деревьев или наличие крупных видов, таких, как рыжие лесные муравьи (Kaczmarek, 1953).

Из *Formica* наличие такого типа регуляции показано пока только для *F. fusca* (Kaczmarek, 1953). По нашим косвенным наблюдениям (отсутствие охраняемых территорий), так же ведут себя *F. cunicularia* и *F. sanguinea* (рис. 74).

Другой тип межвидовых отношений наблюдается у крупных видов, образующих большие семьи. Эти виды имеют систему охраняемых территорий. Элтон (1934) определяет территорию как систему, регулирующую численность у животных, не имеющих врагов или сравнительно гарантированных от них<sup>1</sup>. В пределы территории не допускаются особи конкурирующих семей другого или того же вида. Система территорий хорошо изучена у птиц и хищных млекопитающих.

У муравьев система территорий, в том смысле, как мы ее сейчас понимаем, впервые была описана Элтоном (С. Elton, 1932) для *F. rufa* (s. l.). Мы обнаружили территории у следующих видов: *F. rufa*, *F. polyctena*, *F. aquilonia*, *F. pratensis*, *F. truncorum*, *F. exsecta*, *F. foreli*, *F. forsslundi* и *F. cinerea* (s. str. и *imitans*) (Длусский, 1965а). Территория у муравьев, как и у других животных, по-видимому, совпадает с кормовым участком. Факторы, определяющие размеры кормового участка, мы рассматриваем в главе, посвященной питанию муравьев, а сейчас остановимся только на вопросах, касающихся конкуренции (рис. 75).

У представителей первой группы при наличии более или менее одинаковых условий границы кормового участка неопределенны и обычно представляют собой круг, радиусом которого является максимальное расстояние, на которое рабочие удаляются от гнезда. В зависимости от наличия пищи особи могут добывать ее в той или иной части кормового участка (Pickles, 1934, 1936; Kaczmarek, 1953; Pontin, 1961, 1963). У видов же, имеющих охраняемую территорию, границы ее бывают неправильной формы. Эта форма определяется, помимо характера растительности или наличия пищи, воздействием соседних гнезд конкурирующих видов (С. Elton, 1932; Длусский, 1965а). Наиболее сильные гнезда (при отсутствии влияния растительности) лежат более или менее в центре территорий (*F. truncorum* на рис. 77, *F. exsecta* на рис. 78). Если же гнездо слабое, то территория сильно сдвигается, и смежная граница двух видов проходит недалеко от этого гнезда (*F. foreli* на рис. 76, *F. rufa* на рис. 78).

Разные виды муравьев по-разному приспособлены к добыванию пищи в разных условиях (Forel, 1874). Поэтому зачастую границы территорий двух конкурирующих видов проходят по границам растительных формаций. Так, например, на участке № 4 (Приокско-террасный заповедник) граница *F. rufa* и *F. pratensis* проходила по границе редкого осинника (сомкнутость 0,2—0,3) с обильным травяным покровом (сомкнутость 0,9—1, высота 50—100 см), где охотились *F. pratensis*, и березняка с примесью сосны (сомкнутость 0,7) и с редким травяным покровом, где охотились *F.*

<sup>1</sup> У муравьев как единица конкуренции выступает не особь, а семья, которая у *Formica* s. str. действительно практически не имеет врагов.

*rufa*. В одних случаях эта граница была ближе к гнезду *pratensis*, в других — к *rufa* (рис. 76). Таким образом, разные виды оказываются более конкурентноспособными в разных растительных формациях.

При изучении территорий муравьев мы обнаружили любопытное явление. У некоторых изученных видов (*F. rufa*, *F. polystena*, *F. truncorum*, *F. exsecta*) рабочие относят остатки (точнее, один хитин) съеденных насекомых на границу территории и там выбрасывают. При этом рабочий движется прямо, доходит до границы, оставляет пошу и так же по прямой возвращается в гнездо. Это показывает, что муравьи каким-то образом (скорее всего по запаху) чувствуют границу территории. Точно так же рабочий, зашедший на чужую территорию, пройдя несколько сантиметров, поворачивает обратно, даже в том случае, если не встречает особей другого вида. Так, например, в течение шести дней в начале августа в Воронежском заповеднике мы проводили наблюдения на участке границы длиной около 3 м между гнездами *F. rufa* и *F. exsecta*. В каждый из дней наблюдения мы могли с точностью до 5 см провести линию, за пределы которой муравьи одного вида не переходят. Лишь очень редко (не более 3 раз в течение часа на участке 1 м) отдельные рабочие заходили на расстояние до 10 см и еще реже — (менее 1 раза) на расстояние до 20 см, хотя на этом участке в пограничной полосе шириной 50 см в середине дня постоянно находилось 35—50 рабочих. Исключением являлся случай, о котором будет сказано ниже.

Во всех случаях, которые мы наблюдали, на границе территорий двух видов плотность особей выше, чем в тех участках, где территории не граничат с территориями других видов. Так, например, как уже говорилось выше, на границе территорий *F. rufa* и *F. exsecta* на площадке 0,5 м<sup>2</sup> в середине дня мы насчитывали одновременно от 35 до 50 рабочих. В то же время на северных участках границы гнезда *F. exsecta* на каждой из 10 площадок такого же размера находилось не более 10 рабочих и лишь в одном случае, когда на краю территории росла рябина, посещаемая этими муравьями из-за тлей, их было много. Когда мы определяли при помощи ловушек распределение особей на территории гнезда *F. truncorum* (участок № 6) в Приокско-террасном заповеднике, оказалось, что за сутки в одну ловушку на границе с территориями других видов попадалось в среднем  $7,3 \pm 1,6$  особей ( $n = 7$ ), тогда как на других участках границы эта величина равнялась  $3,1 \pm 0,7$  ( $n = 8$ ).

Биологический смысл этого явления, по-видимому, в том, что муравьи при малейшей опасности могут быстро собраться вместе для отражения «соседей».

Выкладывая на границе двух территорий кусочки сахара (участок № 10), мы заставляли рабочих *F. exsecta* проникать на территорию *F. rufa*. В течение 20—30 мин. после того, как «разведчики» обнаружили сахар недалеко от границы на территории *F. rufa*, около 50 рабочих *F. exsecta*, собравшись вместе, двинулись к нему. При этом особи *F. rufa*, попавшие в эту массу, уничтожались. Когда же *F. exsecta* достигли сахара, и установилась новая граница, рабочие вновь рассеялись. Тогда в свою очередь собралась группа рабочих *F. rufa* и таким же образом двигалась к сахару и уничтожала попадавшихся рабочих *F. exsecta*. Через 15 мин. была установлена новая граница.

Территория у всех указанных видов *Formica* охраняется только от тех видов, которые сами имеют территории. Охотничьи участки *F. fusca* (рис. 74), *F. rufibarbis*, *F. cunicularia*, *Camponotus vagus*, *Lasius*, *Myrmica* накладываются на территории этих видов. В одном случае мы наблюдали как *F. truncorum* и *F. fusca* посещали колонии тлей на одной и той же сосне, правда, на разных ветках. Поведение *F. fusca* также отличается от поведения видов, имеющих охраняемые территории. Рабочие последних, как мы наблюдали неоднократно на границе *F. rufa* и *F. exsecta*, встреча-

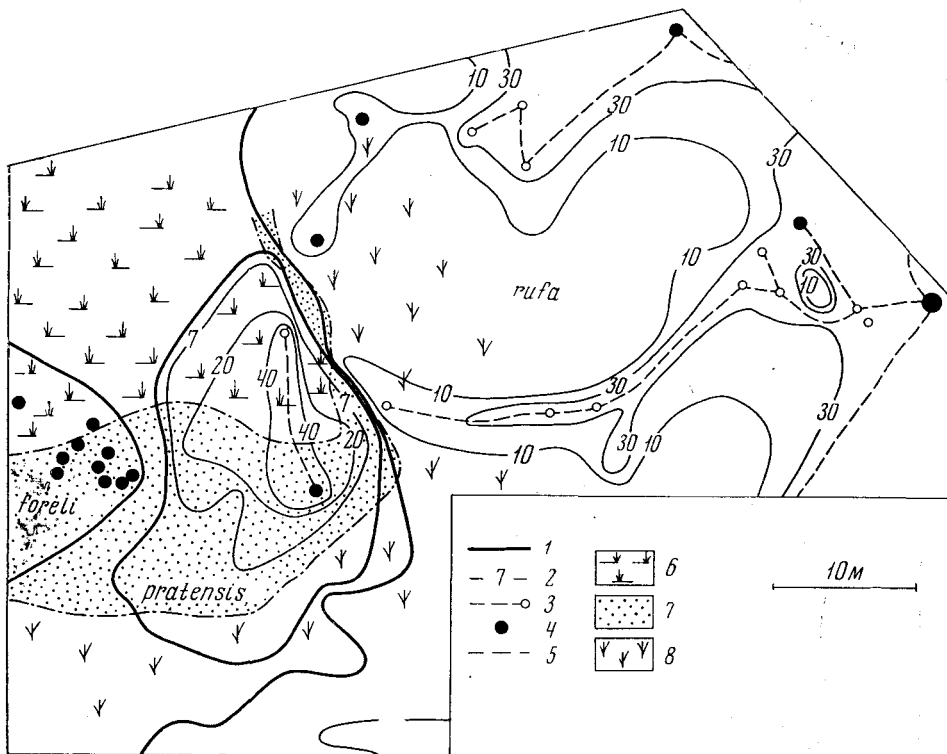


Рис. 76. План территорий *F. pratensis*, *F. rufa* и *F. foreli*  
(Приокско-террасный заповедник, участок № 4)

1 — границы территорий; 2 — изолинии, соединяющие ловушки с одинаковым количеством муравьев в сутки; 3 — тропы к деревьям с тлями; 4 — гнезда; 5 — границы мелких растительных формаций; 6 — высокое разнотравье (сомкнутость травяного покрова 1,0) с редкими осинами; 7 — березовый лес (сомкнутость крон 0,7, сомкнутость травяного покрова 0,7); 8 — березовый лес с примесью сосны (сомкнутость крон 0,7, сомкнутость травяного покрова 0,5)

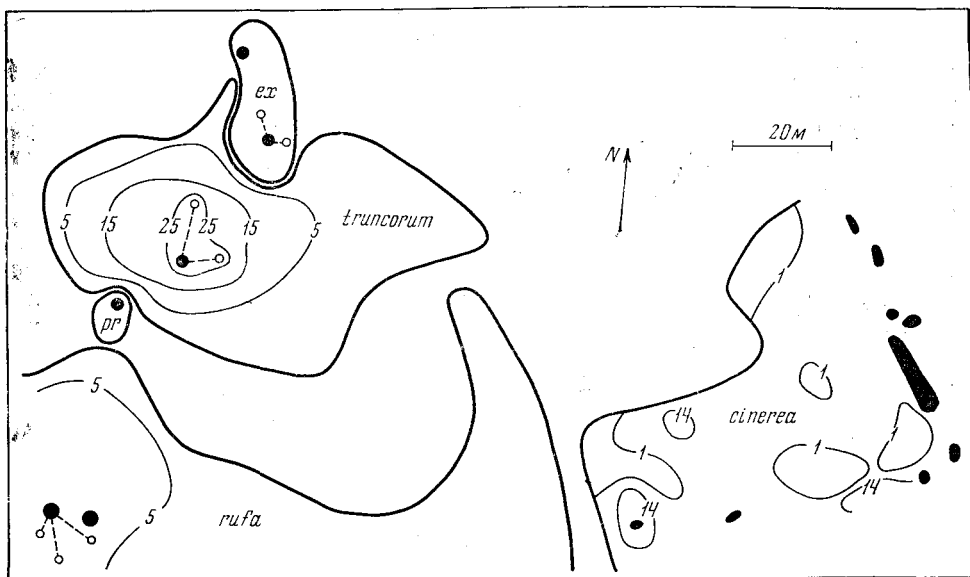


Рис. 77. План территорий *F. truncorum*, *F. exsecta* (*ex*), *F. rufa*, *F. cinerea* s. str., *F. pressilabris* (*pr*)  
Приокско-террасный заповедник, участки № 2, 6)

Обозначения те же, что на рис. 76

ясь с рабочими чужих видов, сразу же принимают угрожающую позу, а *F. fusca* — сразу же убегают.

В тех случаях, когда имеется не гнездо, а колония из нескольких гнезд, охраняется территория всей колонии (Мариковский, 1962а). По-видимому, каждое гнездо имеет в пределах этой территории кормовой участок. Но, с другой стороны, несомненно, что данная территория может обеспечить пищей только определенное количество семей. Каким образом происходит эта регуляция — неизвестно.

Насколько границы территории постоянны во времени, пока неясно. Имеются многочисленные данные о том, что рыжие лесные муравьи многие годы используют для разведения тлей одни и те же деревья (Кауцис, 1956). С другой стороны, определение границ территории гнезда *F. exsecta*, проведенные нами 2 и 8. VIII 1962 г. в Воронежском заповеднике, показало, что границы в эти два дня несколько различались (рис. 78).

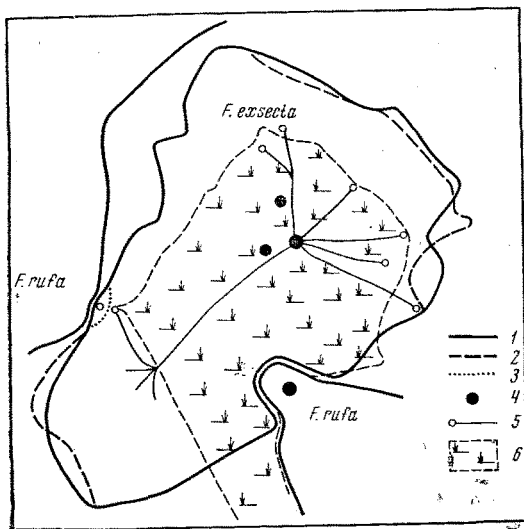


Рис. 78. План территорий *F. exsecta* и *F. rufa* (Воронежский заповедник, участок № 10)

1 — границы территорий на 8.VIII. 1962 г.; 2 — граница территории *F. exsecta* на 2.VIII; 3 — граница территорий на 2.VIII на участке, где выкладывался сахар; 4 — гнезда; 5 — тропы к деревьям с тлями; 6 — поляна

Двенадцатичасовые наблюдения на границе гнезд *F. exsecta* и *F. polystena*, расположенных на расстоянии 4 м друг от друга (Воронежский заповедник), показали, что в полдень (температура 25—27°) происходил сдвиг границы в сторону гнезда *F. polystena*. После того как температура почвы упала ниже 20°, граница установилась там же, где была утром. Колебания в некоторых местах достигали 20 см. Эту разницу можно считать достоверной, так как визуально всегда можно определить границу с точностью до 5 см.

Установление границ территорий происходит ежегодно после весеннего пробуждения муравьев. В условиях Подмосковья, по нашим наблюдениям, это происходит с середины апреля до конца мая — начала июня. При этом на границах территорий гнезд разных видов постоянно можно наблюдать «бои» между муравьями, ведущие к гибели значительного количества особей обоих муравейников. К середине июля устанавливаются более или менее постоянные границы, и «столкновений» между особями разных видов, как правило, не наблюдается.

## ПИТАНИЕ МУРАВЬЕВ РОДА *FORMICA* И ИХ РОЛЬ В БИОЦЕНОЗАХ КАК РЕГУЛЯТОРОВ ЧИСЛЕННОСТИ ВРЕДНЫХ НАСЕКОМЫХ

### 1. СОСТАВ ПИЩИ *FORMICA* И ДИНАМИКА ПИТАНИЯ

Все виды рода *Formica* имеют смешанное питание. Рацион взрослых особей составляют в основном углеводы, а личинок — белки. Но даже для поддержания постоянного количества особей в гнезде при отсутствии хищников, поедающих рабочих муравьев в природе, все же необходимо постоянное количество белковой пищи. Канадский мирмеколог Эйр (Ayre, 1960) провел следующий опыт: в каждый из 8 формикариев было помещено по 3000 рабочих и «царица» *F. polyctena*, взятых из одного гнезда. Все экспериментальные семьи содержались при температуре 26—28° и получали одинаковое (избыточное) количество углеводной пищи (100 г меда на 100 мл воды), но различное количество белковой (0,50, 100, 200, 400, 800, 1600 мг личинок мух в сутки). Через 5 месяцев было подсчитано количество особей в каждой из экспериментальных семей. Результаты этого интересного опыта изображены на рис. 79. В гнезде, не получавшем белковой пищи, население уменьшилось почти вдвое, а в гнезде, получавшем 1600 мг в сутки, — увеличилось вдвое. Количество особей остается постоянным, если семья будет получать около 220 мг личинок, т. е.  $7,3 \cdot 10^{-5}$  г на особь в сутки. Сходные данные были получены, независимо от Эйра, Ланге (Lange, 1960c). Естественно, что в полевые условия эти данные можно переносить лишь как минимальные, так как в опытах не учитывается количество пищи, необходимое для выведения половых особей и пополнения естественного отпада.

Количественное соотношение различных пищевых компонентов у рыжих лесных муравьев зависит от местных условий, состояния гнезда и вида муравьев и меняется в течение сезона. Так, например, Г. А. Милованова (1963) наблюдала у *F. polyctena* в Приокско-террасном заповеднике следующую смену: весной эти му-

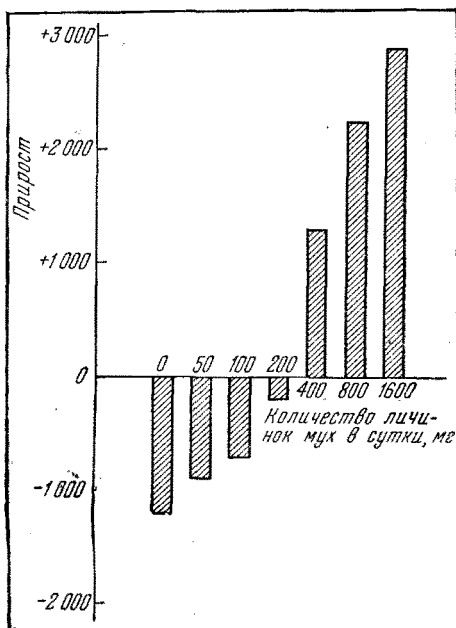


Рис. 79. Изменения в количестве населения семей *F. polyctena* из 3000 рабочих и самки при кормлении в течение 5 месяцев различным количеством белковой пищи (Ayre, 1960)

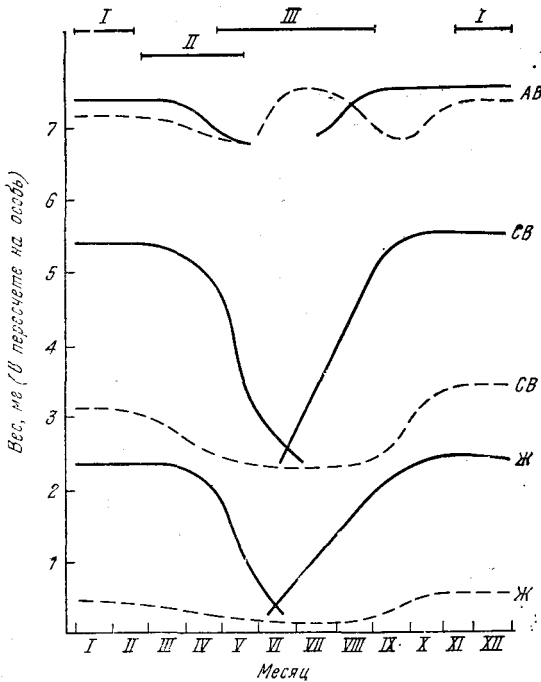


Рис. 80. Сезонные изменения абсолютного и сухого веса и содержания жира у рабочих *F. polyctena* (Kirchner, 1934)

АВ — абсолютный вес; СВ — сухой вес; Ж — содержание жира; I — зимовка; II — выведение половых особей; III — выведение рабочих; сплошная линия — молодые рабочие; пунктирная линия — старые рабочие

шого количества личинок старших возрастов количество уносимых в гнездо личинок мух увеличивается, а после их исчезновения — уменьшается.

Данные, полученные Кирхнером (Kirchner, 1961, 1964), свидетельствуют о том, что абсолютный вес рабочих муравьев *F. rufa*, *F. polyctena*, *F. pratensis* и *F. exsecta* значительно уменьшается в течение 4 недель после зимнего покоя, в начале лета увеличивается, уменьшается в конце лета и резко возрастает осенью, после окончания выведения молоди (рис. 80). Сухой вес уменьшается весной, остается постоянным в течение лета и снова повышается осенью. Количество (абсолютное и относительное) жира сильно уменьшается весной, достигает минимума летом и снова возрастает осенью. У молодых рабочих как абсолютный вес, так и содержание жира выше. Это указывает на то, что именно они воспитывают молодь в гнезде (глава V).

Исходя из изложенных выше фактов, а также данных о динамике выведения молоди в гнезде (глава V), можно построить следующую схему: весной, после выхода из зимовки, рыжие лесные муравьи начинают воспитывать половых особей. При этом они расходуют в основном запасы, накопленные ими осенью. Другие насекомые в это время малоактивны, а тли еще не образуют колоний. Потери в весе лишь немного восполняются за счет питания соком деревьев. Сразу же после вылета крылатых в гнездах начинается массовое выведение рабочих, которое продолжается первую половину лета. Поэтому в этот период муравьи главным образом добывают пищу для личинок, т. е. охотятся на различных мелких беспозвоночных. Колонии тлей в начале лета еще невелики, и поэтому значительную роль в питании взрослых муравьев играют эласмосомы семян (Oekland, 1932).

равьи питаются в основном березовым соком, в конце весны и в первой половине лета основу их пищи составляют насекомые, а со второй половины лета и до ухода на зимовку эти муравьи питаются в основном падью тлей. Сходную закономерность наблюдал Эйр (Ayre, 1957) у *F. subnitens* Creight. в Канаде. Вообще переход от преимущественно белкового питания к углеводному во второй половине лета, по-видимому, вообще характерен для этих муравьев.

Эти наблюдения согласуются с экспериментальными данными. Так, Ланге (Lange, 1962) показал, что даже в экспериментальных условиях, при наличии постоянного количества пищи (личинки *Musca domestica*), у *F. rufa* и *F. polyctena* существует ритмика охотничьей активности в течение длительных периодов времени. Эти фазы активности связаны с фазами выведения молоди. Во время появления в гнездах больш

К началу осени выведение молоди в гнездах в основном заканчивается и одновременно сильно разрастаются колонии тлей. В это время муравьи питаются в основном углеводами, которые перерабатываются ими в жировое тело, используемое затем при выведении весеннего поколения крылатых.

Накоплено уже много данных о составе пищи *Formica* и соотношении ее различных компонентов. Однако в результате неточностей при определении муравьев большинство этих данных не может быть использовано.

Приведем некоторые литературные данные о количестве пищи, потребляемой одной семьей рыжего лесного муравья, не уточняя, однако, видового определения.

Велленштайн (Wellenstein, 1959, 1955) на основе 25-летних наблюдений дает следующие средние цифры: активность рыжих лесных муравьев начинается в Средней Европе в конце марта и кончается в октябре. За это время одна средняя семья собирает 3—8 млн. насекомых, 200 л углеводов (преимущественно в виде пади тлей) и 40—60 тыс. семян. Среднее весовое соотношение различных компонентов: 62% — падь, 33% — насекомые и другие беспозвоночные, 4,5% — сок растений, 0,3% грибы и падаль и 0,2% — семена.

Холт (Holt, 1955) вычислил, что в июле средняя продолжительность фуражировочной экспедиции рабочего составляет около 2 час. Исходя из этого времени и количества рабочих, покинувших гнездо, автор установил, что вне гнезда работает около 70 тыс. фуражиров, весящих около 700 г. За 14 час. активности они приносят 820 г пищи, 44% которой составляет падь. Каждый рабочий, таким образом, приносит за сутки добычу, превышающую его собственный вес.

По данным большинства авторов, рабочие одного гнезда рыжего лесного муравья приносят в гнездо в течение суток 20—100 тыс. убитых насекомых (Forel, 1874; Eidmann, 1930; Б. А. Смирнов, 1962а, б, 1963), но это, видимо, максимальные цифры.

Результаты исследований Экланда (Oekland, 1932) не согласуются с изложенным выше. По-видимому, это объясняется тем, что он имел дело не с рыжими лесными муравьями, а с луговыми муравьями (*F. pratensis*). 100 тыс. рабочих, приходящих в гнездо в течение 20 час, собирают 50—60 г пади и только 2,5 г (сухой вес) белковой пищи. В течение первой половины лета эти муравьи приносят около 3000 семян.

Относительное и абсолютное количество пади в питании разных видов муравьев различно. У *F. pratensis* она является основным компонентом, а насекомых они уничтожают мало (Gösswald, 1941с и др.). *F. rufa* (средняя и большая расы рыжего лесного муравья) добывают сравнительно больше насекомых. Наиболее активным хищником является *F. polyclena* (Gösswald, 1941b, с, 1944, 1954b и др.). Одна семья *F. rufa* собирает в течение года 450—500 кг пади, или 90—100 кг сахара, а *F. polyclena* (малая раса) — 290—320 кг или 60—65 кг сахара (Zoebelin, 1956).

Количество пищи, которую муравьи добывают в течение суток, в большой степени зависит от их активности. На суточную активность «фуражиров» влияют многие факторы (температура воздуха и почвы, влажность, осадки, освещенность и т. д.), но определяющим фактором в наших условиях является температура (Wellenstein, 1954а, 1957а; Schwenke, 1957; R. Huber, 1961). Температура влияет на активность муравьев двояко. С одной стороны, скорость движения рабочих находится в прямой зависимости от температуры воздуха (Strudza, 1935; Stumper, 1922а; Ayre, 1958b; Holt, 1955), и поэтому при понижении температуры продолжительность экспедиции каждого «фуражира» увеличивается, а следовательно, производительность падает (Holt, l. с.). С другой стороны, в зависимости от температуры из гнезда выходит на фуражировку различное количество рабочих.

Вопрос о том, существует ли у муравьев эндогенный ритм активности, до сих пор остается открытым. Имеются косвенные доказательства о наличии такого ритма у муравьев-листорезов (*Atta*) (Hodgson, 1955). В то же время у *Iridomyrmex humilis* и *Crematogaster scutellaris* (Мак Клускей, Солье, по Wilson, 1963с) фуражировка экзогенно определяется температурой. В отношении *Formica* большинство авторов считает, что ритм активности этих муравьев определяется климатическими факторами (Bruns, 1945a; Dobrzanski, 1956; Reichle, 1943).

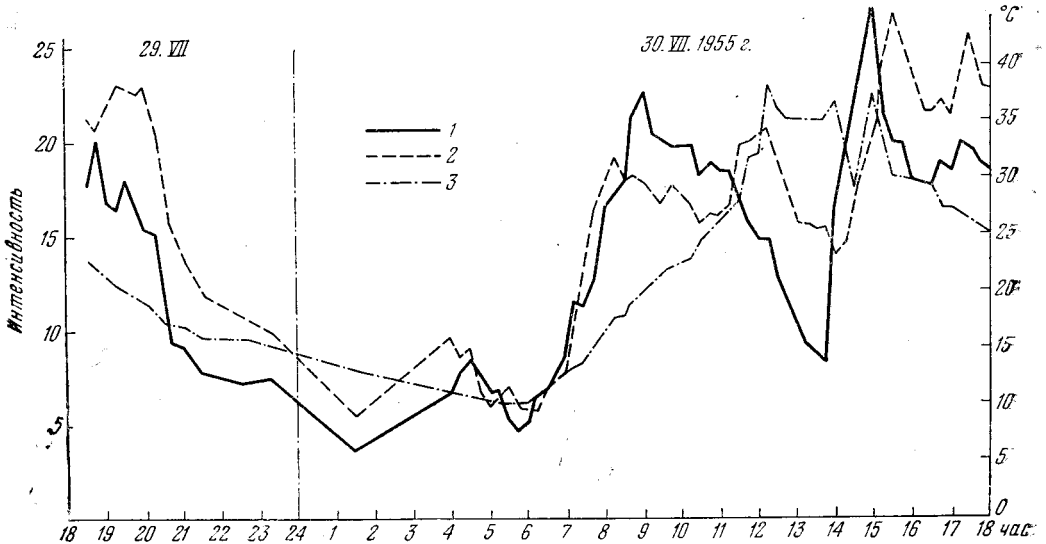


Рис. 81. График суточной активности *F. pratensis* (Воронежский заповедник, 29 — 30.VII 1955 г.)

1 — интенсивность ухода; 2 — интенсивность прихода; 3 — температура на поверхности купола

29 и 30 мая 1965 г. в Воронежском заповеднике автор провел суточный учет активности рабочих гнезда *F. pratensis*, расположенного на поляне 40-летнего сосняка-зеленомошника.

Методика наблюдений была следующей. На расстоянии 1,5 м от муравейника на одной из дорожек наносилась контрольная линия и отмечалось количество муравьев, проходящих через нее в течение 3 мин. к муравейнику и от него. Количество муравьев, прошедших через контрольную линию за одну минуту от муравейника, мы обозначили как интенсивность ухода, к муравейнику — как интенсивность прихода, количество муравьев с добычей — как интенсивность охоты. Одновременно отмечалась температура на поверхности муравейника и температура воздуха в тени. Измерения проводились через каждые 15 мин., а затем была сделана обработка данных методом скользящей кривой на 5 точек.

График суточной активности приводится на рис. 81. Из этого графика можно сделать следующие выводы:

1. В первую половину дня интенсивность ухода выше интенсивности прихода, во вторую половину дня — соотношения обратные, причем перед заходом солнца интенсивность прихода особенно повышается.

2. Оптимальная температура лежит около  $+20^{\circ}$ , и дальнейшее повышение температуры действует угнетающе, в результате чего в середине дня наблюдается спад активности.

3. Интенсивность ухода гораздо сильнее зависит от колебания температуры поверхности гнезда, чем интенсивность прихода.



4. Хотя интенсивность прихода гораздо выше в вечерние часы, интенсивность охоты выше утром и днем (10—12 час.).

Сопоставление интенсивности прихода и охоты показывает, что в течение утреннего пика активности добычу несет постоянное число муравьев (около 24%), а во время вечернего пика наблюдается большой разброс. По-видимому, это связано с тем, что во второй половине дня в гнездо возвращается много «пустых» рабочих и количество рабочих с пищей определяется случайными причинами.

Относительно *F. rufa* и *F. polyclena* большинство авторов также приходит к выводу, что оптимальная температура фуражировки лежит около 20°, и в жаркие дни в середине дня наблюдается спад активности (Wellenstein, 1953; Otto, 1962). В теплые ночи муравьи также могут быть активны (Wellenstein, 1957a).

Оптимальные температуры могут варьировать даже для одного гнезда в зависимости от условий, но во всех случаях фуражировку муравьи начинают при температуре не ниже 7—10°.

Так как муравьи нападают преимущественно на движущихся насекомых, наиболее интенсивно они охотятся на тех насекомых, температурный оптимум которых лежит также около 20°, и активных в первую половину дня.

## 2. КОРМОВОЙ УЧАСТОК

Кормовым участком называется территория, на которой добывают пищу особи одного гнезда. У ряда видов, как уже отмечалось выше, эта территория охраняется, и в таком случае форма ее обусловлена конкуренцией других видов.

Размеры кормового участка зависят от размеров семьи, количества пищи и ее размещения.

Известно (Forel, 1874; Bruns, 1954), что у крупных гнезд кормовые участки больше, чем у мелких. Мы также наблюдали этот факт, но так бывает далеко не всегда. Например, в сосновых монокультурах 35-летнего возраста рабочие гнезд *F. pratensis* диаметром до 70 см (т. е. средние гнезда) посещают обычно только одно дерево. Выше уже отмечалось, что размер гнездового холмика мало зависит от размеров семьи.

В разных биоценозах количество пищи муравьев различно. Поэтому для существования одинаковых семей в разных биоценозах их территории должны быть различны. Однако данных, подтверждающих это положение, пока крайне мало. Известно только, что при массовом размножении вредителей (т. е. резком увеличении количества пищи) кормовые участки рыжих лесных муравьев как бы сжимаются. Так, во время массового размножения сосновой пяденицы в Германии в 1928—1933 гг. Берндт (Berndt, 1933, 1934) обнаружил, что рыжие лесные муравьи вначале уничтожали гусениц только в радиусе до 18 м от гнезд. Лишь после этого радиус охоты был расширен до 32 м.

В очагах дубовой листовертки форма кормового участка меняется и перестраивается в направлении наиболее сильно поврежденных деревьев (Gösswald, Kloft, 1956a; Gösswald, 1962b). При этом старые тропы забрасываются, появляются новые. Мы наблюдали в 1956 г. в Воронежском заповеднике, как во время массового размножения мух-толстоножек (*Bibio rotomae*) на сырых участках, к этим местам протянулись временные дорожки от гнезд *F. rufa*. В течение сезона система дорожек у рыжих лесных муравьев может меняться также в связи с тем, что в разное время муравьи собирают падь разных видов тлей (Müller, 1960).

Если проанализировать распределение муравьев на кормовом участке, то можно заметить, что имеется два его типа. У одних муравьев, таких, как *Formica* s. str. или некоторые *Coptoformica* (*F. exsecta*, *F. forsslundi*), имеются

отходящие от гнезд тропы, или муравьиные дорожки, достигающие иной раз 200 м. У одних видов, как, например, *F. pratensis*, эти дорожки очищены от растительности, углублены, а иногда даже частично прикрыты сверху «крышей» и используются в течение многих лет<sup>1</sup>, а у других, например, у *F. polystena*, они видны не столь четко и имеют более временный характер. Фуражиры расходятся и сходятся по этим тропам. Плотность особей на кормовом участке падает с удалением от гнезда, но на дорожках она, естественно, выше, чем на том же расстоянии вдали от дорожек (рис. 76, 77). Поэтому близость дорожек сказывается на изменении плотности (Holt, 1955; Длусский, 1965а).

Опыты с мечением муравьев показали, что у *F. rufa* (s. l.), *F. pratensis* и *F. truncorum* одни и те же дорожки постоянно используют одни и те же группы муравьев (Oekland, 1932; Kiil, 1934; Dobrzanska, 1958; Otto, 1958). Больше того, как показала Добржанская (l. c.), каждый небольшой участок территории использует определенная, постоянная в течение длительного времени, группа особей. Обмен информацией о наличии пищи развит у этих муравьев слабо.

Другие муравьи (*Serviformica*, *F. sanguinea*) не имеют четких дорожек, и фуражиры их расходятся от гнезда во все стороны. Исключение представляет *F. cinerea*, но длина дорожек у этого вида не превышает, по нашим наблюдениям, 10 м и дорожки ведут только к ближайшим деревьям с тлями. При изучении распределения особей на кормовом участке при помощи ловушек у *F. rufibarbis*, *F. cinerea*, *F. cunicularia* и *F. sanguinea* мы не обнаружили зависимости между количеством особей и расстоянием от гнезда. Распределение имеет пятнистый характер (например, территория *F. cinerea* на рис. 77).

В то же время у *F. sanguinea*, *Lasius niger*, *Myrmica scabrinodis*, *Tetramorium caespitum*, *Leptothorax acervorum* Добржанская (Dobrzanska, 1958) не обнаружила особей, которые бы постоянно посещали один и тот же участок. Исключение представляли лишь «фуражиры», собирающие выделения тлей у первых двух видов. *M. scabrinodis*, *T. caespitum*, *L. acervorum* обладали более высокой системой обмена информацией о нахождении пищи.

Таким образом, имеется два типа использования кормового участка: 1) расчленение кормового участка на небольшие зоны, обслуживаемые постоянной группой фуражиров, и 2) отыскивание добычи отдельными особями и последующий обмен информацией. Второй тип пока не может считаться окончательно доказанным для *Formica*.

### 3. РЕАКТИВНОСТЬ МУРАВЬЕВ НА ПИЩУ

Очень важной особенностью питания муравьев является их реактивность, или способность переключаться на питание наиболее массовым видом добычи (Bruns, 1954а-с; Длусский, 1958). Эта способность не является особенностью одних муравьев. Хорошо известно поведение пчел во время медосбора, переключающихся на массовые виды медоносов. Наездники и другие насекомые, кормящиеся на цветах, также выбирают наиболее массовые виды растений-медоносов.

Приведем несколько примеров. Брунс (Bruns, 1954а-с), изучая поведение *F. rufa* (s. l.) в очагах елового пилильщика, показал, что через 1—2 недели после начала вспышки массового размножения личинки этого насекомого составляли 90% в добыче муравьев. В это же время было отмечено снижение плотности зимующих коконов в подстилке по мере приближения к гнездам. В латентной фазе очага такая зависимость не была

<sup>1</sup> У одного гнезда *F. pratensis* в районе станции Омутница Владимирской области, по моим наблюдениям, одни и те же дорожки использовались в течение не менее 10 лет (с 1953 по 1963 г.).

обнаружена (Bruns 1958). Б. С. Щербаков (1939, 1953) наблюдал, как в окрестностях Малого Ярославца Московской области во время вспышки массового размножения соснового пилильщика рыжие лесные муравьи питались в основном этим вредителем. Когда через несколько лет в этом же месте началось размножение сосновой совки, те же муравьи переключались на питание совкой.

В мае 1956 г. мне удалось наблюдать поведение *F. rufa* в условиях массового размножения *Bibio rotunae*. При сравнении численности различных видов насекомых на охотничьей территории, установленной по материалам кошени сачком, и состава пищи муравьев было обнаружено, что в составе пищи *Bibio* достигают 86%, в то время как на охотничьей территории они составляли всего 7% от общего количества насекомых. Но это значительно больше, чем количество любых других насекомых, которые составляли доли процента (1—2 экз.). Исключение составляют насекомые, которых муравьи не едят или едят очень неохотно: очень мелкие виды, личинки Chrysomelidae и самки *Aedes*.

Можно было бы думать, что *Bibio* — наиболее подходящая для муравьев пища, так как это крупные, плохо летающие насекомые. При сравнении состава пищи муравьев из других муравейников в разное время выясняется, однако, что вес насекомых, вылавливаемых муравьями в наибольшем количестве, различен. В муравейниках *F. rufa*, расположенных в сосновом лесу, основную массу насекомых в питании составляли самцы *Lasius* (2,3—2,6 мг) и куколки, а также личинки последних возрастов *Myrmica* (2 мг). Большое количество самцов *Lasius* объясняется тем, что в это время происходил вылет половых особей этих мелких муравьев. Значительное количество куколок и личинок *Myrmica* связано с тем, что в день наблюдения была теплая влажная погода (температура +19°, влажность 50%, облачность 10%), а в такую погоду *Myrmica* строят надземные башенки, в которых на своеобразных «стеллажах» раскладывают личинок и куколок. Очевидно, рабочие рыжего лесного муравья разрушали эти постройки и доставляли молодь.

Исследования И. Х. Шаровой (1963) также показали, что в течение сезона в разное время в пище муравьев преобладают наиболее массовые группы насекомых.

При использовании тлей муравьи также выбирают наиболее продуктивный в данный момент вид (Müller, 1960).

Как показали опыты М. С. Малышевой (1963а) с высадкой гусениц соснового шелкопряда на ветки деревьев вблизи от муравейников *F. polystena*, при повторной посадке гусеницы уничтожаются быстрее. При посадке 50 гусениц на дерево, где уже ранее охотились муравьи, все гусеницы были уничтожены через 6 час. 50 гусениц, высаженных на другое дерево, которые муравьи посещали из-за тлей, были уничтожены лишь через 2 суток. Когда же посадка была произведена на дерево, которое муравьи не посещали вообще (опыт производился после авиаопыливания, когда погибли старые фуражиры), уничтожение гусениц началось лишь на следующий день и длилось около недели. Во всех опытах деревья находились на расстоянии 10 м от гнезд. Чем больше гусениц было высажено на ветку, тем большее число их (основная масса) ликвидируется в первое время охоты (Малышева, 1963а). Полученные данные согласуются с характером использования территории у этих муравьев.

При отсутствии массового размножения, *F. rufa* и *F. pratensis* охотятся преимущественно на тех деревьях, которые они посещают ради выделений тлей (Schwenke, 1957). С этим согласуются данные, полученные М. С. Малышевой (1963а), которая выставляла у основания стволов деревьев кормушки с раствором сахара и меда на разном расстоянии от муравейника *F. polystena* и высаживала гусениц соснового шелкопряда на деревья, где были тли или была кормушка, или, наконец, где не было

ТАБЛИЦА 11

Влияние сладкой кормушки и наличия тлей на уничтожение муравьями *Formica polyctena* гусениц соснового шелкопряда III возраста  
(Малышева, 1963а)

Расстояние от гнезда, м	Наличие кормушки	Наличие тлей	Число гусениц на ветке			Унесено гусениц за сутки, %
			11.VIII 1961 г.		12.VIII 1961 г.	
			11 час.	16 час.	9 час.	
5	—	+	50	1	0	100
5	+	—	50	2	0	100
10	—	+	50	29	3	94
10	+	—	50	3	0	100
50	—	—	50	50	50	0
50	+	—	50	16	0	100
50	2,5 м от кормушки	—	50	26	0	100

ни тлей, ни кормушки. Данные этих опытов (табл. 11) показывают, что присутствие тлей или наличие сладкой приманки повышает эффективность уничтожения гусениц.

Во время массового размножения вредителей присутствие тлей на деревьях не имеет значения (Gösswald, Kloft, 1956a).

#### 4. ОБНАРУЖЕНИЕ ПИЩИ

Многие авторы отмечали, что рыжие лесные муравьи не замечают жертвы, если она не двигается (Wellenstein, 1954a; Schwenke, 1957, и др.), и, напротив, атакуют насекомых, обычно не являющихся их жертвой, если они совершают заметные движения (Nixon, 1951). Для того, чтобы изучить экспериментально, чем руководствуются эти муравьи при нахождении пищи, канадским мирмекологом Эйром (Auge, 1963) была поставлена серия простых, но остроумных экспериментов.

На арене искусственного гнезда *F. polyctena* было укреплено несколько осей с двумя типами тестов: на одних были белые флажки, зачерненные с одной стороны, а на других — барабаны с вертикальными черными и белыми полосами. Под полом к осям были прикреплены лопасти, которые при-

ТАБЛИЦА 12

Реакция муравьев на вращающиеся тесты  
(Auge, 1963а)

Тест	Время измерения	Количество муравьев по отношению к контролю (10 мин. до опыта) при покрытии			Тест	Время измерения	Количество муравьев по отношению к контролю (10 мин. до опыта) при покрытии		
		непрозрачном	сетчатом	стеклянном			непрозрачном	сетчатом	стеклянном
Вращающийся флажок	10 мин. до опыта	1	1	1	Вращающийся барабан	10 мин. до опыта	1	1	1
	10 мин. опыта	2,2	5,6	7,3		10 мин. опыта	0,1	0,8	9,4
	10 мин. после опыта	1,3	1,5	1,7		10 мин. после опыта	0,3	0,4	3,9

водились в движение при помощи аспирационной груши. Флажки, так как они не были сцентрированы, вызывали при вращении вибрацию пола. Эти тесты прикрывались колпачками: 1) непрозрачными, которые не позволяли муравьям видеть тест или воспринимать движения воздуха, 2) двойной металлической сеткой, не задерживающей движений воздуха, но не позволяющей видеть тесты, 3) стеклянными колпачками, позволяющими видеть движения тестов, но не пропускающими движений воздуха.

Тесты приводились во вращение в течение 10 мин. и сравнивалось количество муравьев в круге радиусом 5 см за 10 мин. до опыта и привлеченных в этот круг во время опыта. Результаты (табл. 12) показали, что вибрация субстрата и видимые движения объекта привлекают муравьев. Несцентрированные флажки, даже невидимые для муравьев, привлекали их, но наибольшее количество особей привлекалось тестами, покрытыми стеклянными колпачками.

Одновременно были выложены прикрытые сетчатым колпачком кусочки гусениц совок, служивших пищей этим муравьям, но они не оказали никакого привлекающего действия.

Многочисленные опыты Струдзы (Strudza, 1934—1943d) показывают наличие оптомоторной реакции у муравьев *F. pratensis* в барабане с вращающимися полосами.

Однако те же рыжие лесные муравьи охотно поедают куколок различных шелкопрядов (Гримальский, 1960; Ambros, 1938, 1954, Wellenstein, 1954a), что, возможно, указывает на определенную роль обоняния в отыскании добычи.

*F. fusca*, по-видимому, является преимущественно трупоедом, и поэтому обоняние у нее должно играть при нахождении добычи немаловажную роль.

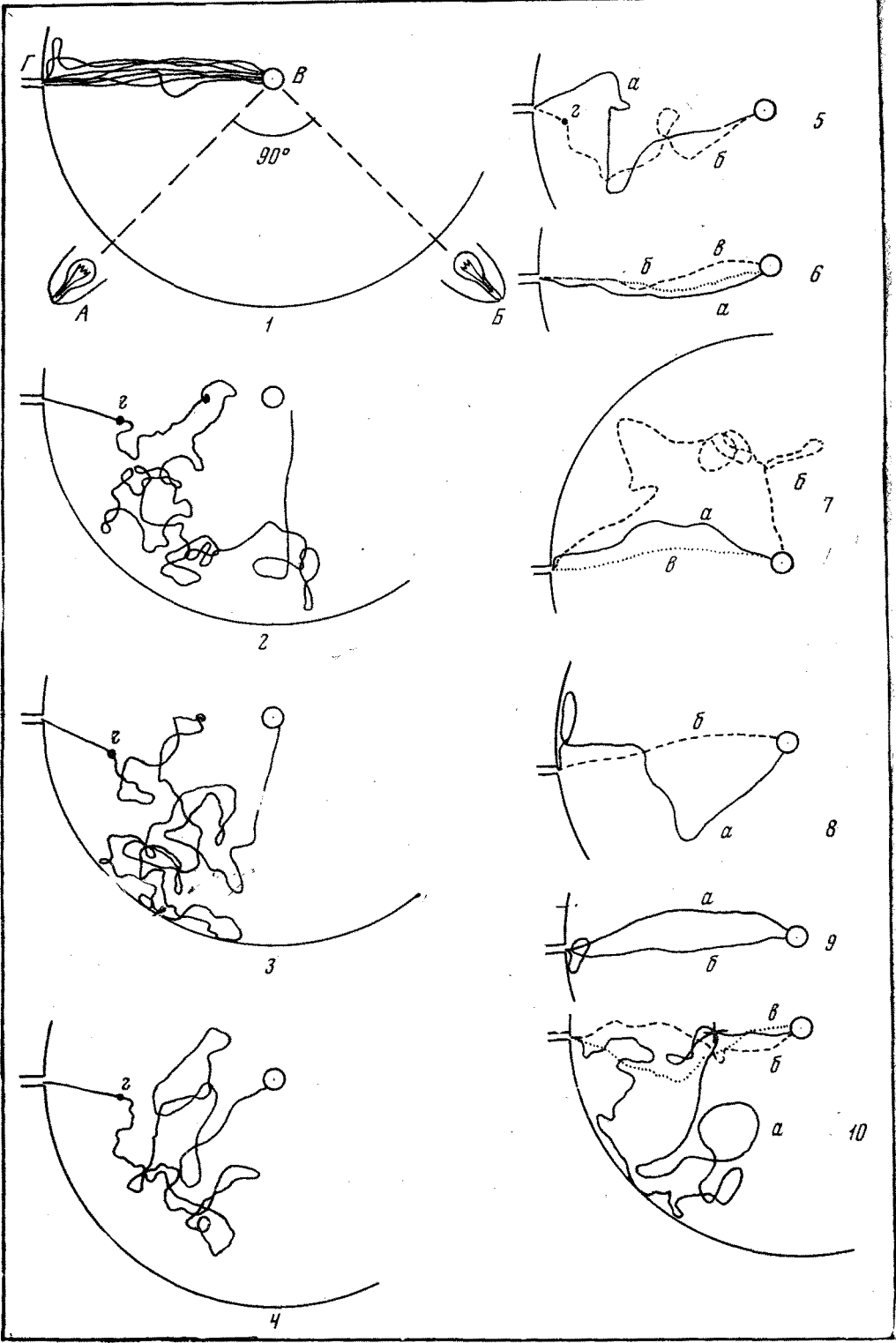
## 5. ОРИЕНТАЦИЯ

При поисках добычи и при возвращении в гнездо муравьи должны хорошо ориентироваться на местности. Основным способом ориентации у *Formica* является светокомпасная ориентация.

Начало исследованиям в этом направлении было положено классическими опытами известного английского естествоиспытателя Леббока (1898). Этот исследователь помещал на арену искусственного гнезда садового муравья (*Lasius niger*) чашечку с куколками. С одной стороны гнезда ставилась горящая свеча. После того, как муравьи запоминали дорогу и начинали ходить с куколками почти по прямой, свеча переставлялась на другую сторону арены. После этого муравьи меняли направление движения на противоположное и с большим трудом находили вход в гнездо.

Второй классический опыт (Brun, 1914), вошедший во все учебники этномологии, также был поставлен впервые на садовом муравье. Если муравья, который движется к гнезду в естественных условиях, прикрыть темным колпаком и спустя 1—2 часа выпустить, то он начинает двигаться также по прямой, но под некоторым углом, равным углу, на который за время опыта переместилось солнце к первоначальному направлению. Впоследствии этот опыт неоднократно повторяли на других видах муравьев.

В начале нынешнего века против светокомпасной ориентации у муравьев выдвигались серьезные возражения. Дело в том, что муравьи продолжают двигаться к гнезду по прямой и в том случае, когда они не видят солнца. Это заставило Корнеца (обзор работ — Cornetz, 1914) выдвинуть гипотезу о наличии у них «внутреннего компасного чувства». Санчи (обзор работ — Santschi, 1923) отрицал наличие такого чувства у муравьев и для объяснения этих случаев высказал предположение, что муравьи способны видеть степень освещенности поверхности почвы, но эти возражения трудно



было принимать всерьез, поскольку, например, в лесу, как справедливо отмечал Корнец (1 с.), свет, проходя через листву, создает на почве сложную мозаику светлых пятен различной освещенности, что, однако, не сказывается на способности муравьев ориентироваться в этих условиях. Объяснение было получено недавно, когда Воулес (Vowles, 1950) на примере *Myrmica rubra* и *M. ruginodis* показал, что муравьи, подобно пчелам, способны видеть направление поляризации света.

Наиболее полные исследования, посвященные ориентации муравьев, были проведены около 10 лет назад Яндером (Jander, 1957) в ФРГ. В качестве объекта были выбраны рыжие лесные муравьи. Было убедительно показано, что у этих муравьев имеется три основных способа ориентации: 1) по отчетливому источнику света (солнце или луна в естественных условиях), 2) по направлению колебаний света (поляризация голубого неба в естественных условиях) и 3) по наземным ориентирам. Первый способ используется тогда, когда муравьи видят солнце или луну, второй — в тени или если солнце скрыто за облаками, но видны участки голубого неба, а третий — в пасмурную погоду. В искусственных условиях поворот муравьев, движущихся в определенном направлении, может быть вызван перемещением (переключением) источника света, если свет падает на арену гнезда несколько сбоку, поворотом листа поляроидной пленки, которым прикрыт источник света, расположенный над ареной, или перемещением макетов деревьев, если арена освещена рассеянным светом.

В естественных условиях молодые рабочие совершают первые фуражировочные экскурсии поблизости от гнезда и лишь после ознакомления с внешними ориентирами начинают удаляться от него (Brun, 1914).

Наши исследования показали, что в условиях опыта муравьи быстро приспособляются к правильной светокомпасной ориентации даже в условиях, с которыми они никогда не встречаются в природе.

На арену искусственного гнезда *F. sanguinea* выставлялась чашка с куколками *F. pratensis* или *F. exsecta*. Единственным ориентиром для муравьев была лампа. Спустя некоторое время, когда муравьи начали таскать куколок до гнезда почти по прямой, основная лампа (А) выключалась и включалась дополнительная, свет от которой падал на арену под углом  $90^\circ$  к первоначальному направлению (рис. 82, 1, лампы А и Б). Муравьи, взявшие куколок, начинали идти не к гнезду, а под углом  $90^\circ$  к первоначальному направлению. Продолжительность рейса возрастала в 10 раз. Постепенно путь все более приближался к прямой и после 12 рейсов восстанавливалось нормальное движение. Этот опыт является повторением уже известных опытов Леббока, Яндера и др. (1 с.). Следует только отметить, что в опытах Яндера рыжие лесные муравьи приспособлялись к изменяющимся условиям освещения иногда лишь на пятые сутки. Аналогичным образом в наших опытах рабочие *F. rufa* в течение первых суток двигались от кормушки к входу в гнездо в пределах сектора  $90^\circ$ . На вторые сутки этот угол уменьшился до  $45^\circ$ . Дальше опыт не проводился. Все эти данные указывают на значительно более высокую способность к ориентации у *F. sanguinea*, нежели у *F. rufa*.

### Рис. 82. Реакция рабочих *F. sanguinea* на переключение света

На рис. 1—9 изображен путь рабочего от кормушки с куколками (В) до входа в гнездо (Г) в разных опытах, когда были включены либо лампа А, либо лампа Б. На рис. 1, 7, 8, 9б показан путь одного и того же рабочего, когда была включена лампа А, а на рис. 2—6, 9а — путь того же муравья, когда он двигался от кормушки к входу при свете лампы Б. з (на всех рисунках) — точки, из которых рабочие замечали отверстие входа в гнездо. На рис. 10 изображен путь другого рабочего. В этом опыте переключение света производилось в тот момент, когда муравей находился в точке, отмеченной крестом: а — 2-й рейс после переключения (самый продолжительный); б — 10-й рейс после переключения; в — первый рейс после того, как перестали переключать свет

Вернемся к опытам с *F. sanguinea*. В дальнейшем опыт был усложнен таким образом, чтобы поставить муравьев в условия, с которыми они никогда не сталкивались в природе. Когда муравей двигался к кормушке, оставалась включенной лампа А, по которой он ориентировался прежде. В тот момент, когда он находился на кормушке и брал куколку, свет переключался, и загоралась лампа В. После того, как муравей скрывался с куколкой во входе в гнездо, снова включалась лампа А. Было поставлено несколько серий таких опытов, но каждый раз лишь с одним меченым муравьем, и результаты всегда отличались лишь незначительно. На рис. 82 показано, как от рейса к рейсу менялся путь муравья, а на рис. 83 — как менялась продолжительность рейсов в том же опыте.

После переключения света муравьи начинали двигаться от кормушки, как и в предыдущих опытах, под углом  $90^\circ$  к первоначальному направлению (рис. 82, 2, 3). Продолжительность рейсов сразу же увеличивалась в 10—60 раз. К 5—6-му рейсу муравьи начинали после переключения света отклоняться лишь на  $45^\circ$  (в начале пути), а время рейсов сокращалось (рис. 82, 4; 83). После 21—25 рейсов, т. е. приблизительно вдвое медленнее, чем в предыдущем опыте, восстанавливалось нормальное движение (рис. 82, 5, 6).

После того, как муравьи начинали правильно ориентироваться, несмотря на переключение ламп, мы переставали выключать лампу А. Муравьи продолжали «делать поправку» на переключение и в результате начинали отклоняться в противоположную сторону (рис. 82, 7). Однако дорогу к гнезду они находили быстрее, чем при первом изменении обстановки, а продолжительность рейсов увеличивалась всего в 3—5 раз. Через 5—8 рейсов муравьи снова начинали ходить почти по прямой. После этого муравьи вообще переставали реагировать на переключение света и продолжали ходить почти по прямой, независимо от того, какая из ламп была включена. Если свет переключать не в тот момент, когда муравьи находят-

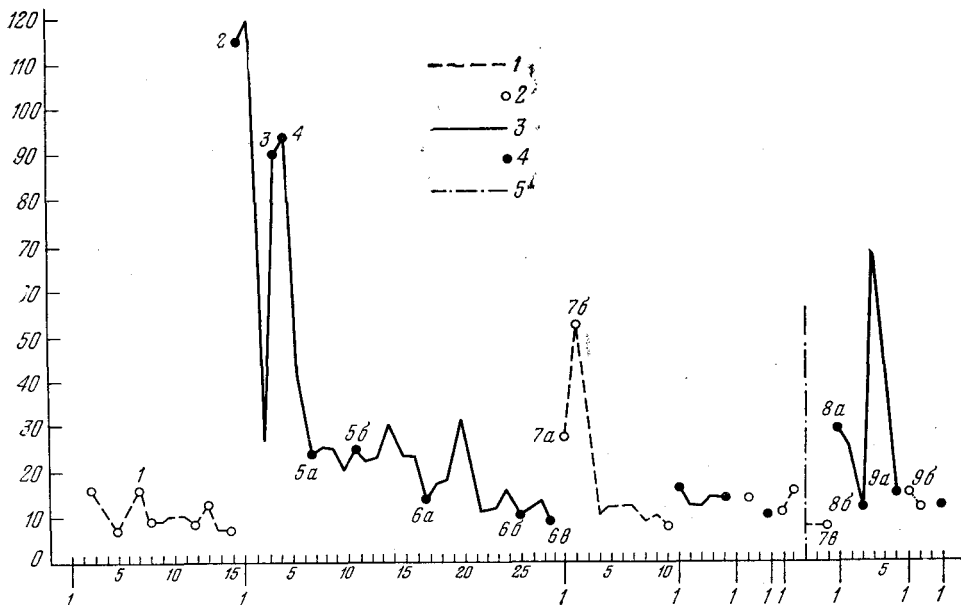


Рис. 83. Реакция рабочих *F. sanguinea* на переключение света

На горизонтальной оси — порядок опытов, на вертикальной — продолжительность рейсов в секундах. На этом рисунке изображены результаты того же опыта, что и на рис. 82, 1—9; цифры на графиках соответствуют номерам этого рисунка; 1, 2 — включена только лампа А; 3, 4 — дорогу от кормушки к гнезду муравей находит при свете лампы В; 5 — перерыв на 1 час. 20 мин. (все время была включена лампа А)



ся на кормушке, а тогда, когда они уже движутся по направлению к гнезду, приспособление происходит во много раз быстрее: после 6—7 рейсов снова восстанавливается нормальное движение, и муравьи вообще перестают реагировать на переключение (82, 10).

Единственное приемлемое объяснение<sup>1</sup> результатов этого опыта, на наш взгляд, заключается в том, что муравьи после дрессировки начинают воспринимать переключение света, с которым они никогда не встречались и не могли встретиться в природе, и делать соответствующие поправки при ориентации.

Для того, чтобы правильно ориентироваться по солнцу, необходимо постоянно вносить поправки на его перемещение. У муравьев, как и у многих других животных, имеется так называемое «чувство времени». Наличие его доказывается двумя путями. С одной стороны, как показали наблюдения Яндера (Jander, 1957), рыжие лесные муравьи, задержавшиеся на арене искусственного гнезда, освещенного неподвижным источником света, при возвращении в гнездо «делают поправку» на перемещение солнца, т. е. уклоняются от правильного пути под углом, равным тому углу, на который за это время должно было бы переместиться солнце. С другой стороны, известно, что у муравьев можно выработать условный рефлекс на время и приучить их приходить к кормушкам в определенные часы (Шовен, 1953). Рефлекс может сохраняться до 5 суток. Если усыпить муравьев на несколько часов хлороформом или эфиром, условные рефлексы сохраняются (Kalmus, 1934, по Шовену, 1953). Однако введение с пищей в организм муравьев различных химических веществ, влияющих на скорость течения процессов жизнедеятельности, изменяет ритмику. Так, введение иодированного тиреоглобулина, вызывающего повышение температуры тела, заставляет муравьев появляться у кормушек раньше положенного срока, а введение эухинина — запаздывать. Силициловая кислота и красный фосфор вызывают ускорение, а мышьяковая кислота в малых дозах — запаздывание, а в больших — ускорение физиологических процессов (Grabensberger, 1934a, b). Таким образом, «чувство времени» обуславливается ходом физиологических процессов в организме муравьев. Ряд авторов (Reichle, 1943; Dobrzanski, 1956), однако, отрицают наличие чувства времени у муравьев.

Пьеро (Pieron, 1904) считал, что у муравьев имеется также «мышечное чувство времени». При этом он основывался на следующем опыте: муравей, идущий к гнезду, осторожно пересаживался на другую дорожку. После этого он продолжал идти в том же направлении. Но, пройдя то расстояние, которое ему оставалось пройти до гнезда, муравей начинал беспорядочно бегать. Однако при разных усилиях (например, возвращение с грузом или без него, случайные препятствия на пути) муравьи должны были бы ошибаться, если бы они действительно «руководствовались» количеством затраченной мышечной энергии (Cornetz, 1914).

## 6. ОБМЕН ИНФОРМАЦИЕЙ

Еще из опытов Гюбера, Фореля и Леббока (Huber, 1810; Forel, 1874; Леббок, 1898) стало ясно, что муравьи каким-то образом передают друг другу сведения о месте нахождения добычи, а, возможно, также и о ее приблизительном количестве. Например, Леббок часто, описывая поведение *Lasius niger*, сообщает: «Муравей вернулся к кормушке и привел своего товарища». Такого рода случаи описывались многократно и впоследствии. Приведу несколько собственных наблюдений.

Если в искусственных гнездах *L. niger* предложить муравьям раствор

<sup>1</sup> О роли пахучих следовых веществ у этих муравьев см. следующий раздел главы.

сахара, он может долго стоять нетронутым. Не стоит одному рабочему найти сахар и, вернувшись в гнездо, покормить других, как спустя полчаса кормушка оказывается полной муравьев. При проведении описанных выше опытов со светоконпасной ориентацией *F. sanguinea* постоянно приходилось наблюдать, что на арене, которая до этого часами была пустой, за короткое время появлялось около десятка рабочих после того, как один из муравьев (вытащенный специально из входа в гнездо) приносил в гнездо несколько куколок. Любопытно, что даже попав на кормушку с куколками, эти вышедшие из гнезда рабочие куколок не таскают, но в то же время охотно кормятся на кормушке с раствором меда, т. е. в данном случае мобилизация не специфична и из гнезда выходят представители различных полиэтических групп фуражиров. С другой стороны, если постоянно убирать рабочих, перетаскивающих куколки, оставляя только одного, из гнезда все время появлялись все новые и новые рабочие, которые начинали таскать куколок. Следует отметить, что в нашем экспериментальном гнезде *F. sanguinea* с 200 рабочими переноской куколок занималось одновременно, как правило, 2 рабочих, во всяком случае не более четырех, хотя мечение показало, что общее число рабочих, относящихся к этой полиэтической группе, было около десятка.

Васман (Wasman, 1899) первым открыл у муравьев наличие так называемого «антеннального кода». Согласно его теории, муравьи обмениваются информацией, ударяя друг друга усиками и передними ногами. Впоследствии изучению «антеннального кода» был посвящен ряд исследований.

Как показали исследования английского мирмеколога Уоллиса (Wallis, 1961), тактильные стимулы имеют большое значение при трофаллаксии. Направление обмена пищей у *F. sanguinea* и *F. fusca* зависит от того, движения какого из партнеров являются более интенсивными. Прикосновения передними ногами являются индикатором сильного «призыва» к обмену и наблюдаются чаще у акцептора, чем у донора. После насыщения акцептор в свою очередь становится донором. Сходное поведение я наблюдаю и у *F. rufa*. Интересно, что у кызылкумского *Cataglyphis foreli oxiana*, по нашим данным, наблюдается похожая картина, однако в этом случае движения ног практически не имеют значения, но акцептор во время обмена пищей (особенно вначале) постоянно поглаживает донора нижнечелюстными щупиками по нижней стороне головы.

Еще один способ обмена информацией был открыт Штегером (Stäger, 1931) у рыжих лесных муравьев. Рабочий, нашедший мертвую добычу, начинает возбужденно бегать вокруг нее. Привлеченные этими движениями рабочие, находящиеся поблизости, начинают двигаться сходным образом и устремляются к добыче. Как считал Штегер, приближение рабочих — это результат восприятия движения, контакт же или пахучие вещества не играют роли. Такой способ передачи информации получил название кинопсиса. Струдза (Strudza, 1943a), изучая реакцию рабочих *F. pratensis* на движущийся диск с полосами, обнаружил, что, когда один муравей начинает двигаться за диском, другие повторяют его движения. Результаты этих опытов исследователь считал экспериментальным доказательством существования кинопсиса.

П. И. Мариковский (1958a, 1965b) описал 14 различных сигналов, преимущественно тактильных, у *Camponotus herculeanus*. Сходные сигналы, возможно, будут обнаружены и у *Formica*.

Этот же автор высказывает предположение, что у муравьев имеется биологическая радиосвязь, однако объективных доказательств этому не приводит (Мариковский, 1965b).

Хотя у ряда муравьев, например у наших *Myrmica*, уже давно известны звуковые органы, роль звуковых сигналов в обмене информацией у муравьев не была подтверждена ни одним серьезным исследованием (Wilson, 1963b).

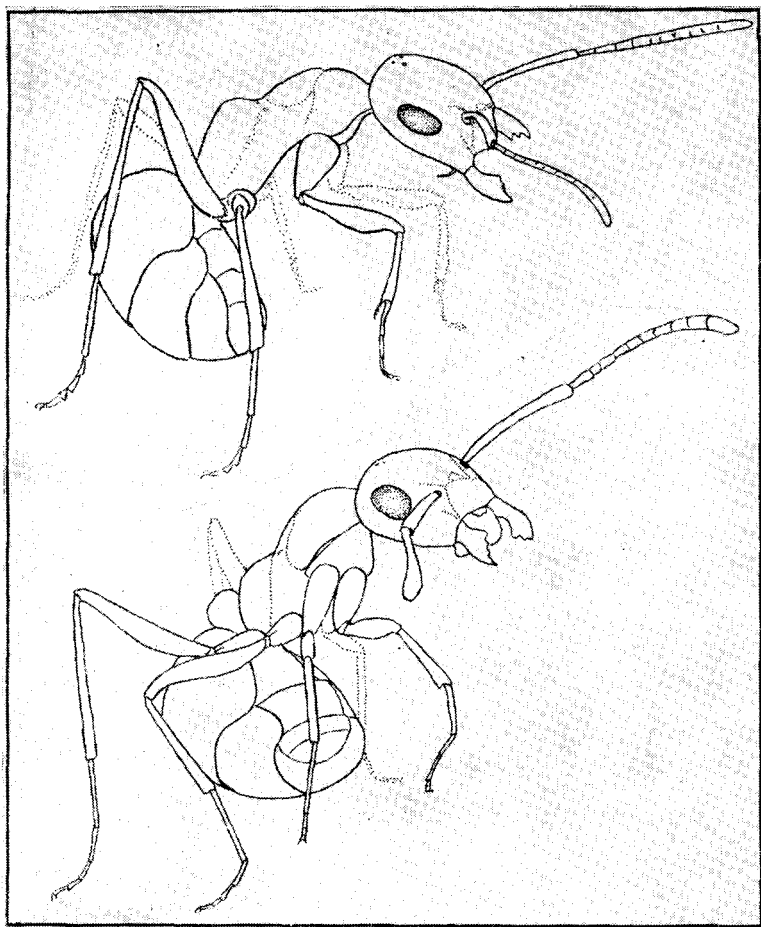


Рис. 84. Агрессивная поза рыжих лесных муравьев

В последние годы были достигнуты большие успехи в изучении химического обмена информацией; это привело многих исследователей к мнению, что такой способ является у муравьев основным (Wilson, 1963a, b).

Вещества, выделяемые животными и изменяющие поведение других особей того же вида, называются феромонами (эктогормонами, гомотелергонами). Если основная функция феромона пустить в ход, подобно курку, цепь физиологических событий, эффект их действия называется «эффектом толчка» (primer effect) (см. главу V, раздел 4). Другая группа феромонов вызывает «сигнальный эффект» (releaser effect), т. е. сразу же изменяет поведение реципиента и действует, видимо, прямо на центральную нервную систему. Лучше всего изучены относящиеся к последней группе следовые вещества (одмихионы) и торибоны (рис. 84).

Для обозначения биологически активных веществ, выделяемых животными и воздействующих на других животных, советским физиологом Я. Д. Киршенблатом был предложен термин «телергоны», а для феромонов — «гомотелергоны». Однако, насколько мне известно, никто из специалистов в этой области последнего термина не применяет. Термин же «феромоны», предложенный Карлсоном и Бутенандтом, широко используется в литературе. Сложную и громоздкую терминологию Киршенבלата (в окончательном виде — в Nature, London, v. 195, № 4844, p. 196—197, 1962) нельзя

признать удачной. Из выдвинутых им терминов в настоящей работе используется лишь термин «торибоны» (thorybones), так как распространенный в литературе термин «alarm substances» трудно перевести на русский (от английского alarm — переполох, тревога, т. е. дословно — вещества, вызывающие переполох).

Торибоны — это большая и разнообразная группа веществ, видимо в основном терпеноидов, оказывающих различное действие на поведение. У изученных видов они выделяются анальной железой (*Dolichoderinae*) или чаще мандибулярными железами. В малой дозе это вещество привлекает для муравьев, а при более высокой концентрации вызывает агрессивное состояние рабочих. Обычно какой-либо муравей, будучи чем-либо возбужден (рис. 84), выбрасывает в воздух порцию торибона. При этом виды, у которых эти вещества выделяются мандибулярными железами, совершают резкие движения головой. Привлеченные запахом, другие рабочие устремляются к нему, но вблизи концентрация торибона в воздухе повышается, и эти рабочие сами приходят в агрессивное состояние и выбрасывают новые порции торибона. Таким образом, при опасности муравьи быстро собираются вместе. Поскольку торибоны летучи, при прекращении опасности очаг возбуждения затухает. Длительное воздействие большой дозы торибонов стимулирует у *Pogonomyrmex badius* интенсивные копательные движения, а у *Tapinoma sessile* вызывает переселение семьи из старого гнезда (все данные по обзорам Wilson, 1963a, b).

Следовые вещества выделяются различными экскреторными железами (железой Дюфура, ядовитой железой у *Myrmicinae*, железой Павана у *Dolichoderinae*, железами кишечного тракта у *Formicinae*), отверстие которых располагается на конце брюшка. Рабочие, нашедшие пищу, возвращаясь с добычей к гнезду, периодически прикасаются брюшком к субстрату и оставляют пятнышки пахучего следа. Прежде существовало мнение, что у всех видов по возвращении в гнездо «фуражиры» каким-либо образом сообщают другим муравьям о нахождении пищи и побуждают их выходить из гнезда. Однако исследования Вильсона с *Solenopsis saevissima* показали, что для этого достаточно одних следовых веществ. Муравей, обнаруживший след (у этого вида следовые вещества быстро испаряются), сразу же направляется по нему. Количество информации, передаваемой таким образом, приблизительно равно количеству информации пчелиного «танца» (Wilson, 1963a).

Следовые вещества у *Formica* неизвестны. Имеющиеся в литературе указания (Щербаков, 1953; Goetsch, 1953), что рыжие лесные муравьи метят тропу муравьиной кислотой, ни на чем не основаны и не проверены экспериментально. Штумпер (Stumper, 1959a) обнаружил новый компонент в составе муравьиного яда и предположил, что это следовое вещество, но опять же никаких доказательств этому не приводится. Кстати, у всех изученных видов подсемейства *Formicinae* — *Lasius fuliginosus*, *Paratrechina longicornis*, *Myrmelachista ramulorum* (Blum, Wilson, 1964) — следовые вещества выделяются из задней кишки.

Полученные нами данные позволяют сделать вывод, что у *Formica* следовые вещества либо вообще отсутствуют, либо играют очень незначительную роль. То же, очевидно, относится к *Cataglyphis*, *Camponotus* и многим другим родам. Предположение Вильсона, что информация о наличии пищи вне гнезда передается только следовыми феромонами, является, видимо, преувеличением.

Остановимся подробнее на некоторых наблюдениях над *Formica*, сделанных осенью 1965 г. Если нанести пипеткой на лист бумаги след вытяжкой из брюшка муравьев, имеющих следовые феромоны, то выпущенные на лист муравьи того же или близкого вида, обнаружив искусственную тропу, начинают двигаться по ней (Wilson, 1963a). Опыты с водной и эфирной вытяжками *F. rufa* и *F. pratensis* не дали положительных резуль-

татов. Точно так же, если положить на тропу муравьев, следовые феромоны которых хорошо известны, например, *Tapinoma*, лист бумаги, то через некоторое время (в наших опытах с *T. karavaievi*—менее суток) рабочие делают четкую пахучую тропу, по которой следуют выпущенные на лист особи того же вида. Ничего подобного ни у *F. rufa*, ни у *F. pratensis* нам не удалось обнаружить.

На тропах лугового муравья мы вкапывали вровень с землей круги из фанеры и жести. В аналогичных условиях *T. karavaievi*, *Pheidole pallidula areolarum* и другие муравьи, имеющие следовые феромоны, спустя, по крайней мере, сутки начинают ходить поперек круга по кратчайшему расстоянию. В то же время, рабочие лугового муравья, четкие и узкие тропы которого хорошо известны, даже спустя полторы недели предпочитали ходить по краю круга, где имелись хорошие наземные ориентиры. В естественных условиях нам неоднократно приходилось наблюдать, как тропы этого муравья, выходя на открытые участки (дорога, песчаная площадка и т. д.), утрачивают свою четкость и правильность: муравьи начинают сильно уклоняться от прямого направления, несмотря на то, что тропа через этот участок существует уже несколько лет.

Как доказательство отсутствия следовых веществ у *Formica* можно привести и один из опытов со светоконпасной ориентацией *F. sanguinea*. После того, как «фуражир» в результате дрессировки перестал реагировать на переключение света (см. предыдущий раздел главы), на 1 час 20 мин. была включена основная лампа. Все это время муравей носил куколок в гнездо. Затем, когда он находился на кормушке, вновь было произведено переключение света под углом 90°. Отклонения от прямого пути появились вновь и отмечались в течение первых четырех рейсов (рис. 82, 8). Продолжительность рейсов увеличилась в 2,5—7 раз. Затем муравей вновь перестал реагировать на переключение света (рис. 83). Если бы путь муравья отмечался следовыми феромонами, результат должен был бы быть обратным, т. е. чем больше времени прошло с начала опыта, тем четче должен быть пахучий след и, следовательно, слабее реакция на переключение света.

Таким образом, вопрос о том, как виды рода *Formica* передают информацию о наличии пищи на кормовом участке, остается пока неясным.

## 7. ТРАНСПОРТИРОВКА ПИЩИ В ГНЕЗДО

Транспортировка к гнезду различных видов пищи и строительного материала происходит по-разному. Углеводная пища (выделения тлей, нектар) переносится в зобу. Если, например, предложить муравьям сухой сахар, то они растворяют его выделениями желез. Жидкие компоненты белковой пищи также переносятся в зобу. Иногда это количество может достигать 40% (Otto, 1962), что сильно затрудняет учет количества белковой пищи, приносимой в гнездо.

Более или менее крупных насекомых муравьи несут в жвалах. Скорость нагруженных рабочих составляет около 0,3 м/мин. Прежде считалось, что каждый рабочий при транспортировке действует самостоятельно. Поэтому, когда много рабочих имеют дело с одним крупным предметом, они тащат его в разные стороны и предмет медленно перемещается по равнодействующей (Cornetz, 1912; Stäger, 1935b). Однако недавние детальные исследования (Chauvin, 1950; Sudd, 1960) показали, что это происходит лишь в том случае, когда добыча превышает нормальные для данного вида размеры. Добычу нормального размера (например, комнатная муха или оса для *F. rufa*) два муравья тащат быстрее, чем один.

Мечением строительного материала было показано, что рабочие доставляют его к гнезду значительно дольше, чем пищу. Так, с расстояния 40 м

*F. rufa* (s. l.) доставляют строительный материал в течение 2—8 дней, а добычу с того же расстояния — в течение 2 час. Это можно объяснить тем, что рабочие часто бросают строительный материал (Stäger, 1935b, 1939b).

## 8. РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ПИЩИ В ГНЕЗДЕ

Белковая пища у *Formica* распределяется между личинками муравьев. Муравьи кормят личинок главным образом расчлененными насекомыми, которых кладут в камеры и мягкие части которых личинки выедают самостоятельно, концентрируясь вокруг пищи. Личинки настолько тщательно выедают все мягкие ткани, что от добычи, как правило, остается один хитин, который выбрасывается рабочими из гнезда.

Углеводная пища распределяется между рабочими. Этот обмен носит названия трофаллаксиса. Каждый муравей, принесший пищу в гнездо, не использует ее для себя, а распределяет между другими особями внутри гнезда (рис. 85). Впервые роль трофаллаксиса в жизни муравьев была показана Васманом (обзор — Wasmann, 1923). Роль трофаллаксиса в семье общественных насекомых можно сравнить с ролью кровообращения в организме позвоночных (Wheeler, 1911). При обмене пищей происходит не только распределение питательных веществ: с током пищи в семье распределяются и феромоны, аналогичные гормонам в организме, регулирующие поведение особей в семье (Wilson, 1963a).

Исследования с радиоактивным фосфором ( $P^{32}$ ), проведенные в последние годы независимо друг от друга Эйзнером и Вильсоном (Eisner, Wilson, 1958; Wilson, Eisner, 1957) в США и Гессвальдом и Клофтом (Gösswald, Kloft, 1956b, 1957, 1958) в ФРГ позволяют представить количественные закономерности этого распределения. Один рабочий *F. polyctena* и других видов *Formica* может непосредственно накормить 8—10 рабочих. Через 20 час. содержимое зоба этого рабочего распределяется уже между 100 и более особями, в соответствии с законом нормального распределения Гаусса. Скорость передачи зависит от температуры и быстрее всего обмен у *F. polyctena* происходит при 24—26°. У видов, питающихся преимущественно жидкой пищей (например, *F. pratensis*), обмен протекает быстрее.

Уже в результате первых исследований стало ясно, что, вопреки представлениям прежних авторов (Wasmann, 1923), личинки и «царицы» либо совсем ничего не получают при трофаллаксисе, либо получают лишь ничтожное количество пищи. Но более поздние исследования (Gösswald, Kloft, 1957, 1958) показали, что они получают в пищу секрет лабиальных (слюнных) желез рабочих. В организме рабочих  $P^{32}$  проникает в железы лишь спустя 24 часа после того, как попадает в желудок.

Большую роль при трофаллаксисе имеет строение проventрикулюса (см. главу I), который не позволяет пище проходить из зоба в желудок. Эксперименты с  $P^{32}$  подтвердили, что лишь незначительное количество добытой пищи рабочие поедают сами (Gösswald, Kloft, 1956b).

Этими же опытами было показано, что личинки также передают какое-то вещество ухаживающим за ними рабочим. Но природа этого вещества неизвестна (Gösswald, Kloft, 1957, 1958).

Изучены и некоторые причины, влияющие на скорость и направление трофаллаксиса. О роли тактильных стимулов мы уже говорили. Ланге (Lange, 1958b) показал, что у *F. polyctena* наблюдается ориентированная передача пищи. В первую очередь обмен происходит между рабочими, взятыми из наружных частей гнезда и находящимися в гнезде. Если рабочие, взятые извне гнезда, смешаны с двумя группами из внутренних частей, в одной из которых имеется самка (даже мертвая), то обмен прежде всего осуществляется с последней группой.

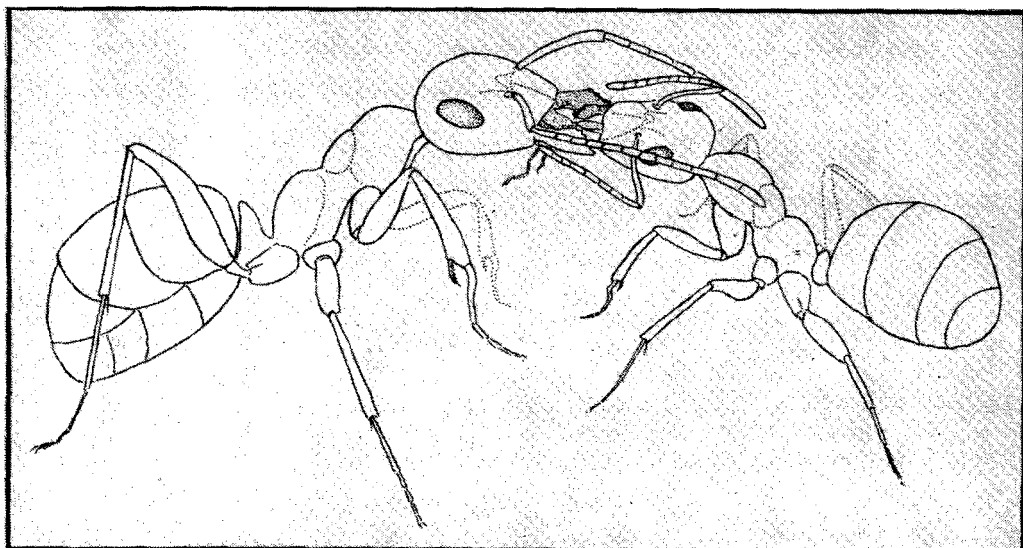


Рис. 85. Обмен жидкой пищей между рабочими рыжего лесного муравья

Обмен пищей, как показали исследования с  $P^{32}$ , может происходить не только в пределах одной семьи, но и между разными гнездами одного вида, находящимися на расстоянии до 200 — 300 м друг от друга (Kloft, 1962).

Группа французских исследователей (Chauvin etc., 1961) кормила сахарным сиропом с  $Au^{198}$  рабочих из гнезда *F. polystena*. Через некоторое время было отмечено небольшое, но отчетливое повышение радиоактивности в соседних гнездах *F. rufa*, причем чем ближе находилось гнездо, тем скорее в нем появлялась радиоактивность (табл. 13).

ТАБЛИЦА 13

Повышение радиоактивности в гнездах *F. rufa*, соседних с гнездом *F. polystena*, рабочие которого были накормлены сахарным сиропом с радиоактивным золотом (Chauvin etc., 1961)

Гнезда	Расстояние от гнезда, м	Количество щелчков счетчика в минуту минус фон						
		время после внесения $Au^{198}$ в гнездо, часы						
		13 ч. 30 м.	16 ч. 30 м.	20 ч. 30 м.	37 ч. 5 м.	40 ч.	43 ч. 30 м.	45 ч. 30 м.
J	25	0	1	17	7	10	7	10
H	28	0	0	17	5	10	7	10
I	40	0	0	0	10	0	7	5

Гнездам далее 50 м радиоактивность не передавалась. Авторы высказали предположение, что на границе происходит обмен пищи между особями разных видов. Однако нам кажется более разумным другое объяснение: на границе гнезд рабочие одного вида, как известно, часто убивают рабочих другого вида и используют их в пищу. Возможно, именно таким путем и происходит передача радиоактивного изотопа.

## 9. СМЕНА СТИМУЛОВ

При деятельности рабочих муравьев вне гнезд («фуражиров») их поведение обуславливается последовательной сменой раздражителей (стимулов), вызывающих действие определенных групп инстинктивных (безусловных) и временных (условных) связей. Согласно общей схеме, данной Воулесом Vowles, 1954a, 1955) и Шовеном (Chauvin, 1950), эта смена происходит следующим образом.

1. При выходе рабочего из гнезда в действие вступают связи, обеспечивающие ему возможность попасть к уже известным источникам пищи или найти новые. В это время функционируют в основном системы ориентации и «запоминания» дороги.

2. После того, как пища обнаружена, в действие вступают системы «исследовательского поведения» и добывания пищи.

3. Когда добыча убита и приобрела муравьиный запах, начинается ее транспортировка в гнездо. При этом снова важное значение приобретает система ориентации.

4. По приходе в гнездо фуражиры с наполненным зобом обязательно должны отдать пищу другим рабочим. Когда зоб становится пустым, они снова готовы выйти из гнезда для добывания пищи. В период интенсивной активности каждый фуражир у рыжих лесных муравьев совершает такой цикл в среднем за 2 часа (Stäger, 1939a; Holt, 1955).

## 10. ОХОТА МУРАВЬЕВ РОДА *FORMICA* И ИХ РОЛЬ В ИСТРЕБЛЕНИИ ВРЕДИТЕЛЕЙ ЛЕСА

Муравьи рода *Formica*, как и большинство представителей других родов, являются полифагами. Они охотятся на многих беспозвоночных, и основу их пищи в каждый данный момент составляет наиболее массовый из съедобных для них видов. Однако разные виды насекомых обладают для них различной привлекательностью. Рассмотрим описанные в литературе наблюдения, посвященные питанию муравьев отдельными видами насекомых. Сосновая совка (*Panolis flammea* Schiff.). Муравьи группы *F. rufa*, особенно малый лесной муравей (*F. polyctena*), очень активно уничтожают гусениц всех возрастов сосновой совки (Schwerdtfeger, 1932; Wellenstein, 1957a). Зиндерсбергер и Маркус (Sindersberger, Marcus, 1937) наблюдали во время вспышки массового размножения этого вредителя в Средней Франконии (в настоящее время в ФРГ) в 1928—1931 гг., что вокруг муравейников оставались островки зеленого, неповрежденного леса. Такую же картину наблюдал Отто (Otto, 1961a) во время вспышки 1961 г. в ГДР. Б. С. Щербаков (1939, 1953) писал, что во время вспышки массового размножения сосновой совки в 1924 г. в Малоярославце Московской области муравьи переключились на питание гусеницами этого вредителя, и одно гнездо в среднем уничтожало до 3500 гусениц в сутки.

Наиболее детально изучил поведение рыжих лесных муравьев в очагах сосновой совки Берндт (Berndt, 1933, 1934) во время вспышки массового размножения этого вредителя в Германии в 1928—1933 гг. Он обнаружил на гнездовой территории непосредственное уменьшение откладки яиц. Это, по-видимому, объясняется тем, что муравьи собираются вокруг бабочек, откладывающих яйца, и спугивают их. На гусениц 1—3-го возрастов муравьи охотятся в кроне, а на более взрослых нападают, но последние падают на землю и уже там уничтожаются окончательно. В течение первых 3 недель развития среднее гнездо рыжего лесного муравья собирает около 112 тыс. гусениц сосновой совки. Одна семья, в зависимости от размеров, полностью защищает от повреждений участок леса от 100 до 1600 м<sup>2</sup>. В радиусе около 18 м муравьи совершенно уничтожают вредителей, и лес



остаётся неповрежденным. На расстоянии же от 18 до 32 м муравьи начинают охотиться лишь после того, как уничтожают гусениц в непосредственной близости от гнезда, так что в этой зоне лес повреждается, хотя гораздо меньше, чем в участках без муравьев. Зависимости эффективности полезной деятельности от расположения дорожек автор не обнаружил.

Брендт (Berndt, 1934) показал также, что и бурый лесной муравей (*F. fusca*) уничтожает гусениц сосновой совки на тех участках, где нет рыжих лесных муравьев, но защитное действие этого муравья невелико. Сосновая пяденица (*Bupalus piniarius* L.). Еще в старых Баварских текстах 1798 и 1809 гг. сообщается о том, что рыжие лесные муравьи, там где они встречались в большом количестве, защищали сосняки во время вспышек массового размножения сосновой пяденицы (Kumerloeve, 1956). Однако детально поведение муравьев в очагах этого вредителя изучено только в последние годы М. С. Малышевой (1962, 1963б) в сосновых монокультурах Савальского лесничества Воронежской области.

Автор изучила деятельность 4 видов рода *Formica*: обыкновенного рыжего лесного муравья (*F. rufa*), лугового муравья (*F. pratensis*), красногрудого песчаного муравья (*F. cinerea imitans*) и малого лесного муравья (*F. polyctena*). Последние 2 вида наиболее эффективно снижают численность сосновой пяденицы. В радиусе 25—30 м от гнезда эти муравьи уничтожают 80—95% вредителя. Уже косвенные данные указывают на роль муравьев в очагах этого вредителя: в очаге пяденицы было найдено всего 3 гнезда (1 лугового и 2 рыжего лесных муравьев), тогда как в квартале, где было около 2 гнезд на 1 га леса, массового размножения не наблюдалось. Количество куколок в почве падает по мере приближения к гнездам всех 4 видов (табл. 14). Аналогичные данные получены и при учете гусениц на деревьях: за 56 дней, с 3.VIII по 29.IX 1960 г., количество гусениц вблизи

#### ТАБЛИЦА 14

Снижение плотности куколок сосновой пяденицы около муравейников разных видов (Малышева, 1963б)

Вид	Число ленточных проб	Плотность куколок (в % к контролю*) на расстоянии от гнезд				Вид	Число ленточных проб	Плотность куколок (в % к контролю*) на расстоянии от гнезд			
		5—7 м	15 м	20 м	30 м			5—7 м	15 м	20 м	30 м
<i>F. polyctena</i>	12	0,6	7,7	14	20,7	<i>F. rufa</i> . .	3	15,0	32	46	72,0
<i>F. pratensis</i>	10	6,6	15—26	40	60,0	<i>F. cinerea imitans</i> . .	4	5,0	10	30	35,0

\* Контроль — плотность куколок на расстоянии 100—200 м от гнезд.

гнезд песчаного муравья уменьшилось на 62,3% (с 48 до 18 гусениц на 1 дерево) и вблизи гнезд рыжего лесного муравья — на 28% (с 83 до 60), тогда как в контроле — всего на 6% (с 194 до 182). Муравьи охотятся главным образом на гусениц пяденицы и хватают в основном питающихся или двигающихся особей. Малые лесные муравьи в первую очередь уничтожают гусениц на тех деревьях, которые они посещают из-за тлей, а затем уже и на остальных. Луговые муравьи уничтожают этих вредителей только на участках в конце дорожек, и из высаженных в 15 м от гнезда на дерево гусениц спустя 15 месяцев еще оставалось 24%. Под деревьями, которые посещают из-за тлей эти муравьи, остается всего 15% куколок по сравнению с контролем, но между тропами, даже вблизи гнезда, существенной разницы не наблюдается. Гессвальд (Gösswald, 1941с) также указывает, что все виды рыжих лесных муравьев, включая и лугового муравья, уничтожают сосновую пяденицу.

Рабочие песчаного муравья, по нашим наблюдениям в Московской и Воронежской областях, посещают все деревья на своем гнездовом участке, независимо от наличия тлей, и охотятся на деревьях на гусениц сосновой пяденицы. Однако учета вредителей мы не проводили.

**Дубовая листовертка (*Tortrix viridana* L.).** По поводу уничтожения муравьями дубовой листовертки имеются противоречивые данные, но большинство авторов склоняются к тому, что муравьи хорошо уничтожают этих вредителей.

В разные годы защитное действие бывает неодинаковым, но причины этого пока не ясны. Так, Шроттер (Schrotter, 1959) в Мейсдорфе (ГДР) наблюдал, что во время вспышки массового размножения листовертки в 1957 г. на участке 120-летней дубравы площадью 18 га, заселенном муравьями с плотностью в среднем 10 гнезд на 1 га, дубы остались неповрежденными. Но два года спустя, при новой вспышке, не было заметно различий между этим участком и территориями без муравьев, если не считать небольшого участка, где плотность муравейников достигала 32 гнезда на 1 га.

Основываясь на данных массового размножения дубовой листовертки в ГДР в 1957 г. Руст (Rust, 1958) считает, что для подавления очага этого вредителя достаточно 4 гнезда на 1 га. Он установил, что 400 гнезд малого лесного муравья 18.VI 1957 г. за 10 час. собрали около 376 тыс. коконов и 472 тыс. бабочек дубовой листовертки. Кениг (König, 1956), наблюдая защитное действие рыжих лесных муравьев во время массового размножения этого вредителя в Вестфалии (ФРГ), также пришел к выводу, что 4 гнезда на 1 га достаточно, чтобы защитить лес.

Такие же цифры дает Гессвальд (Gösswald, 1958d, 1962b) на основании многолетних наблюдений. В работе 1962 г. он пишет, что на участке, где было много муравьев, сильно поврежденные дубы, на которых сохранились 0—30% листвы, составляли всего 4,8%, тогда как на участке без муравьев — 84,3%. В. Ю. Щепланов (1963), наблюдавший деятельность *F. polystena* в очаге дубовой листовертки в 1961 г. в Волгоградской области, считает, что эффективно муравьи защищают лес только при плотности 5—6 гнезд на 1 га. В другой работе (Щепланов, 1962) этот автор указывает, что средний муравейник малого лесного муравья удовлетворительно защищает листву дубов в радиусе до 35 м от гнезда.

По данным Отто (Otto, 1958e), в Баленштедте (ГДР) каждое из 400 гнезд малого лесного муравья (средняя плотность 6 гнезд на 1 га) собирало в июне 1957 г. в среднем 12 300 гусениц листовертки. В районе с высокой плотностью гнезд 75—90% дубов были очищены от вредителей, тогда как в участках с низкой плотностью муравьев только 20—60% дубов оставались неповрежденными. Плотность куколок в участках с муравьями также была втрое ниже, чем в контрольных. В более поздней работе (Otto, 1959a) Отто указывает, что защитный эффект муравьев хорошо заметен, особенно на нижних частях кроны, на расстоянии до 15—20 м от гнезда. Случаи уничтожения дубовой листовертки рыжими лесными муравьями отмечал также Б. А. Смирнов (1962).

Шуттер (Schütter, 1956) изучал влияние рыжих лесных муравьев и птиц на численность дубовой листовертки в Нижней Франконии (ФРГ). Он взял 3 опытных участка: 1) с муравейниками и с гнездами птиц (0,3 га), 2) с гнездами птиц, но без муравейников (1 га), 3) без муравейников и без птичьих гнезд (1 га). После обследования сохранности листвы оказалось, что на первом участке остались неповрежденными 53% листьев, на втором — 32% и на третьем — только 14%. Было также подсчитано количество яиц, отложенных самками дубовой листовертки, и оказалось, что на первом участке было на 38% меньше, а на втором на 12% больше яиц, чем на третьем.

Рыжие лесные муравьи уничтожают дубовую листовертку на всех стадиях развития (Gösswald, 1958d; Gösswald, Kloft, 1956a), однако наиболь-

ший эффект действия муравьев наблюдается в ГДР с мая по июнь (Otto, 1959a; Rust, 1958), так как молодые личинки от них обычно ускользают. Гессвальд (Gösswald, 1962b) подсчитал, что в очаге листовёртки рабочие одного гнезда уничтожают за день в среднем 65 — 75 тыс. гусениц, около 28 тыс. куколок и около 26 тыс. бабочек. Во время вспышки массового размножения листовёртки муравьи чаще посещают заселенные ею деревья и перестраивают систему дорожек. Форма охотничьей территории при этом меняется (Gösswald, 1962b; Gösswald, Kloft, 1956a). Б. С. Щербаков (1953) пишет, что во время массового размножения дубовой листовёртки в 1938 г. в Московской области муравьи одного среднего гнезда уничтожали в сутки около 7200 гусениц, а позднее, после окукливания — 6500 куколок вредителя. Истребление последних длилось около 20 дней, и за это время было уничтожено более 10 тыс. куколок. Когда начался вылет бабочек, муравьи переключились на питание ими, причем ловили их, главным образом, в момент выхода из куколок. За 30 дней лёта было уничтожено более 150 тыс. взрослых бабочек.

Швердтфегер (Schwerdtfeger, 1962) указывает, что на легких почвах защитное действие муравьев против дубовой листовёртки значительно выше, чем на тяжелых.

**Зимняя пяденица (*Operophtera brumata* L.).** По наблюдениям Б. А. Смирнова (1962, 1963), в очагах зимней пяденицы и дубовой листовёртки (первого вредителя больше) в Воронежской области рабочие довольно крупного гнезда малого лесного муравья (диаметр 300 см, высота 65 см) собирали в день в мае-июне в среднем 22 700 гусениц, из которых 86% (или 82% от общего количества насекомых в пище) составляли гусеницы зимней пяденицы. Муравьи приносили настолько много жертв, что не успевали затаскивать их в гнездо, и купол был зеленым от гусениц зимней пяденицы. На участке, где была колония малых лесных муравьев из 42 гнезд, деревья потеряли не более 10% листвы, тогда как в других местах встречались куртины совершенно оголенных дубов.

При отсутствии массового размножения одна семья малого лесного муравья уничтожает ежедневно в среднем 3500 гусениц зимней пяденицы и дубовой листовёртки, а в очагах массового размножения — до 33 тыс. ежедневно или около 1 млн. за весь период развития вредителей. Руст (Rust, 1958), наблюдая деятельность 400 гнезд малых лесных муравьев в Мейсдорфе (ГДР) в очаге дубовой листовёртки, обнаружил, что эти гнезда, помимо дубовой листовёртки, собирали в день около 10 тыс. гусениц зимней пяденицы.

Активно уничтожают зимнюю пяденицу и дубовую листовёртку также тонкоголовые муравьи (*F. exsecta*) (неопубликованные наблюдения Б. А. Смирнова).

**Малый еловый пилильщик (*Pristiphora abietina* Christ.).** Малый лесной муравей успешно снижает численность малого елового пилильщика. Большие исследования в этой области были проведены рядом исследователей (Borchers etc., 1960; Bruns, 1952—1956, 1958, 1960a; Schwerdtfeger, 1957, 1962; Ohnesorge 1957) в районе Клоппенбурга (Нижняя Саксония, ФРГ). Муравьи уничтожают личинок всех возрастов, но наиболее активно в конце личиночного периода и особенно в период ухода личинок на окукливание в почву. Средний муравейник (с 200 тыс. рабочих) уничтожает в день 1—10 тыс. ложногусениц, а крупный (с 500 тыс. рабочих) — 10—100 тыс. Так что за весь период развития елового пилильщика одна семья малого лесного муравья уничтожает от 100 тыс. до 1 млн. личинок (Bruns, 1954b). Через 1—2 недели после начала вспышки массового размножения личинки этого вредителя составляют около 90% пищи муравьев (Bruns, 1954 a—c, 1958). Охотятся муравьи на личинок пилильщика, по-видимому, преимущественно на земле. Так как наиболее интенсивно они уничтожают этих вредителей в конце личиночного периода, их деятельность слабо от-

ражается на сохранности хвои, и снижение численности вредителей заметно главным образом по резкому снижению плотности коконов в почве (Ohnesorge, 1957). Например, из 10 проб, взятых на расстоянии в среднем около 28 м от гнезд малого лесного муравья, в 9 не было найдено ни одного целого кокона (Bruns, 1954c). На графике, изображенном на рис. 86, видно, что с уменьшением расстояния от гнезда плотность коконов в почве сильно падает и, начиная с 30 м, остается почти постоянной и низкой. После того, как в Клоппенбурге леса были искусственно заселены (в 1950—1955 гг.) гнездами малых лесных муравьев, количество коконов елового

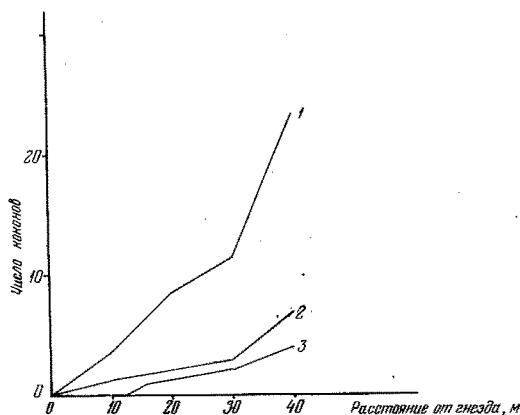


Рис. 86. Число коконов *Pristiphora abietina* в почве на площадке  $\frac{1}{18} \text{ г м}^2$  на различном расстоянии от гнезд *F. polyctena* (по таблице Bruns, 1954b)

1 — Хербст, 1952 г.; 2 — Хербст, 1953 г.; 3 — Фрюкхьяр, 1953 г.

пилильщика в почве снизилось на участке с муравьями до 22—35% по сравнению с контролем (Borchers etc., 1960; Schwerdtfeger, 1957, 1962). Аналогичные данные были получены Руппертшофеном (Ruppertshofen, 1955) в Мэльне (Шлезвиг-Гольштейн, ФРГ).

В латентной фазе очага елового пилильщика связи между количеством коконов в почве и расстоянием от гнезда не было обнаружено (Bruns, 1958).

Рыжий лесной муравей уничтожает ложногусениц елового пилильщика в небольшом количестве, а в питании лугового муравья они появляются лишь единично. Эти виды неспособны подавить вспышку массового размножения этого вредителя (Bruns, 1954b).

**Другие пилильщики.** Гессвальд (Gösswald, 1940 a, b) описывает случай, как при помощи искусственного переселения гнезд малого лесного муравья была подавлена вспышка массового размножения обыкновенного соснового пилильщика (*Diprion pini* L.) в посадках шотландской сосны в Германии. На участках, на которые муравьи были поселены уже после начала массового размножения, было предотвращено возникновение второй генерации. Эффект был замечен и на степени объедания хвои, особенно в тех местах, где были гнезда лугового муравья: последний вид не трогает личинок соснового пилильщика, и на его гнездовых территориях сосны были совершенно оголены. Рыжий лесной муравей уничтожает соснового пилильщика, но в небольшом количестве и не может оказывать серьезного влияния на численность этого вредителя (Gösswald, 1941c). Отто (Otto, 1961a) пишет, что рыжие лесные муравьи сыграли большую положительную роль во время вспышки массового размножения соснового пилильщика в ГДР в 1961 г. По наблюдениям Б. С. Щербакова (1939, 1953), во время массового размножения соснового пилильщика в начале 20-х годов в окрестностях Малоярославца (Московская область) семья рыжих лесных муравьев среднего размера уничтожала в сутки 3500—4500 ложногусениц.

Брунс и Шрадер (Bruns, Schrader, 1955) изучали распределение коконов рыжего соснового пилильщика (*Neodiprion sertifer* Feof.) в почве на разном расстоянии от гнезд малой и средней рас рыжего лесного муравья

и обнаружили, что первые неповрежденные коконы встречаются в почве не ближе 30 м от гнезд.

Воуте (Voûte, 1951) описывает случай, когда *F. rufa* и *F. polyclena* уничтожили 100% личинок *Pachynematus*, спускавшихся на окукливание на территориях своих гнезд в одном из заповедников ФРГ.

По данным Велленштайна (Wellenstein, 1957a), в районах, где много *Lyda abietis* количество личинок, находящихся в диапаузе, вблизи муравейников в 5 раз ниже, чем на контрольных участках. В Польше для борьбы с пилильщиком-ткачом *Acantholyda nemoralis*, наряду с другими методами, успешно применяется заселение лесов рыжими лесными муравьями (Koehler, 1963). Имеются сведения, что рыжие лесные муравьи также уничтожают личинок соснового звездчатого ткача *Lyda stellata* Christ (Haerdtl, 1943) и *Nematus* (Wellenstein, 1954).

**Шелкопряды.** Как показали исследования Гримальского (1960, 1963), на левобережном Полесье Украины муравьи «средней расы» (? *F. polyclena*) защищают лес от соснового шелкопряда (*Dendrolimus pini* L.) в радиусе всего 7 м, причем умерщвляются преимущественно гусеницы 2-го возраста, находящиеся либо вблизи дорожек, либо на деревьях, посещаемых муравьями из-за тлей. На крупных гусениц муравьи нападают, но им труднее справиться с ними. Муравьи «большой расы» (? *F. rufa*) уничтожают гусениц гораздо менее интенсивно: так, например, при искусственной высадке на расстоянии от 2 до 7 м муравьи «средней расы» уничтожали 100% гусениц соснового шелкопряда, а «большой» — 55%.

Более детально деятельность муравьев в очагах соснового шелкопряда была изучена М. С. Малышевой (1963б) в Савальском лесничестве Воронежской области. Прежде всего, на роль муравьев указывают косвенные данные: в очаге соснового шелкопряда не было ни одного гнезда рыжих лесных муравьев, а в соседних кварталах, где было около 2 гнезд на 1 га, массового размножения этого вредителя не наблюдалось. Автор проделала серию опытов с искусственной высадкой гусениц на деревья вблизи муравейников и показала, что гусеницы 4-го возраста, высаженные на расстоянии 10—15 м от муравейников малого лесного муравья, длительное время оставались целыми. В то же время гусеницы 1—3-го возрастов поедаются муравьями очень охотно. Малый лесной муравей также уничтожает молодых гусениц, только что вылупившихся из яйца и находящихся на яйцекладке. В первую очередь муравьи очищают те деревья, которые они посещают из-за тлей, независимо от расстояния до гнезда. Аналогичные результаты получались в том случае, когда рядом с деревьями выставались кормушки с сахарным сиропом.

Имеется указание Векверта (Weckwerth, 1952), что гнездо рыжего лесного муравья защищает от соснового шелкопряда участок с радиусом 50 м, но эти данные в свете последних работ представляются нам сомнительными.

В ряде работ имеются сведения о том, что рыжие лесные муравьи активно уничтожают монашенку (*Lymanthria monacha* L.) на всех стадиях развития, и в Германии даже применяли во время массовых размножений 1921—1923 и 1938 гг. искусственное расселение муравьев для защиты лесов от этих вредителей (Ambros, 1938, 1954, 1958; Н. Schmidt, 1934; Wellenstein, 1954a). В. И. Гримальский (1960) указывает, что в очагах монашенки, судя по сохранности хвои, радиус защитного действия муравьев не превышает 10 м. Вопреки наблюдениям большинства авторов, Роон (Roop, 1933) утверждал, что муравьи не нападают на гусениц этого вредителя. Возможно, он имел дело с гусеницами последних возрастов.

Имеются данные (Малышева, 1963б), что малые лесные муравьи интенсивно уничтожали гусениц непарного шелкопряда (*Porthetria dispar* L.) 3-го возраста, высаженных на дубы, которые эти муравьи посещали из-за тлей. По данным Ретюнина (1962), они уничтожают на юге Украины яйце-

кладки этого вредителя. Однако, по наблюдениям И. С. Аверкиева (1939), в очаге непарника в Бугульминском лесхозе рыжие лесные муравьи поедали его паразитов, в основном тахин. В норме в лесхозе куколки были заражены на 80—90%, в то время как в березовом лесу, где было много муравьев, зараженность куколок была всего 40%.

От сибирского шелкопряда (*Dendrolimus sibiricus* Tsh.), по данным Н. Г. Коломийца (1962), рыжие лесные муравьи защищают участок радиусом всего 5—7 м от границ гнезда. Муравьи нападают главным образом на гусениц 1-го возраста при выходе из яйца, а гусениц старше 3-го возраста не трогают. Мы также наблюдали в очаге сибирского шелкопряда в районе Тухтета (Красноярский край) островок необъеденных деревьев вокруг колонии *F. lugubris* из 3 гнезд. Однако в борьбе с этим вредителем рыжие лесные муравьи непригодны еще и потому, что условия девственной тайги, где обычно возникают очаги сибирского шелкопряда, мало подходят для их существования.

Во многих работах Павана и других (Pavan, 1950, 1951, 1959d, 1961b, etc.; Пере, 1951; Ronchetti, 1956) сообщается, что при помощи искусственного переселения рыжих лесных муравьев, главным образом *F. lugubris*, было подавлено несколько очагов походного соснового шелкопряда (*Thaumetopea pityocampa* Sch.) в Аппенинах.

Другие насекомые. По данным Швенке (Schwenke, 1957), муравьи *F. rufa* (с. l.), *F. pratensis* и *F. exsecta* охотятся на гусениц листовичничной минирующей моли (*Coleophora laricella* Hb.). Наблюдениями на дорожках и прямым подсчетом гусениц на деревьях установлено, что луговые муравьи снизили численность личинок на двух деревьях, которые они посещали из-за тлей, на 38 и 21,5%, по сравнению с контролем, за период с 15.IV по 6.V 1953 г. Луговые муравьи охотятся только на подвижных личинок и только на деревьях, где они собирают падь тлей. В Монтабауре (ГДР) было проведено искусственное переселение гнезд малого лесного муравья (Staudе, 1959) для борьбы с этим вредителем. Паван (Pavan, 1961a) сообщает, что *F. lugubris*, переселенные в Аппенины, уничтожают куколок и бабочек листовичничной моли.

А. Р. Кауцис (1956) сообщает, что рыжие лесные муравьи уничтожают гусениц сосновой хвоевой листовертки (*Cacoecia piciana* L.)

В. В. Строков (1954, 1956) наблюдал, как муравьи тащили в гнездо убитых гусениц лунки серебристой (*Phalera bucephala* L.) и совки-лишайницы (*Diptera alpium* Osb.). Однако мы пытались выкладывать гусениц последней вблизи дорожек обыкновенного рыжего лесного муравья и убедились, что из 10 гусениц муравьи убивали только одну. Группы гусениц совки-лишайницы мы находили на стволах и листьях деревьев в 1—2 м от муравейников. Б. А. Смирнов (1962) переселял искусственным путем гнезда рыжих лесных муравьев в очаги лунки серебристой в Воронежском заповеднике. В первый год молодые отводки собирали по 100 гусениц этого вредителя за день, а на второй год — по 1300 гусениц (или 96% от общего количества насекомых в пище).

После искусственного заселения еловых лесов гнездами малого лесного муравья в Клоппенбурге (ФРГ) в участках с муравейниками наблюдали снижение численности проволочников (Elateridae) до 42—71% по сравнению с контролем (Borchers, etc., 1960).

По данным многих авторов и по нашим личным наблюдениям, муравьи очень неохотно поедают личинок и взрослых жуков-листоедов. Так, например, несмотря на то, что на молодых дубах вокруг гнезд малого лесного муравья в Воронежском заповеднике летом 1955 г. было множество личинок и имаго дубового блошача (*Haltica saliceti* Weis.), в питании муравьев они появлялись лишь единично. Аналогичные наблюдения были сделаны Эйром (Ayre, 1959) в Канаде у листоёда *Chrysolina gemellata* Ross. и муравья *F. subnitens* Creight. Больше того, даже те листоёды, ко-

торых муравьи утаскивали в гнездо, через некоторое время выбрасывались несъеденными.

Бовей (Bovey, 1958) в Швейцарии показал, что рыжие лесные муравьи не оказывают влияния на численность *Eucosoma griseana*.

Интересно, что муравьи, разнося яйцевые коконы пауков, способствуют их расселению. В Мэльне (ФРГ) после искусственного заселения лесов муравьями численность пауков, особенно *Araneus omoedus*, возросла (Ruppertshofen, 1958). По данным того же автора, один паук уничтожает в течение жизни около 2000 насекомых, а плотность этих полезных беспозвоночных в Мэльне — 50—150 особей на 1 м<sup>2</sup>.

Рыжие лесные муравьи не трогают скрытноживущих стволовых и подкорневых вредителей, например короедов (Scolytidae), но могут поедать их паразитов (Wichmann, 1953).

Однако они могут воздействовать на численность стволовых и подкорневых вредителей косвенным путем, увеличивая число птиц, питающихся этими вредителями. Так, например, в Мэльне (Шлезвиг-Гольштейн, ФРГ) после того, как 800 га леса были искусственно заселены 850 гнездами рыжих лесных муравьев, число дятлов возросло в 5 раз (Ruppertshofen, 1955). Более детальные исследования Брунса (Bruns, 1957, 1960b, 1961) показали, что в участках хвойных лесов, где не было рыжих лесных муравьев, плотность гнезд птиц-дуплогнезdnиков была 2,5 гнезда на 1 га, а на участках с муравьями — 2,9 гнезда на 1 га. Исследования проводились в течение 5 лет, причем были учтены все гнезда на территории около 250 га. Процент вывода птенцов как в участках с муравьями, так и в участках без муравьев был одинаковым и равнялся 39%. Автор предполагает, что муравьи действуют на большинство птиц косвенно, изменяя растительность. В. В. Строков (1963а) провел на 23 пробных площадках учет гнезд птиц, гнездящихся на земле и в кустарнике, и обнаружил, что вблизи муравейников плотность их на 15,7% ниже. Однако эти птицы, как правило, стволовых вредителей не уничтожают.

Таким образом, муравьи охотятся на подвижных насекомых, живущих открыто. Живущих скрытно (стволовые вредители) или малоподвижных насекомых они почти не трогают. Из всех насекомых муравьи отдают предпочтение гусеницам, не покрытым волосками, таким, как гусеницы сосновой и зимней пяденицы, сосновой совки и дубовой листовертки. Несколько хуже, но все же достаточно эффективно, они уничтожают пилильщиков. Взрослых жуков, ядовитых личинок листоедов и гусениц, покрытых волосками, муравьи уничтожают гораздо хуже, и здесь радиус защитного действия гнезд не превышает 10 м. При отсутствии массового размножения, *Formica* (кроме *cinerea*) охотятся преимущественно на земле или на деревьях, которые они посещают из-за тлей. Но при увеличении численности каких-либо насекомых они начинают охотиться в местах концентрации пищи. Иногда может создаться впечатление, что они охотятся только на земле, так как с деревьев не спускаются фуражиры с добычей, но это не совсем верно. Дело в том, что, если добыча имеет крупные размеры, муравьи на деревьях своими нападениями вызывают сокращения жертвы, и она падает на землю, где другие рабочие окончательно убивают ее и уносят в гнездо.

Часто приводят количественное соотношение особей полезных и вредных насекомых в питании муравьев. Количество вредных насекомых, по данным разных авторов, различно (Eidmann, 1926—42%; Pavan, 1959a—60%). Но эти данные не имеют принципиального значения, так как регулирующая роль муравьев имеет место при увеличении численности какого-либо вида. Но в природе, как правило, массовые размножения наблюдаются лишь у вредных видов, а численность полезных энтомофагов (паразиты и хищники) не может превышать численности их жертв.

## 11. ТРОФОБИОЗ МУРАВЬЕВ С ТЛЯМИ И ЕГО ПРАКТИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ

Трофобиоз муравьев с различными видами *Homoptera* является одной из форм симбиоза животных. Впервые он был детально изучен А. К. Мордвилюком (1901). В последние годы, в связи с решением ряда практических вопросов, было получено много новых интересных сведений об этом явлении. Опубликован ряд работ обзорного характера (Nixon, 1951; Wellenstein, 1951, 1952; Гринфельд, 1961).

**Значение трофобиоза для муравьев.** Ряд видов равнокрылых хоботных (*Homoptera*), преимущественно тлей (*Aphidinea*), а также кокцид (*Coccinea*), листоблошек (*Psyllinea*) и цикадок (*Cicadinea*), выделяет большое количество экскрементов с высоким содержанием углеводов. Так, в сухом веществе экскрементов тлей содержится 85% углеводов и 3% (или 1—1,3% к общему весу) белка (Кузнецов, 1948; Кауцис, 1956). Состав

компонентов у разных видов различен. Так, экскременты *Cinara pectinatae* Nördl. состоят в основном из глюкозы и небольшого количества сахарозы, а *Stomaphis quercus* L. — преимущественно из сахарозы (Gontarsky, 1940)<sup>1</sup>.

Эти экскременты, называемые падью или медвяной росой, являются одним из основных компонентов пищи большинства видов муравьев (рис. 87). В настоящее время в Европе зарегистрировано 39 видов хоботных (35 — тли, 3 — червецы, 1 — листоблошка), с которыми связаны виды рода *Formica* (табл. 15). Представители подрода *Formica* s. str. связаны главным образом с наиболее продуктивными видами тлей из семейства Lachnidae, живущих на деревьях, преимущественно на хвойных. Представители других подродов связа-

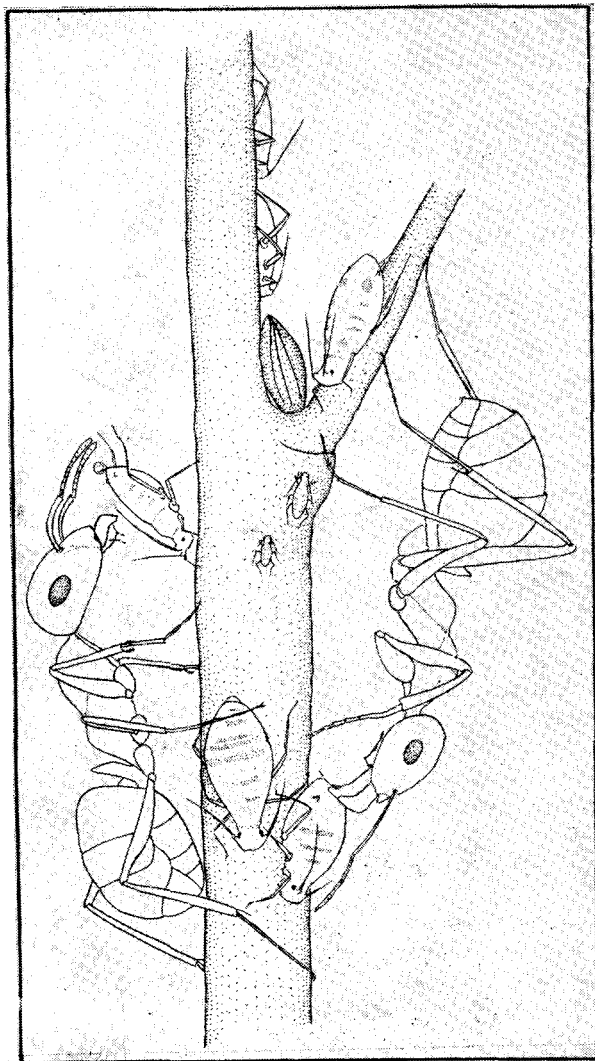


Рис. 87. Рабочие рыжего лесного муравья в колонии тли *Symydobius oblongus*

<sup>1</sup> Здесь, как и всюду в настоящей работе, названия тлей даются согласно синонимике Г. Х. Шапошниковой в «Определителе насекомых Европейской части СССР», т. 1. М.—Л., стр. 489—616.



Равнокрылые хоботные, с которыми связаны муравьи из рода *Formica*  
(Западная Европа, Европейская часть СССР)

Вид растения	Хоботные Вид (подотряд, семейство)	Подроды муравьев	Автор
Сосна обыкновенная	<i>Cinara pini</i> L. (Aph., Lach.)*	F	Zoebelein, 1956; Muller, 1960
»	<i>C. nuda</i> Mordv. (Aph., Lach.)*	F	Donisthorpe, 1945; Zoebelein, 1956; Ehrhardt, etc., 1961
»	<i>C. pinihabitans</i> Mordv. (Aph., Lach.)*	F, S, C	
Сосна горная	<i>C. neubergi</i> Arnh. (Aph., Lach.)	F	Zoebelein, 1956
Кедр сибирский	<i>C. cembrae</i> Chol. (Aph., Lach.)	F	Zoebelein, 1956
Ель	<i>C. grossa</i> Kalt. (Aph. Lach.)*	F, R	Gontarsky, 1940; Zoebelein, 1956; Ehrhardt, etc., 1961; Scheurer 1965
»	<i>C. pilicornis</i> Hart. (Aph., Lach.)*	F, S	Ehrhardt etc., 1961; Scheurer, 1965
»	<i>C. cistata</i> Buckt. (Aph., Lach.)	F	Zoebelein, 1956
»	<i>C. costata</i> Zett. (Aph., Lach.)*	F, S	Scheurer, 1965
»	<i>C. bogdanovi</i> Mordv. (Aph., Lach.)	F, R, S	Scheurer, 1965
»	<i>Physokermes piceae</i> Schrk. (Coc., Coccid.)	F, R, S	Zoebelein, 1956
Лиственница европейская	<i>C. laricis</i> Walk. (Aph., Lach.)	F	Gontarsky, 1940
Пихта	<i>C. pectinatae</i> Nördl. (Aph., Lach.)	F	Gontarsky, 1940
Бук	<i>Lachnus pallipes</i> Hart. (Aph., Lach.)	F	Schouteden, 1902; Zoebelein, 1956; Müller, 1960; Schmutterer, 1956
Дуб	<i>L. roboris</i> L. (Aph., Lach.)	F, S	Zoebelein, 1956; Schmutterer, 1958
»	<i>Stomaphis quercus</i> L. (Aph., Lach.)	F	Gontarsky, 1940
Береза	<i>Symydobius oblongus</i> Heyd. (Aph., Call.)*	F, S	
Осина	<i>Chaitophorus populeti</i> Panz. (Aph., Chait.)*	F, S, C	
»	<i>Ch. albus</i> Mordv. (Aph., Chait.)*	F	
Ольха	<i>Pterocallis maculata</i> Heyd. (Aph., Call.)*	C	
Калина	<i>Aphis viburni</i> Scop. (Aph., Aphid.)*	C	
Рябина	<i>Disaphis sorbi</i> Kalt. (Aph., Aphid.)*	F	
Боярышник	<i>Psylla crataegi</i> Schrnk (Ps., Psyll.)	F	Zoebelein, 1956
Различные яблоневые (яблоня, боярышник, рябина и др.)	<i>Aphis pomi</i> Deg. (Aph., Aphid.)*	F, C	Zoebelein, 1956
Мать-и-мачеха	<i>Anuraphis farfarae</i> Koch. (Aph., Aphid.)	S	Schouteden, 1902
Подорожник	<i>Aphis plantaginis</i> Goetze (Aph., Aphid.)	F	Donisthorpe, 1915
Вереск	<i>Arctorthezia cataphracta</i> Shaw. (Coc., Orth.)	S	Donisthorpe, 1915
Конский щавель	<i>Aphis fabae</i> Scop. (Aph., Aphid.)*	C, R	

Вид растения	Хоботные Вид (подотряд, семейство)	Подроды муравьев	Автор
Лютики	<i>Dysaphis ranunculi</i> Kalt. (Aph., Aphid.)	S	Donisthorpe, 1915
Сложноцветные	<i>Trama radidis</i> (Schrk.) (Aph., Aphid.)	S	Donisthorpe, 1915
»	<i>Aphis</i> sp. (Aph., Aphid.)*	S	
Корни злаков	<i>Forda formicaria</i> Heyd. (Aph., Lach.)	S	Donisthorpe, 1915
»	<i>F. marginata</i> Koch. (Aph., Lach.)	S	Donisthorpe, 1915
»	<i>F. trivialis</i> Pass. (Aph., Lach.)	R	Donisthorpe, 1915
»	<i>Parachletus cimiciformis</i> (Aph., Lach.)	F	Gösswald, 1934—1935
»	<i>Tetraneura ulmi</i> L. (Aph., Lach.)	S	Donisthorpe, 1915
»	<i>Anocia corni</i> F. (Aph., Anoc.)	F, S	Donisthorpe, 1915
Различные растения	<i>Newstedia floccosa</i> Deg. (Coc., Orth.)	F, S	Donisthorpe, 1915
Клен	?	(Aph.)* F	

Примечание. Названия тлей даны в соответствии с синонимикой Г. Х. Шапошниковой. Все данные о связи муравьев рода *Formica* с хоботными на территории СССР (отмечены звездочками) собраны автором в Московской и Владимирской областях в 1956—1965 гг. и публикуются впервые. Сокращения: Anoc. — Anocidae, Aph. — Aphidinea, Aphid. — Aphididae, C — *Coptoformica*, Call. — Callaphidiidae, Chait. — Chaitophoridae, Coc. — Coccinea, Coccid. — Coccidae, F. — *Formica* s. str., Lach. — Lachnidae, Orth. — Ortheziidae, Ps. — Psyllinea, Psyll. — Psyllidae, R. — *Formica sanguinea*, S. — *Serviformica*.

ны больше с тлями, живущими на травянистых растениях. Исключение составляют *F. cinerea* и *F. exsecta*, которые в лесах всегда предпочитают Lachnidae, но и эти виды чаще, чем *Formica* s. str., используют тлей с травянистых растений.

Одна семья рыжих лесных муравьев из 100 тыс. особей в течение 100 дней собирает около 10 кг пади, причем за день с одного дерева муравьи приносят в среднем около 60 г (Oekland, 1930 a,b, 1932). Более детальные исследования Цеблайна (Zoebelein, 1954, 1956) показали, что разные виды собирают различное количество пади. Семья *F. rufa* собирает за год в среднем 450—500 кг пади (или 90—100 кг сахара), а *F. polystena* — 290—300 кг пади (60—65 кг сахара).

Продуктивность различных видов тлей не одинакова. Так, за лето с колоний *Cinara nuda* Mordv. на соснах рыжие лесные муравьи собирают 70 кг пади с дерева за лето, с колоний *Cinara piceae* Panz. на ели — 30 кг с дерева, с колоний *Lachnus (Schizodryobius) pallipes* Hart. на буке 25—30 кг с дерева (Zoebelein, 1956). В течение сезона продуктивность разных видов также меняется. В лесах на юге ФРГ весной *F. polystena* собирают падь, главным образом, на ели (*C. piceae*), летом — на лиственнице (*C. laricis* Walk.), а во второй половине лета и осенью — на буке (*L. pallipes*) (H. Müller, 1960).

**Значение трофобиоза для тлей.** Уже давно было замечено, что колонии тлей, на которых муравьи собирают падь, находятся в гораздо лучшем состоянии, чем колонии тех же видов, не посещаемые муравьями. Даже простой учет тлей показывает, что численность Lachnidae в лесах в несколько раз увеличивается вблизи муравейников рыжих лесных муравьев (Кауцис, 1956; Schmutterer, 1956; H. Müller, 1958).

Сведения о том, что муравьи активно уничтожают естественных вра-

гов тлей (Мордвилко, 1901 и др.), как показывают современные данные, значительно преувеличены (Nixon, 1951). Более или менее эффективно *Formica* защищает тлей от наездников, гораздо меньше от личинок *Syrphidae* и совсем не защищает от божьих коровок (Wellenstein, 1952). Однако А. К. Мордвилко (1901) отмечал, что муравьи не предохраняют тлей от наездников. По нашим наблюдениям, муравьи не уничтожают личинок *Leucopis* (Diptera).

Кроме того, основным врагом тлей, например *L. pallipes*, часто являются птицы, поедающие зимующие яйца (Schmutterer, 1956).

Деятельность муравьев вызывает увеличение продуктивности тлей и скорости их развития (El-Ziady, Kennedy, 1956; El-Ziady, 1960; Banks, 1958). Однако различий в колониях тлей, посещаемых и не посещаемых муравьями, живущих на листьях одного возраста не обнаружено. По-видимому, разница в скорости развития и продуктивности вызывается тем, что муравьи переносят тлей на молодые части растений.

Известно также, что муравьи не только переносят тлей на более подходящие части растений, но и строят над ними галереи, защищающие их от врагов и прямых солнечных лучей (Мордвилко, 1901, 1936, и др.), и уносят зимующие яйца в глубь гнезда (Zwölfer, по Гринфельду, 1961). Мы наблюдали самок тлей в центре зимующего «клуба» из рабочих *F. fusca*.

Далеко не все виды тлей находятся в симбиозе с муравьями. Тлей, покрытых восковым или лаковым налетом, или живущих в галлах, муравьи не охраняют. Как показали исследования Э. К. Гринфельда (1961), в экскрементах этих тлей сахара отсутствуют. Тли, выделяющие падь и охраняемые муравьями, обладают рядом морфологических приспособлений к симбиозу. Так, например, у них сильно развиты перианальные волоски, на которых удерживается капля экскрементов, редуцированы играющие защитную функцию соковые трубочки и «хвостики» (Мордвилко, 1936; Н. Schmidt, 1952; Kloft, 1959a).

Присутствие муравьев, как показали опыты с применением радиоактивного фосфора, вызывает усиление экскреции у тлей почти вдвое (Banks, Nixon, 1958). Растения *Vicia fabae* выращивались в водной культуре с солями, содержащими  $P^{32}$ . Радиоактивность тлей, которых посещали муравьи, была вдвое выше, чем контрольных. После выделения капли экскрементов радиоактивность падала и возвращалась к прежнему уровню приблизительно через 20 мин. Когда эти колонии изолировали от муравьев, экскреция их постепенно падала до уровня контрольных колоний. Высасывание соков растений у тлей происходит при помощи своеобразного «насоса», помещенного в голову. В нормальных условиях этот «насос» работает с определенными интервалами, и при наличии муравьев эти интервалы укорачиваются.

Причины высокого содержания сахаров в экскрементах тлей до сих пор не ясны. Наиболее распространенной является гипотеза Бюсгена (по Гринфельду, 1961 и Гилярову, 1948), согласно которой тли «вынуждены» пропускать большое количество сока растений, для того чтобы получить необходимое количество белка. Сахара же остаются в избытке и выделяются с экскрементами. Однако имеется ряд фактов, не согласующихся с этой гипотезой.

1. Экскременты тлей содержат до 3% белка, а в соке растений его мало, всего 5% (по Кузнецову, 1948).

2. Нет сахаров в экскрементах сосущих насекомых, не связанных с муравьями, хотя и живущих на тех же растениях. Возможно, они идут на образование воска или лака, но их нет и у тлей, живущих в галлах и не выделяющих защитных покровов (Гринфельд, 1961).

3. У тлей имеются симбионты, способные, по-видимому, фиксировать азот воздуха (Штейнгауз, 1952).

М. С. Гиляров (1948) выдвинул другую гипотезу, согласно которой тли, не покрытые защитным восковым или лаковым слоем, «вынуждены» для поддержания нормального водного баланса поглощать большое количество сока. Большая часть воды при этом испаряется, а сахара и другие вещества выделяются с экскрементами. Эта гипотеза подтверждается опытами этого автора с *Aphis fabae* Scop.

Согласно третьей гипотезе, выдвинутой Э. К. Гринфельдом (1961), выделение сладких экскрементов является приспособлением тлей к симбиозу с муравьями, выработанным в результате длительной совместной эволюции, подобно железам многих мирмекофилов (*Lycaenidae*, *Pselaphidae*, некоторые *Staphylinidae*), выделяющих различные вещества, употребляемые муравьями в пищу.

Скорее всего правомочны обе гипотезы, однако, несомненно, нужно признать приспособление к защите от высыхания первичным.

**Практическое значение связи муравьев с тлями.** Как известно, многие тли являются серьезными вредителями растений. Поэтому при оценке экономического значения муравьев необходимо оценить их влияние на растения через посредство тлей, которых они охраняют.

Как показали исследования Клофта (Kloft, 1960с), тлей, живущих на деревьях, можно разделить на две группы: тли, сосущие из паренхимы, и тли, сосущие из флоэмы. Представители первой группы производят падь в небольшом количестве и поэтому не используются рыжими лесными муравьями. Точно так же муравьи не связаны с тлями, покрытыми восковым налетом. В то же время к этим группам и относятся почти все основные тли, вредящие лесу. Рыжие лесные муравьи в лесах используют выделения тлей, сосущих из флоэмы. Сюда относятся и представители семейства *Lachnidae*, предпочитаемые муравьями в хвойных лесах. Вред же от этих тлей, особенно по сравнению с видами, сосущими из паренхимы, ничтожен (Gösswald, 1941a; Kloft, 1953). Но при оценке экологического значения какой-либо группы нельзя принимать во внимание только один фактор. Как известно, основной вред от тлей на деревьях часто вызывается не тем, что они сосут сок, а тем, что своими экскрементами заклеивают устьица листьев и вызывают распространение сажистого грибка. Муравьи же, собирая экскременты, предотвращают эту опасность (по Халифману, 1963б). Опыты А. Р. Кауциса (1956) показывают, что стекла, положенные под деревьями, не посещаемыми муравьями, покрываются капельками экскрементов, а при наличии муравьев остаются чистыми.

Кроме того, следует учитывать, что муравьи в первую очередь охотятся именно на тех деревьях, которые они посещают из-за тлей (см. выше).

Немаловажное значение имеет падь как источник дополнительного питания для хищных и паразитических насекомых — наездников, сирфид и др. У этих насекомых увеличивается продолжительность жизни и плодовитость. Всего в ФРГ зарегистрировано около 300 видов насекомых, питающихся падью,  $\frac{2}{3}$  из которых полезны для леса (Zoebelin, 1955, 1957; Wellenstein, 1957с).

Основным критерием оценки роли муравьев являются изменения в состоянии деревьев, на которых они разводят тлей. Даже многолетнее разведение *Lachnidae* на одних и тех же елях, находящихся дальше 11 м от гнезд рыжих лесных муравьев, не влияет на состояние деревьев; лишь несколько елей, находящихся ближе 10 м от гнезда, снижают годовой прирост на 10% (Wellenstein, Muller, 1954). На прирост сосен разведение тлей вообще не оказывает влияния (Кауцис, 1956).

Однако даже *Lachnidae*, по-видимому, могут причинять вред молодым лесам и вызывать деформацию побегов, а в ряде случаев и гибель молодых елок (H. Müller, 1956a, 1960, и др.).

По наблюдениям, проведенным в ГДР и ФРГ, разводимая на дубах рыжими лесными муравьями тля *Lachnus roboris* L. не причиняет вреда

деревьям, но в Венгрии отмечены случаи, когда эта тля служила переносчиком язвы дубов (Schmutterer, 1956). По нашим наблюдениям, в Московской и Воронежской областях муравьи крайне редко разводят тлей на дубах, а чаще кормятся там выделяющимся из трещин соком. Единственную, действительно серьезную опасность в лесах представляют буковые тли (*Lachnus (Schizodryobius) pallipes* (= *L. longirostris*, *L. excicator*), охраняемые рыжими лесными муравьями. Эти тли вызывают дегенерацию камбия и образование трещин коры у буков. В свою очередь это ведет к заражению деревьев буковым язвенным грибом *Nectria ditissima*: на старых деревьях в результате отмирают крупные ветви, а молодые часто погибают. Поэтому в буковых и смешанных (хвойные и бук) лесах рыжие лесные муравьи приносят серьезный вред (H. Müller, 1956a, 1958; Schmutterer, 1956; Wellenstein, 1957c).

В садах тли также являются серьезными вредителями. Рыжие лесные муравьи, охраняя этих тлей, в частности яблоневую тлю *Aphis pomi* Deg., могут приносить в садах большой вред и являются здесь, безусловно, вредными насекомыми.

Но не следует забывать и о том, что падь тлей служит пищей для имаго многих хищных и паразитических насекомых, главным образом перепончатокрылых (наездников, ос) и двукрылых. В настоящее время насчитывается около 300 видов насекомых, питающихся падью, из которых  $\frac{2}{3}$  являются полезными (Zoebelin, 1956; Wellenstein, 1957b).

В последние годы в ФРГ все большее внимание уделяется лесному пчеловодству. В связи с тем, что луга с медоносами оказались распаханными, пасеки переносят в леса. В этих условиях пчелы собирают большое количество падевого меда. Наши пчеловоды отрицательно относятся к падевому меду, поскольку в ряде случаев наблюдается отравление пчел падью. Но ядовита лишь падь с некоторых растений (дуба, бархатного дерева, амурской сирени, ив). Мед же, полученный из пади лахнид, живущих на хвойных (*Cinara* sp. sp.), немногим уступает по качеству цветочному (Wellenstein, 1957b, 1958, 1960; Wellenstein, Müller, Kaeser, 1957; Kloft, 1960b).

Вблизи крупных колоний рыжих лесных муравьев (особенно *F. polyctena*) урожай падевого меда заметно увеличивается. На юго-западе ФРГ с середины июня до конца августа в 1958 и 1959 гг. проводилось обследование 40 пасек. Оказалось, что в лесах без муравьев среднее количество взятка на улей в 1,6 раз больше, чем на полях, а в лесах с муравьями — в 2,4 раза. Во всех случаях пчелы из пасек, расположенных у края леса, давали в среднем на 30% больше меда, чем с пасек, расположенных в глубине лесных массивов (Wellenstein, 1960).

## 12. ДРУГИЕ ИСТОЧНИКИ ПИЩИ

**Питание соком растений.** Весной, при недостатке пади, рыжие лесные муравьи часто кормятся березовым соком, выделяющимся из ран дерева. По наблюдениям Г. А. Миловановой (1963), рабочие *F. polyctena* сами могут прогрызать в коре небольшие отверстия, для получения сока. Летом часто можно видеть *Formica*, питающихся соком, выделяющимся из трещин коры дубов. Сок растений составляет около 4,5% пищи муравьев (Wellenstein, 1952).

Кроме того, некоторые растения имеют специальные органы, выделяющие нектар, которым питаются муравьи. По наблюдениям М. Д. Рузского и А. Гордягина (1894), нектарники на обертке цветка василька *Centaurea ruthenica* Lam. посещают *F. picea* и *F. rufibarbis* (?*cunicularia*), нектарники борщевика *Heracleum sibiricum* L. — *F. fusca*, нектарники серпухи *Serratula coronata* L. — *F. rufibartis*. В Румынии *F. fusca* по-

сецает нектарники *Taraxacum officinale* Wel., *Salvia verticillata* L., *Cirsium* sp. (Knechtel, Paraschivescu, 1962a).

Посещают муравьи и цветы некоторых растений. Так, в горах Средней Азии на цветах *Ferula* и *Prangos* часто можно в большом количестве видеть различные виды *Formica*.

**Питание семенами.** Исследования Зернандера (Sernander, 1906) показали, что семена многих, если не большинства, растений распространяются муравьями. Оказалось, что в Европе муравьи переносят семена более 220 родов растений (более 800 видов). Среди них такие массовые растения, как осоки (*Carex*), фиалки (*Viola*), марьянники (*Melampyrum*), васильки (*Centaurea*), лапчатки (*Potentilla*), перловник (*Melica*), ветреницы (*Anemona*), вероники (*Veronica*) и мн. др.

У многих растений (*Carex*, *Asarum*, *Allium*, *Melampyrum* и т. д.) имеются специальные выросты, носящие название «мюллеровых телец» или эласмосом, содержащие большое количество питательных веществ. Зернандер (Sernander, 1906) подробно описывает строение этих выростов и других образований, привлекающих муравьев, у различных европейских растений. Муравьи приносят семена в гнезда, отгрызают у них эласмосомы и затем выбрасывают семена из гнезда.

Кроме семян с эласмосомами, *Formica* употребляют в пищу орехи и ореховидные плоды (Stäger, 1933) и ягоды.

В питании *Formica* семена растений составляют около 0,2%. Одна семья рыжего лесного муравья собирает за лето от 40 до 60 тыс. семян (Wellenstein, 1952, 1953).

**Питание грибами.** Питание грибами у видов рода *Formica* почти не известно. В. Ю. Маавара (1955) указывает, что *F. picea*, обитающая на болотах Эстонии, разводит в ходах гнезда на торфяном субстрате грибы и питается ими. И. С. Малышев (1959) считает, что у самок, самостоятельно основывающих гнездо, дополнительным источником пищи являются гифы плесневых грибов, прорастающие на стенках камер, однако опыты этого автора (с *Lasius niger*) требуют дополнительной проверки.

## ЭКОНОМИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ МУРАВЬЕВ РОДА *FORMICA* И ВОЗМОЖНОСТИ НАПРАВЛЕННОГО ВОЗДЕЙСТВИЯ НА ИХ ЧИСЛЕННОСТЬ

### 1. ЭКОНОМИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ

Часто спрашивают о том, полезны муравьи (или какой-либо из видов муравьев) или вредны. Однако однозначный ответ на этот вопрос дать невозможно. Общеизвестно, что польза или вред — понятия относительные, и один и тот же вид в одних условиях может быть вредным, а в других — полезным для человека. Иными словами, польза или вред того или иного животного определяется не только его биологическими особенностями, но и условиями, в которых оно находится.

Рассмотрим некоторые аспекты воздействия муравьев на биоценозы.

1. Хищничество. Как видно из главы IX, рыжие лесные, тонкоголовые и песчаный муравьи активно уничтожают многих насекомых, причем отдают предпочтение тем видам, которые встречаются в больших количествах. Лучшей добычей являются голые гусеницы бабочек и ложногусеницы пилильщиков. Гусеницы, покрытые волосками, поедаются хуже, а скрытноживущих насекомых эти муравьи не трогают. В большинстве случаев хищничество муравьев — явление положительное: исключение представляют лишь выкормки дубового шелкопряда, где муравьи, поедая гусениц шелкопряда, могут приносить серьезный вред.

2. Трофобиоз с тлями. Это второй ведущий фактор в оценке экономического значения муравьев. В лесах (кроме буковых) муравьи разводят тлей из семейства Lachnidae, практически не приносящих вреда. Однако в других условиях, особенно в садах и в буковых лесах, эти насекомые охраняют вредные виды тлей, и поэтому все положительные стороны их деятельности сводятся на нет. Вред от разведения тлей в какой-то степени компенсируется тем, что падь служит важным источником дополнительного питания для многих паразитических и хищных насекомых (наездников, ос). При питании падью увеличивается продолжительность жизни и яйцепродукция этих полезных насекомых (Kloft, 1960a; Zobelein, 1955, 1957).

Большое значение имеет трофобиоз муравьев с тлями для лесного пчеловодства (глава IX).

3. Распространение ланцетовидной двуустки — третий ведущий фактор. Основными промежуточными хозяевами ланцетовидной двуустки являются представители подрода *Serviformica*, активность которых в уничтожении вредных насекомых ничтожна. Кроме того, в лесах, где *Formica* наиболее полезны, контакта их с домашними животными практически не происходит. Если же в лесу производится интенсивный выпас скота, то это уже само по себе приводит к гибели

леса, и поэтому охранять и расселять муравьев в этих условиях попросту нерационально.

4. Почвообразующая деятельность муравьев (глава VII) при всех условиях фактор положительный.

5. Муравьи разносят семена многих растений и таким образом расселяют их.

6. В настоящее время имеются некоторые данные, свидетельствующие о том, что муравьи каким-то образом способствуют распространению вирусных и бактериальных заболеваний насекомых. Д. А. Ховрина (1955) наблюдала, что в тех случаях, когда гусеницы дубового шелкопряда были изолированы от муравьев, гибель их от желтухи была ниже. Так, на летних выкормках на изолированных деревьях погибло от желтухи 25% гусениц, а на деревьях с муравьями — 47,5% (окуклилось в первом случае 65%, а во втором — 22,5%). Как сообщил мне латвийский лесопатолог А. Р. Кауцис, аналогичную закономерность он наблюдал в очагах соснового шелкопряда и соснового пилильщика в Латвии, однако никаких учетов в этом случае не проводилось. Возможно, повышенная заболеваемость гусениц вблизи муравейников связана с тем, что муравьи, нападая на гусениц, обрызгивают их муравьиной кислотой, но затем, не справившись, бросают. Такие ослабленные гусеницы становятся более восприимчивыми к заболеваниям и, в свою очередь, становятся источником эпидемий.

Подводя итоги, можно сделать следующие выводы.

1. В большинстве лесных биоценозов (исключая буковые леса и, возможно, молодые лесопосадки) рыжие лесные муравьи, *F. truncorum*, *F. exsecta*, *F. mesasiatica* и *F. cinerea* играют большую положительную роль, так как уничтожают многих вредных насекомых, улучшают почву, что способствует возобновлению леса, расселяют семена лесных растений. Разведение тлей не сказывается отрицательно на деревьях, так как в этих условиях муравьи разводят и охраняют практически безвредные виды тлей. Больше того, разведение муравьями Lachnidae создает благоприятные условия для существования других полезных насекомых-энтомофагов. Распространение ланцетовидной двуустки также не имеет значения в этих условиях, поскольку, во-первых, практически исключен контакт муравьев со скотом и, во-вторых, рыжие лесные муравьи, по-видимому, не являются основными дополнительными хозяевами этих сосальщиков. Таким образом, в наших лесах эти виды муравьев нужно охранять и искусственно расселять.

Другие лесные виды рода имеют меньшее значение, так как не способны оказать существенного влияния на численность вредных насекомых. Однако не следует забывать о почвообразующей деятельности этих насекомых и их роли в распространении семян.

2. В садах, плодовых и буковых лесах на первый план выступает трофобиоз муравьев с тлями и червецами, так как на буке и на плодовых деревьях муравьи охраняют вредные виды тлей и кокцид, что приводит к гибели молодых деревьев и усыханию части ветвей. Поэтому их положительная роль в уничтожении листогрызущих насекомых отступает на второй план.

3. На пастбищах все виды рода *Formica* вредны для человека, потому что они являются промежуточными хозяевами ланцетовидной двуустки, вызывающей дикроцелиоз у скота. Однако целесообразность уничтожения этих муравьев на пастбищах пока еще вызывает серьезные сомнения, поскольку неясно, как это может отразиться на растениях. После уничтожения муравейников возможны массовые размножения вредных насекомых и исчезновение ряда растений, семена которых распространяются муравьями.



## 2. ОХРАНА ПОЛЕЗНЫХ ВИДОВ МУРАВЬЕВ

Различные животные поедают муравьев и разрушают их гнезда. Наиболее серьезными врагами рыжих лесных муравьев являются дятлы и кабаны. Могут повреждать муравейники также мыши, птицы из отряда куриных, но вред от этих животных невелик. Медведей, хотя они часто разрушают муравейники до основания, также можно не принимать в расчет, поскольку в лесах, подверженных вспышкам массовых размножений вредителей, численность их ничтожна. Гибель отдельных муравьев, поедаемых мелкими певчими птицами, практически не имеет для семьи в целом никакого значения.

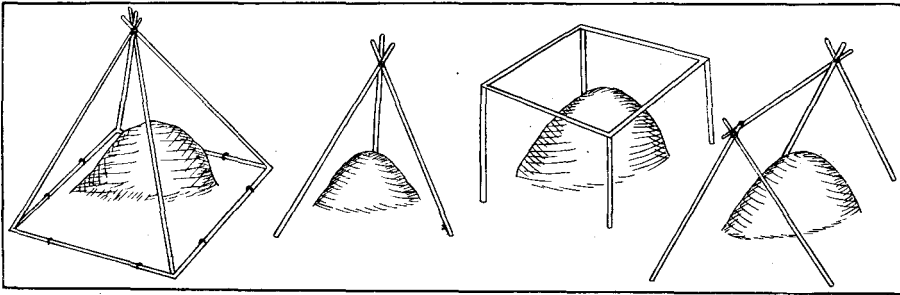


Рис. 88. Различные варианты каркасов колпаков для защиты муравейников

Дятлы, особенно часто зеленые дятлы и вертишейки, раскапывают муравейники рыжих лесных муравьев и поедают как самих муравьев, так и их личинок. Осенью и зимой, когда в гнездовом куполе муравьев мало, хорошо заметны идущие в глубь гнезда норы этих дятлов. Кабаны раскапывают гнезда и разбрасывают гнездовые купола.

Наиболее опасны повреждения для молодых искусственных отводков. Старые гнезда в большинстве случаев сравнительно быстро оправляются от этих повреждений. Но бывают и исключительные случаи. Тарбинский (1965) приводит один из таких примеров: в заповеднике «Сары-Челек» (Киргизия) в результате массового размножения кабанов оказались уничтоженными почти все муравейники с наружными постройками (*F. mesasiatica*, *F. pratensis*, *F. truncorum*). По мнению этого автора, для восстановления нормальной численности полезных видов муравьев необходимо проводить охрану муравейников при помощи колпаков из сетки.

В ФРГ, ГДР и Италии часто применяют для защиты муравейников от повреждения дятлами и кабанами колпаки из проволочной сетки. Аналогичные работы проводились в последние годы и в СССР: в Эстонии (Merihel, 1960) и в Закарпатье. Из палок диаметром от 5 см и выше делается каркас. Форма каркаса может быть самой различной. Несколько типов изображено на рис. 88. На этот каркас натягивается проволочная сетка с ячейками не более 2—3 см<sup>1</sup>. В последние годы в ФРГ начинают применять также и пластмассовые сетки (Kneitz, 1962).

Однако применение колпаков из сетки для муравейников, кроме исключительных случаев, вряд ли оправдано. Прежде всего, как справедливо писала польская исследовательница Ленькова (Lenkova, 1959), это может привести к нарушениям в естественных биоценозах. Птицы, таким образом, будут лишены дополнительного питания и, главное, не смогут освободиться в муравейниках от паразитов. Для нормального развития

<sup>1</sup> Подробное описание устройства защитных колпаков можно найти в работах Гессвальда (Gösswald, 1951a, 1954c), Ланге (Lange, 1955) и Кнайцца (Kneitz, 1962).

молодняка некоторых охотничье-промысловых птиц, например, фазанов, необходимо питание муравьиными личинками и куколками. Таким образом, накрывая муравейники сетками, мы улучшаем условия существования муравьев, но зато приносим вред многим полезным птицам. Кроме того, под плотной сеткой нарушается нормальный для гнезда режим температуры и влажности и в результате гнезда (но не семьи!) начинают разрастаться и обрастать сетку. Все эти нарушения отрицательно сказываются на скорости роста семей рыжих лесных муравьев (Lange, 1959a).

Лесопатолог А. Р. Кауцис из Латвии (Халифман, 1963a) предложил для защиты гнезд рыжих лесных муравьев от дятлов более простой и дешевый способ. Гнездо накрывается еловыми ветвями, верхушками кверху, причем здесь их связывают вместе, иными словами делают некоторое подобие шалаша над гнездом. Спустя некоторое время муравьи почти полностью закрывают эти ветки гнездовым материалом. После этого может быть наложен второй слой веток. При таком методе защиты дятлы не могут выкапывать в муравейниках норы; однако птицы могут принимать «муравьиные ванны» для того, чтобы очищаться от паразитов. Но нарушения терморегуляции в гнездах те же, что и при применении сеток.

Наибольший вред наносят полезным рыжим лесным муравьям люди. В результате неосознанного и бесхозяйственного отношения к этим полезным насекомым количество их вблизи больших городов катастрофически падает. Согласно подсчетам, проведенным В. В. Строковым (1963б) в лесах Подмосковья в радиусе до 50 км от Москвы (зеленая зона), из более чем 3 тыс. найденных муравейников 99,88% были частично или полностью разорены, а в радиусе 60—100 км разоренными оказалось 60% гнезд. В окрестностях Тамбова в радиусе до 15 км разорено 92% гнезд, а в радиусе 15—60 км—59—60% (там же). Все эти данные относятся лишь к тем муравейникам, которые еще живут. Но я приведу и другие данные. Если не считать Лосиноостровского заповедника, то ближайшие к Москве колонии наиболее полезных *F. aquilonia* и *F. polycтена* находятся на расстоянии около 50 км от нее. Даже плотность муравейников малоценной *F. rufa*, не строящей больших гнезд, в зеленой зоне Москвы не превышает одного гнезда на 1 км<sup>2</sup>.

Во-первых, разоряют муравейники гуляющие и отдыхающие люди. Им часто доставляет удовольствие сунуть в муравейник палку и посмотреть, что из этого получится. Во-вторых, муравьи используются для лечения ревматизма. Для этого в муравейник засовывают бутылку и ждут пока она наполнится муравьями. Собственно говоря, вред от того, что взяли бутылку муравьев из муравейника не так уж велик и за год численность будет восстановлена. Но при всей этой операции обычно варварски разрушают гнездо, так что масса муравьев погибает зря. При однократном нарушении муравейника он за год может восстановиться, но если это происходит постоянно, что мы и наблюдаем в действительности, через несколько лет гнездо погибает окончательно. Естественно, что нарушенное гнездо в течение длительного времени лес защищать не может.

Наибольший вред приносит рыжим лесным муравьям практикующиеся в некоторых районах пережигание муравейников на золу для удобрения огородов (Строков, 1960) и добыча «муравьиного яйца», т. е. куколки муравьев. Первое вообще является варварством, и так как, помимо уничтожения муравейников, вызывает повреждение корней живых деревьев и опасно в пожарном отношении. На добыче же «муравьиного яйца» следует остановиться подробнее.

Куколки муравьев, или так называемое «муравьиное яйцо», являются ценным продуктом для выкармливания некоторых певчих птиц и аквариумных рыб. Без него невозможно разведение фазанов в средней полосе

Европейской части СССР и в Западной Европе. Однако добыча этого продукта не поставлена у нас на необходимую научную основу. Занимаются добычей «яйца» промкооперация и частники, не заинтересованные в восстановлении муравейников. В ряде районов «муравьиным яйцом» кормят домашнюю птицу. Добывают его обычно таким способом: содержимое гнезда вместе с куколками высыпается на ровную площадку без травы (ток), окруженную кусками коры или ветками, под которые муравьи стаскивают куколок, спасая их от солнца. Никаких сроков при этом не соблюдается. Выбираются наиболее крупные, а следовательно, наиболее полезные для леса, гнезда.

В результате подобной деятельности рыжие лесные муравьи местами полностью исчезают. Для защиты леса лесопатологи заселяют эти участки муравьями, но новые гнезда часто сразу же разрушаются браконьерами, что можно наблюдать, например, в Воронежском и Приокско-террасном заповедниках.

В то же время даже в первой инструкции по сбору «муравьиного яйца», опубликованной в 1915 г. (Пащенко, 1915) указываются меры, соблюдение которых значительно снизило бы гибель муравейников, а именно:

- 1) после разрытия муравейника куча должна хорошо заравниваться;
- 2) остающиеся на току муравьи вместе с частью «яиц» должны обязательно высыпаться снова в родное гнездо;
- 3) из каждого муравейника, даже самого большого, нельзя брать «яйца» два раза в год;
- 4) нельзя собирать «яйца» весной, когда в гнездах находятся куколки половых особей.

Но сборщики «муравьиного яйца» интересуются обычно только непосредственной прибылью и никаких мер, для того чтобы муравейники могли восстановиться, не принимают. В настоящее время совершенно необходимо изъять сбор «муравьиного яйца» из рук частников и поставить это дело под государственный контроль. Показателен опыт ГДР, где были созданы государственные муравьиные фермы для получения «муравьиного яйца» (Rust, 1958). На этих фермах выделены специальные племенные гнезда (наиболее крупные) и гнезда для получения куколок. Параллельно с взятием куколок производится искусственное расселение гнезд, так что количество гнезд для получения куколок не уменьшается, а увеличивается год от года. Ферма в Мейсдорфе заложена в очаге дубовой листовертки, что, с одной стороны, обеспечивает муравьев пищей, а с другой — способствует сохранности этих дубовых лесов. От одного гнезда получают 1—2 л свежих куколок. К 1962 г. ферма предполагала увеличить число гнезд, чтобы получать 1000 л куколок.

Кроме того, разработан прогрессивный метод получения куколок при помощи вставляемых в гнездо деревянных брусков с отверстиями, предложенный латвийским лесопатологом А. Р. Кауцисом (Халифман, 1963). Этот метод позволяет быстро получить куколок, слабо разрушая гнездо. Правда, он может быть применен только в организованном хозяйстве. Метод этот состоит в следующем: в купола гнезд не глубоко от поверхности вкапывают деревянные бруски толщиной 25 и шириной 30 см. С одной стороны в бруске высверлены углубления около 20 см длиной. Муравьи используют их для хранения и выращивания куколок. Для того, чтобы взять куколок, нужно аккуратно вынуть брусок и просто высыпать их из углублений в приготовленную тару. После этого брусок снова вставляют в гнездо. В сухие годы бруски необходимо периодически увлажнять, так как в противном случае муравьи воспитывают молодь в более глубоких частях купола.

Большой ущерб делу охраны муравьев наносит то, что до сих пор рыжие лесные муравьи не включены в число объектов, охраняемых законом об охране природы. Поэтому сейчас нет оснований для применения адми-

нистративных мер по отношению к лицам, разрушающим муравейники. В результате создается парадоксальное положение: человек, срубивший дерево без соответствующего разрешения, считается браконьером и подвергается штрафу, человек же, разрушивший муравейник, оставляет беззащитными четверть гектара леса, которые могут погибнуть при первой же сильной вспышке массового размножения вредителей, но браконьером не считается. Если бы разрушение муравейника не приносило разрушителям материальных выгод (и часто значительных), можно было бы ограничиться только пропагандой пользы муравьев, но в сложившейся ситуации необходимы строгие административные меры.

Еще в прошлом веке в Германии был принят закон об охране муравьев. Недавно такой же закон был принят в Италии, и совещание представителей министров стран-участниц Международной комиссии по биологической борьбе (CILB) обратилось к странам-участницам (большинство капиталистических стран Европы) с рекомендацией принять такой закон у себя.

В СССР в последние годы все чаще появляются выступления в печати и по радио о необходимости охраны этих полезных насекомых. Выпущены листовки и плакаты, пропагандирующие полезную деятельность муравьев (Б. А. Смирновым в Воронежской области, П. И. Мариковским в г. Томске, Всероссийским обществом охраны природы, Ивано-Франковским управлением лесного хозяйства Львовского совнархоза). Расширение такого рода пропаганды сыграет большую роль в охране муравьев.

### **3. ИСКУССТВЕННОЕ РАССЕЛЕНИЕ ПОЛЕЗНЫХ ВИДОВ МУРАВЬЕВ**

Рыжие лесные муравьи расселяются самостоятельно довольно медленно. Поэтому, помимо охраны полезных муравьев, широко применяется их искусственное расселение в те леса, где они отсутствуют и где имеется угроза массовых размножений хвое-листогрызущих насекомых. Наибольшей опасности в этом отношении подвергаются вновь созданные леса на старопахотных землях и сосновые монокультуры (Длусский, 1958; Коehler, 1959; Кауцис, 1963).

Искусственное расселение муравьев имеет смысл производить лишь в уже затронутых человеком лесах, т. е. в лесах Средней полосы и Юга Европейской части СССР, местами в горах Средней Азии и Кавказа, а в Сибири лишь вблизи крупных городов. В девственных лесах отсутствие муравьев в тех или иных участках, как правило, объясняется не тем, что они не могли сюда попасть, а тем что условия (сомкнутость крон, близость почвенной воды) в этих местах не подходят для их гнездования.

Важное значение для успеха искусственного расселения играет правильный подбор видов муравьев. При подборе необходимо учитывать экологические особенности разных видов.

Первым этапом при проведении искусственного расселения является учет естественных муравейников. Вначале производятся рекогносцировочные маршрутные учеты для сравнительной оценки численности муравьев в разных участках и для того, чтобы найти и выявить наиболее крупные естественные колонии, которые в дальнейшем могут послужить маточными, откуда будет браться материал для искусственного расселения. Такие учеты лучше проводить по просекам и дорогам. Затем проводят уже полные учеты муравейников в тех участках, куда предполагают переселять муравьев, для того, чтобы разработать план переселения и оценить, сколько отводков нужно будет взять.

При искусственном расселении рыжих лесных муравьев в хвойных лесах в среднем достаточно 4 гнезд на гектар для того, чтобы предотвра-

тить вспышки массового размножения большинства хвое-листогрызущих вредителей (Gösswald, 1958e, и др.). В дубравах Средней полосы и в лесах на юге Европейской части СССР плотность должна быть выше — около 6 гнезд (Щебланов, 1962). Обычно в литературе рекомендуется расселять гнезда в шахматном порядке, через каждые 50 м (Gösswald, 1942a, и др.), но приживаемость гораздо выше, если гнезда поселять группами.

Кроме того, многие искусственные отводки после переселения сами меняют место, так что 50-метровые интервалы все равно нарушаются. Поэтому при искусственном расселении не следует стараться размещать гнезда в шахматном порядке, а лучше поселять их небольшими группами, сохраняя, однако, при этом среднюю плотность около 4 гнезд на 1 га.

В том случае, если маточная колония расположена вблизи участка переселения и достаточно велика, чтобы взятым из нее материалом можно было заселить весь участок, проводят единовременное полное заселение. Однако так бывает далеко не всегда. Часто приходится возить отводки издалека, что сильно удорожает переселение. Поэтому в таких случаях расселение производится в два этапа. Вначале перевозят несколько десятков гнезд и заселяют лишь небольшую часть участка, создавая здесь вторичную искусственную маточную колонию. И лишь спустя два года из этой колонии берут материал для заселения всего участка. Приблизительно по такой схеме проводили переселение итальянские специалисты под руководством проф. Павана (Pavan, 1959 и др.). Примером рационального подхода к использованию естественных богатств служит опыт латвийских лесопатологов (Каудис, 1963), которые брали материал для искусственного расселения из тех лесов, в которых намечались сплошные рубки. Муравейники брались по возможности целиком, так как сплошные рубки все равно ведут к гибели гнезд.

Искусственные отводки лучше всего перевозить в жесткой таре, удобнее всего в фанерных бочках (рис. 89) с плотными деревянными крышками. На близкие расстояния можно перевозить муравьев в мешках, причем они лучше выживают, если внутрь мешка положить согнутые еловые ветки, которые пружинят и создают жесткий каркас (Каудис, по Длусскому, 1963в). Мешки, естественно, нельзя класть друг на друга, так как при этом часть муравьев, особенно нежные личинки и куколки, могут быть повреждены.

Для переселения часть купола маточного муравейника вместе с рабочими муравьями и молодью совковыми лопатами накладывают в тару. При этом нужно стараться не разрушать оставшуюся часть муравейника. Земляную часть гнезда трогать не следует, так как при перевозке в земле очень много муравьев гибнет. Чтобы маточный муравейник сохранился, от него не следует брать больше половины купола. От крупных муравейников можно взять несколько отводков. После того, как работа окончена, следует слегка присыпать разрушенную часть подстилкой, но ни в коем случае не стараться придавать гнезду «правильную» форму, разрушая оставшуюся половину гнезда.

Во время взятия отводка нужно следить, не попадают ли среди муравьев крупные мирмекофильные стафилиниды (*Lomechusa*, *Atemeles*). Если они будут обнаружены, отводки из этого муравейника брать не следует, а если они уже насыпаны в тару, их следует высыпать обратно. Муравейник, зараженный этими насекомыми, будет плохо развиваться и муравьи будут слабо истреблять вредителей.

Так как укусы муравьев довольно болезненны, а муравьиная кислота может вызывать у некоторых людей воспаление кожи, следует позаботиться об одежде. Работать удобнее в резиновых перчатках. Рукава лучше стянуть у запястья веревочками или резинкой. Можно использовать и противоклецовые комбинезоны.

Один из решающих факторов успешного искусственного расселения — это правильный подбор мест для поселения отводков. Расселение производится в такие насаждения, где нет гнезд конкурирующих видов. Отводок нельзя поселять ближе, чем в 100 м от гнезд других видов *Formica s. str.* и *F. sanguinea* (Мариковский, 1962б) и ближе 50 м от гнезд *Lasius fuliginosus*.

Нельзя селить муравьев в низинках с застойным увлажнением почвы. Лучше всего отводки приживаются на склонах небольших пригорков. Поскольку для зимовки муравьи роют глубокие ходы, уровень почвенной воды должен быть не ближе 2 м от поверхности. Не пригодны и участки со слабым почвенным покровом и близлежащими материнскими породами (Мариковский, 1963б).

Отводок следует помещать так, чтобы он в течение нескольких часов (лучше в первой половине дня) находился на солнце. Особенно хороши северо-западные края небольших полянок. В смешанном лесу лучше выбирать место вблизи сосен или елей, так как на этих деревьях муравьи



Рис. 89. Перевозка гнезд рыжих муравьев в Италии (Ravan, 1959; Palma, 1965)  
На нижней фотографии видна фанерная бочка для перевозки отводков

охотнее всего и с наименьшим ущербом для леса разводят тлей. Хорошо, если гнездо поселено вблизи старого, но не трухлявого пня, источенного насекомыми, но в нем ни в коем случае не должны жить муравьи, даже мелкие. Для малого муравья наличие пня совсем не обязательно. Некоторые авторы (Щербаков, 1939, 1953; Pavan, 1959d, и др.) рекомендуют вкапывать пни на месте предстоящего поселения, привозя их из других мест, но опыт показывает, что такие затраты ничем не оправданы. Можно высыпать отводки у основания стволов больших деревьев с освещенной стороны.

Ряд исследователей рекомендует перекапывать почву перед поселением отводка и делать острой палкой «ходы» в земле (Малышева, по Максимову, 1965, и др.). Считается, что при этом муравьи скорее начинают делать подземную часть гнезда. Однако сравнение результатов переселений, проведенных таким способом и без подготовки, не показывает разницы в приживаемости отводков.

Если в районе переселения обитает много дятлов, отводок на месяц-два необходимо прикрыть колпаком из сетки или ветками. Хорошие результаты дает метод, предложенный М. С. Малышевой (Максимов, 1965): переселенные отводки лучше приживаются, если их прикрывать слоем сухих листьев толщиной 10—15 см.

Сразу же после переселения лучше подкормить муравьев, высыпав на поверхность купола 30—50 г сахарного песка. При ранневесеннем переселении подкормку можно сделать и надрезав кору на одной из веток берез вблизи муравейника. Сладкий березовый сок заменяет муравьям сахарную подкормку.

Расселение рыжих лесных муравьев производится тремя способами.

1. Ранневесеннее переселение (первый метод Гессвальда). Этот метод был подробно описан Гессвальдом в 1955 г. (Gösswald, 1955a). В СССР начал впервые применяться в Латвии А. Р. Кауцисом (Длусский, 1963b). Проводится ранней весной сразу же после таяния снега, как только в гнезде образуется «тепловое ядро», что можно установить, периодически измеряя температуру в куполах некоторых муравейников. В это время самки поднимаются снизу в «тепловое ядро» и начинают откладывать яйца (см. главу V). В это время набирают лопатами гнездовой материал из верхних частей конуса. При таком переселении достаточно брать 50—100 л гнездового материала.

2. Переселение с куколками. В СССР до недавнего времени переселяли муравьев именно этим методом; применялся Щепляновым (1962) в Волгоградской области. Переселение производится в тот период, когда в гнездах имеются куколки крылатых половых особей. Куколки обычно находятся во «внутреннем конусе» гнезда (см. главу VII). Для отводка берется 100—200 л гнездового материала. Необходимо, чтобы в соседних поселенных гнездах были куколки как самок, так и самцов. Пол можно определить, вскрывая оболочку кокона тонким пинцетом.

3. Переселение с дополнительной подсадкой самок (второй метод Гессвальда). Этот метод наиболее широко применяется в ГДР, ФРГ и Италии. В СССР его впервые начал применять Б. А. Смирнов в Воронежском заповеднике. Метод был разработан Гессвальдом в 1939 г. и подробно описан в более поздней работе этого же автора (Gösswald, 1957a).

Во время брачного лета собирают крылатых самок и самцов. Для этого за границей иногда применяют специальные ловушки (рис. 90). Над гнездом делается колпак с деревянным или металлическим каркасом, обтянутым марлей. В верхней части колпака укреплен воронка, на узкую часть которой надета резиновая трубка, соединяющая воронку с большой банкой. В банку кладут немного гнездового материала без муравьев.

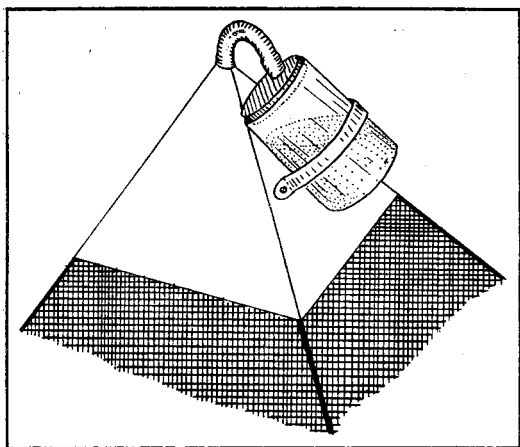


Рис. 90. Ловушка для отлова крылатых половых особей

Крылатые самки и самцы поднимаются по стенке колпака вверх, попадают в воронку и оттуда в банку. Банки периодически собирают.

Б. А. Смирнов и Г. А. Милованова, применявшие этот метод, отказались от использования ловушек, поскольку они пригодны лишь в том случае, когда происходит массовый лет крылатых. Часто же, особенно при затяжной холодной погоде, крылатые особи не поднимаются вверх, а расползаются от муравейника по земле. Сбор крылатых производился вручную на куполах муравьиных гнезд, куда самки и самцы часто вылезают в массе.

После отлова самок и самцов сажают в проволочные садки, на дно которых положено немного гнездового материала или слегка влажной подстилки. В садке происходит оплодотворение, после чего самцы погибают, а самки сбрасывают крылья и зарываются в подстилку. В таком виде их можно хранить больше недели, особенно если подкармливать сахарным сиропом, и при необходимости пересылать по почте. Желаящим более подробно ознакомиться с методами содержания самок можно рекомендовать воспользоваться работами Гессвальда (Gösswald, 1940с, 1951с) и Шмидта (С. Schmidt, 1954).

Само переселение производится следующим образом: из маточного гнезда берутся отводки, как и при втором методе, но при этом можно не обращать внимания на то, попадают в отводок самки или нет. Отводок поселяют на новом месте, а спустя четыре дня, когда муравьи успокоятся, в него выпускают оплодотворенных самок. Гессвальд (Gösswald, 1957а) рекомендует подсаживать 200 самок, однако опыт Б. А. Смирнова показывает, что достаточно 30.

Если сравнить между собой все три метода, то оказывается, что наилучшая приживаемость (90—98%) искусственных отводков наблюдается при ранневесеннем переселении. Приживаемость отводков при переселении вторым и третьими способами составляет 60—90%. Как показали исследования А. Р. Кауциса, доложенные им на 2-м симпозиуме по использованию муравьев для борьбы с вредителями леса (Максимов, 1965), основной причиной этого является то, что семьи при более поздних переселениях страдают от недостатка пади, кочуют в поисках тлей от одного дерева к другому и истощаются. Ранней весной в теле рабочих содержится большое количество запасных питательных веществ, и к моменту появления тлей муравьи успевают разведать «тлевые» деревья, и переселение, если оно происходит, бывает более «организованным», т. е. проходит с меньшими потерями.

Как первый, так и второй методы переселения гораздо дешевле третьего, поскольку не нужно проводить сложной работы по отлову и содержанию половых особей. Однако ими можно переселить муравьев только на небольшие расстояния, в пределах одного лесничества. Для дальних переселений более пригоден третий способ. На практике часто применяют все три способа, последовательно чередуя их, так как это позволяет проводить работу в течение длительного времени. Все работы по переселению муравьев заканчиваются к середине — концу июня.



Стоимость заселения гектара леса при плотности 4 гнезда на 1 га, по подсчетам А. А. Захарова (Максимов, 1965), составляет 1 руб. 13 коп. Расселение третьим методом обходится дороже, однако и в этом случае стоимость заселения 1 га дубовых лесов приблизительно равна убытку в результате потери прироста от объединения листы дубовой листоверткой только за один год (Gösswald, 1962b).

Следует также остановиться на методах, предложенных польским исследователем Келером (Koehler, 1959) для условий, когда очень мало материала для расселения. Метод колонизационных центров заключается в следующем: в первый год переселяют два гнезда малых лесных муравьев, причем размещают их на расстоянии не менее 80 м друг от друга. В следующем году из каждого гнезда берется несколько отводков объемом всего 20—30 л, которые размещают вокруг этих гнезд на расстоянии до 50 м. В последующие годы делают новые группы гнезд, заселяя таким образом всю территорию. Метод укрепления отводков состоит в следующем: за месяц до вылета крылатых производят заселение участка небольшими 20—30-литровыми отводками. Спустя 2 недели после переселения из крупных гнезд, намеченных предварительно, отбирают куколок половых особей. Все куколки перемешиваются (чтобы избежать появления особей одного пола в новом отводке или инбридинга), и затем на поверхность каждого из отводков высыпается по 200—300 куколок, которых рабочие затаскивают в гнездо. После лёта самки, вышедшие из этих куколок, принимаются отводками обратно.

Все, что говорилось выше о методах расселения, относится лишь к рыжим лесным муравьям. Расселение гнезд красноголового и тонкоголового муравьев возможно проводить вторым и третьим методами.

Ранневесеннее переселение для них непригодно, поскольку гнезда часто моно- или олигогинные, и есть риск либо оставить маточное гнездо без «царицы», либо перевезти отводок без самки, который погибнет.

В последние годы в СССР начата работа по разработке методов искусственного расселения песчаного муравья (*F. cinerea*) (Длусский, 1963а, сообщение Б. А. Смирнова на 2-м симпозиуме по использованию муравьев для борьбы с вредителями леса, информация о котором содержится в статье Максимова, 1965). Наибольшая трудность заключается в том, что эти муравьи живут в подземных гнездах. Транспортировка же муравьев с землей приводит к массовой гибели рабочих. Один из выходов из того положения был предложен Б. А. Смирновым: в некоторых местах песчаные муравьи строят рыхлые неправильные постройки из хвои. Переселение муравьев с растительными остатками из таких построек можно проводить так же, как с рыжими лесными муравьями. Нами было в свое время высказано предположение, что возможно насыпать муравьев вместе с землей в садки из проволочной сетки. Так как *F. cinerea* строит гнезда в песчаной почве, песок должен легко просеиваться через сетку.

В августе при расколке гнезд *F. cinerea* в них всегда можно обнаружить большее количество оплодотворенных самок в верхних камерах гнезда. Самок следует перевозить в садочках или больших пробирках с небольшим количеством рабочих и молоди. На то место, куда будет переселено гнездо, нужно положить куски коры или дерева, расположив их в виде кольца, а затем в центр кольца высыпать самок вместе с небольшим количеством содержащихся с ними рабочих и молодью. В этом случае рабочие сразу же затаскивают самок и молодь под укрытие. После этого можно высыпать и остальных рабочих.

Методика эта пока весьма приблизительна, так как больших опытов по расселению *F. cinerea* не проводилось.

Первые год-два за всеми переселенными муравейниками нужно установить наблюдение. При необходимости отдельные гнезда следует усиливать куколками половых особей или самками, взятыми из других гнезд

(обязательно того же вида, лучше всего из маточной колонии). Как показали исследования голландского ученого Элтона (E. Elton, 1952), принятие чужих самок легче всего происходит ранней весной, в период образования «теплового ядра». Однако в это время самок в природе практически нет. Содержание же самок в садках в течение года пока мало рационально, так как смертность их очень высока.

В заключение хотелось бы сделать некоторые замечания о месте рыжих лесных муравьев в системе мероприятий по защите леса. В работах некоторых западноевропейских исследователей, например Гессвальда, иногда проскальзывает мысль, что с помощью муравьев можно полностью защитить леса от большинства вредителей. Однако это едва ли осуществимо. Во-первых, муравьи малоэффективны против таких серьезных вредителей, как шелкопряды, короеды, подкорный клоп, проволочники и т. д., т. е. против волосатых гусениц и скрытноживущих насекомых. И, во-вторых, в отдельные годы муравьи не могут, например, справиться с дубовой листоверткой. И, наконец, самое главное, муравьи пригодны только как профилактическая мера, а если вспышка возникла, переселение муравьев в очаг вредителя мало что дает, поскольку пройдет по крайней мере год, прежде чем рабочие из переселенных отводков начнут активно охотиться.

В то же время использование муравьев должно быть одним из важных звеньев в комплексе мероприятий, направленных на создание лесных биоценозов, устойчивых к вспышкам массового размножения вредителей. Разработка таких комплексов — одна из первоочередных задач ближайшего будущего.

#### 4. ДЕЙСТВИЕ ЯДОВ НА МУРАВЬЕВ И БОРЬБА С ВРЕДНЫМИ ВИДАМИ

При комплексном использовании различных методов борьбы с вредителями леса следует учитывать тот факт, что применение химических средств часто отрицательно действует на энтомофагов. Накоплен уже огромный материал, показывающий, что при применении химического метода большинство паразитов и хищников погибает, что может вызвать на следующий год новое размножение вредителя.

В отличие от большинства энтомофагов, рыжие лесные муравьи проявляют высокую устойчивость к ядам. Правда, отдельные особи гибнут и часто они очень восприимчивы (например, *F. rufa*), однако гнездо остается, и население в нем довольно быстро восстанавливается. У *F. rufibarbis*, например, после затравливания гнезда арсенитами и гибели части особей, оставшиеся рабочие начинают интенсивно откладывать яйца и таким образом семья регенерирует (Gösswald, 1938c).

Опыты В. Н. Старка (1954) показали, что через 3—4 дня после опыливания ДДТ и ГХЦГ в верхней части холмика рыжих лесных муравьев не наблюдалось рабочих. Однако через некоторое время деятельность семей восстановилась, хотя и была менее интенсивной. В 15 муравейниках было заложено по 0,5 кг дуста ГХЦГ. Вскоре все рабочие погибли. Через 35—40 дней деятельность гнезд восстановилась. Вторичная затравка таким же методом вызвала гибель только 50—60% особей, а в муравейниках, затравливавшихся в 1952 г., при затравливании тем же ядом в 1953 г. гибели рабочих почти не наблюдалось.

Как показали наблюдения М. С. Малышевой (1963 а, б), в Савальском лесничестве Воронежской области после опыливания лесов 10%-ным дустом ДДТ 21—25.VII 1961 г. против гусениц сосновой пяденицы наблюдалась высокая смертность фуражиров в гнездах *F. polycetena*. Муравьи начали охотиться лишь спустя 2—3 недели после опыливания и поэтому не мог-

ли уничтожить остатков вредителя, против которого проводилась борьба.

Остановимся теперь на мерах борьбы с вредными видами. Как видно из сказанного выше, яды довольно слабо действуют на муравьев, обычно не уничтожают семью полностью, и численность ее спустя некоторое время восстанавливается. Наблюдается также появление устойчивости к яду после первой обработки.

Тщательные исследования по разработке мер борьбы с муравьями, вредящими дубовому шелкопряду на выкормках, были проведены Д. А. Ховриной (1955). Как оказалось, для этой цели непригодны заливка кипятком, сжигание и использование отравленных приманок. Лучшие результаты дала перекопка муравейников с 7 или 12%-ным ГХЦГ из расчета 250—300 г на гнездо.

Для сохранения отдельных деревьев лучше всего оказались приштамбовые круги из смеси 12%-ного ГХЦГ с влажным песком (1 : 2) и марлевые пояса, пропитанные 12%-ным ГХЦГ. Применение кругов сохраняло весной 79,6% и летом — 72,5% гусениц дубового шелкопряда на выкормках, а применение поясов — 72,5%. Расход яда при первом методе — 75—150 г на дерево, а при втором — 5—10 г на пояс.

## ЛИТЕРАТУРА \*

- Аверкиев И. С. 1939. К вопросу о роли *Formica rufa* в очагах непарного шелкопряда.— Природа, 10: 70—71.
- Апатов В. В. 1924а. Изменчивость и низшие систематические категории. К систематике муравьев.— Зоол. журн., 4: 227—244.
- 1924б\*. Фауна муравьев торфяника Святого озера при с. Косине Московского уезда.— Тр. Косинской биол. ст. МОИП, 1: 28—32.
- Апатов В. В., Паленичко З. Г. 1925. К сравнительной изменчивости стад видов муравьев.— Зоол. журн., 5, 4: 109: 113.
- Арнольди К. В. 1939. К вопросу о непрерывной географической изменчивости в ее общем и таксономическом значении.— Зоол. журн., 18, 4: 685—709.
- 1948\*. Муравьи Талыша и Дибарской котловины.— Тр. ЗИН, 7: 206—262.
- 1949\*. Об энтомофауне и экологических группировках насекомых плодовых лесов Южной Киргизии. В сб. «Плодовые леса Южной Киргизии». Изд-во АН СССР, стр. 296—324.
- 1956\*. Очерк энтомофауны и характеристика энтомокомплексов лесной подстилки в районе Деркула.— Тр. Ин-та леса, 30: 279—342.
- Асадов С. М. 1960. Гельминтофауна жвачных животных СССР и ее эколого-географический анализ. Баку.
- Атанасов Н. 1952\*. Закономерности в распространении и биологически наблюдении върху мравките на Витоша. София.
- Аюпов Х. В. 1958. К выявлению второго промежуточного хозяина *Dicrocoelium lanceatum* (Stiles et Hassai, 1896) в условиях Башкирской АССР (цит. по Колесову и Поповой, 1958).
- Балъц В. 1915\*. Несколько наблюдений над муравьями в Амурской области.— Энтомол. обозр., 15,3: 302—319.
- Бей-Биенко Г. Я. 1961. Смена станций наземных организмов, как экологический принцип.— Вопр. экологии (Киев), 4: 9—12.
- Боев С. Н., Соколова М. Б., Панин В. Я. 1962. Гельминты копытных животных Казахстана, т. 1. Алма-Ата.
- Вашкевич А. Ф. 1924\*. К фауне муравьев севера Тобольской губернии. Изв. Томск. ун-та, 74: 1—4.
- 1926\*. Список муравьев Урянхайского края.— Изв. Томск. ун-та, 77: 115—117.
- Воронов А. Г. 1950. Влияние животных на почву и растительность степной зоны.— Животный мир СССР, 3: 527—578.
- Веселинов Г. Д. 1962. Исследования върху развитието на малкия метил (*Dicrocoelium lanceatum* Stiles et Hassal, 1896) в България.— Изв. Центр. хелминтол. лабор., 7: 127—135.
- Гиляров М. С. 1948. Эколого-физиологические причины выделения медвяной росы тлями.— Докл. АН СССР, 60, 3: 477—480.
- 1949. Особенности почвы как среды обитания и ее значение в эволюции насекомых. М.
- Гримальский В. И. 1960. О роли рыжих лесных муравьев (*Formica rufa*) в лесных биоценозах на Левобережном полесье Украины.— Зоол. журн., 39, 3: 394—398.
- 1963. Значение рыжих лесных муравьев и перспективы их применения в лесозащите на Украине.— В кн. «Симпозиум по использованию муравьев...». М., стр. 3—4.
- Гринфельд Э. К. 1939. Экология муравьев заповедника «Лес на Ворскле» и его окрестностей.— Уч. зал. ЛГУ, 28: 207—257.
- 1941. Воздействие муравьев на реакцию почвы.— Зоол. журн., 20, 1: 100.
- 1961. Возникновение симбиоза у муравьев и тлей.— Вестн. ЛГУ, 15: 73—84.

\* Работы, данные которых были использованы при составлении карт распространения муравьев, отмечены звездочкой.

- Д л у с с к и й Г. М. 1958. Роль муравья *Formica rufa* в лесном биоценозе.— Тезисы межвузовск. студ. научн. конф. по вопросам биологии, стр. 13—14.
- 1962. Муравьи северных склонов Таласского Алатау.— Тр. Ин-та зоол. АН Каз. ССР, 18 : 177—188.
- 1963а. Задачи дальнейшего изучения муравьев в целях использования их для борьбы с вредителями лесного и сельского хозяйства.— В кн. «Симпозиум по использованию муравьев...», стр. 4—6.
- 1963б. Два новых вида муравьев (*Hymenoptera, Formicidae*) из восточного Забайкалья.— Энтомол. обозр., 42, 1 : 190—194.
- 1963в. Симпозиум по использованию муравьев для борьбы с вредителями лесного и сельского хозяйства.— Зоол. журн., 42, 7 : 1124—1126.
- 1963 г. Муравьи — индикатор почвенных условий в пустыне.— Тезисы 5-го совещания ВЭО, стр. 18—19.
- 1964а. Муравьи подрода *Coptoformica* рода *Formica* СССР.— Зоол. журн., 43, 7 : 1026—1040.
- ✓ 1964б. Муравьи, используемые для борьбы с вредителями лесного хозяйства.— Лесное хозяйство 7 : 70—73.
- 1965а. Охраняемая территория у муравьев.— Журн. общ. биол., 26, 4 : 479—489.
- 1965б. Методы количественного учета почвообитающих муравьев.— Зоол. журн., 44, 5 : 716—727.
- 1967. Муравьи рода *Formica* Балтийского янтара.— Палеонтол. журн, вып. 2 (в печати).
- ✓ Д л у с с к и й Г. М., З а х а р о в А. А. 1963. Перспективы использования муравьев для биологической борьбы с вредителями леса.— Вопр. лесозащиты (М.), 1 : 60—61.
- ✓ 1965. Расселение муравьев в лесах разных типов.— Лесное хозяйство, 8 : 55—57.
- Д и м о Н. А. 1955. Из наблюдений над муравьями.— Сб. «Наблюдения и исследования по фауне почв». Кишинев, стр. 5—16.
- Е ж и к о в И. 1929. К сравнительной экологии общественных насекомых.— Тр. отд. экол. Тимирязевского ин-та, 4 : 7—24.
- ✓ З а х а р о в А. А., Д л у с с к и й Г. М. 1963. Эффективность полезной деятельности муравьев в разных типах леса.— В кн. «Симпозиум по использованию муравьев...», стр. 6—7.
- И в а н о в а - К а з а с О. М. 1961. Очерки по сравнительной эмбриологии перепончатокрылых. Л.
- К о л е с о в М. Д., П о п о в а Г. З. 1958. К вопросу о биологии *Dicrocoelium lanceatum* (Stiles et Hassal, 1896)— возбудителя дикроцелиоза жвачных.— Зоол. журн., 37, 4 : 504—510.
- К а р а в а е в В. А. 1915 \*. Муравьи из Годяченского уезда Полтавской губернии и из Ферганской области.— Русск. энтомол. обозр., 15, 4 : 496—507.
- 1929 \*. Материалы до фауны мурашок лісів в околицях Брянська.— Тр. физ.-мат. відділу (Київ), 13, 1 : 59—62.
- 1930 \*. Матеріали до фауни мурашок (Formicidae) шведських островів Готлянда та Елянда.— Тр. физ.-мат. відділу (Київ), 15, 2 : 109—149.
- 1935 \*. Матеріали до фауни мурашок Маріупольської округи.— Зб. прац. Зоол. музею (Київ), 16 : 107—111.
- 1936 \*. Фауна родини Formicidae (мурашки) України, т. 2. Киев, стр. 219—262.
- 1937 \*. Мурашки зібрані в заповідниках Кінбурнського півострова і Беркутів.— Зб. прац. Зоол. музею (Київ), 19 : 172—181.
- К а у ц и с А. Р. 1956. Лесохозяйственное значение трофобиоза муравьев и тлей. Сборник трудов по защите растений. Рига, стр. 139—142.
- 1963. Организация расселения муравьев в лесу.— В кн. «Симпозиум по использованию муравьев...», стр. 7—8.
- К н и п о в и ч Н. М. 1912 \*. О муравьях Гадячского уезда Полтавской губернии.— Русск. энтомол. обозр., 14, 1 : 44—56.
- К о л о м и е ц Н. Г. 1962. Паразиты и хищники сибирского шелкопряда. Новосибирск.
- К о м л е в А. 1962. Защитники леса. «Волгоградская правда», № 213, 8.IX 1962 г.
- К о с т р и н К. А. 1951. Влияние муравьев на рост шиповника и малины.— Природа, 2 : 94.
- К р и ш т о ф о в и ч А. Н. 1946. Эволюция растительного покрова в геологическом прошлом и ее основные факторы.— Сб. «Материалы по истории флоры и растительности СССР», т. 2.
- К р у п е н и к о в Н. А. 1951. Наблюдения над влиянием насекомых на почву.— Бюлл. МОИП, 56, 1 : 45—48.
- К у з н е ц о в Н. Я. 1953. Основы физиологии насекомых, т. 2. М.— Л.
- К у з н е ц о в - У г а м с к и й Н. Н. 1926 \*. Материалы по мирмекологии Туркестана. I.— Русск. энтомол. сбзр., 20, 1/2 : 94—100.
- 1927. О «брачном полете» у муравьев.— Зоол. журн., 7 : 77—104.
- 1928 \*. Муравьи Кжно-Уссурийского края.— Зап. Гсс. геогр. об-ва, стр. 1—47.
- Л е б б о к Д. 1898. Муравьи, пчелы и осы. М.
- Л е б е д е в А. А. 1949. Оригинальный симбиоз.— Природа, 4 : 74—75.

- Л о г а ч е в а Л. С. 1965. Муравьи как дополнительные хозяева *Dicrocoelium lan-  
ceatum* (Stiles et Hassal, 1896) в условиях Киргизии.— Сборник энтомол. работ.  
Фрунзе, стр. 106—109.
- М а а в а р а В. Ю. 1953\*. Муравьи Эстонской ССР. Тарту.  
— 1955. Об экологии муравьев верховых болот Эстонии.— Ежегодник Об-ва есте-  
ствоисп. (Тарту), 48 : 162—175.
- М а й р Г. 1877 \*. Муравьи (Formicidae). Путешествие в Туркестан Федченко.— Изв.  
Об-ва любителей естествозн., антропол., этнографии, 26, 1 : 1—20.
- М а й р Э., Л и н с л и Э., Ю з и н г е р Р. 1956. Методы и принципы зоологиче-  
ской систематики. М.
- М а к с и м о в Л. В. 1965. Использование муравьев в лесном хозяйстве.— Лесо-  
эксплуатация и лесное хозяйство, рефераты и информ. 11 : 10—12.
- М а л ы ш е в С. И. 1959. Перепончатокрылые, их происхождение и эволюция. М.  
М а л ы ш е в а М. С. 1962. Сосновая пяденица *Bupalus piniarius* L. (Lepidoptera,  
Geometridae) и ее энтомофаги в условиях Савальского лесничества Воронежской  
области.— Энтомол. обзор., 41, 3 : 532—544.  
1963а. Влияние сплошных обработок дустом ДДТ на агрессивность муравьев *For-  
mica polystena* Först.— В кн. «Симпозиум по использованию муравьев...», стр. 9—10.  
— 1963б. Значение лесных муравьев в уничтожении хвоегрызущих насекомых.—  
Зоол. журн., 42, 1 : 62—69.
- М а м а е в Б. М. 1960. Зоологическая оценка стадий естественного разрушения дре-  
весины.— Изв. АН СССР, серия биол., : 610—617.
- М а р и к о в с к и й П. И. 1956. Наблюдения над биологией муравья-древоточца  
*Camponotus herculeanus* L. и лесного рыжего муравья *Formica rufa* L., обитающих  
в горных лесах Киргизии.— Тр. Ин-та зоол. АН Кирг. ССР, 5 : 89—103.  
— 1958а. К вопросу о сигнализации у муравьев.— Энтомол. обзор., 37, 3 : 557—562.  
— 1958б. Очерки по биологии муравьев. I.— Уч. зап. биол.-почвен. факультета Кир-  
гизск. ун-та (Фрунзе), 7 : 295—300.  
— 1960. Влияние человека и лесных пожаров на лесного рыжего муравья.— Вопр.  
охраны Западной Сибири (Новосибирск), 2 : 51—61.  
— 1961. К вопросу о мирмекофильных растениях.— Бюлл. МОИМП, 66, 5 : 98—101.  
— 1962а. О внутривидовых отношениях рыжего лесного муравья *Formica rufa* L.  
(Hymenoptera, Formicidae).— Энтомол. обзор., 41, 1 : 83—93.  
— 1962б. Опыты переселения рыжего лесного муравья с целью охраны леса от насе-  
комых-вредителей.— Тр. Комиссии по охране природы СО АН СССР, 1 : 174—182.  
— 1962а \*. Материалы по фауне муравьев (Formicidae) среднего и нижнего течения  
реки Или.— Тр. Ин-та зоол. АН Каз. ССР, 18 : 163—176.  
— 1963а. Крово-красный муравей *Formica sanguinea* Latr., как разоритель муравей-  
ников рыжего лесного муравья *Formica rufa* L., переселяемых для защиты леса от  
насекомых-вредителей.— В кн. «Симпозиум по использованию муравьев...», стр.  
10—13.  
— 1964б. Опыты расселения рыжего лесного муравья (*Formica rufa* L.) для защиты  
леса от насекомых-вредителей.— Вопр. охраны природы Западной Сибири, вып.  
4 : 1—10.
- Международный кодекс зоологической номенклатуры. 1966. М.
- М и л о в а н о в Г. А. 1963. Предварительные итоги работ по изучению распреде-  
ления и некоторых вопросов биологии *Formica* в приокских борах юга Московской  
области.— В кн. «Симпозиум по использованию муравьев...», стр. 13—34.
- М о р д в и л к о А. К. 1901. К биологии и морфологии тлей.— Тр. Русск. энтомол.  
об-ва, 33 : 418—475.  
— 1936. Муравьи и тли.— Природа, 4 : 44—53.
- Н а с о н о в Н. В. 1889 \*. Матерьялы по естественной истории муравьев. 1.— Изв.  
Об-ва любителей естествознания, антропологии, этнографии, 58 : 1—78.
- Н е ф е д о в Н. И. 1930\*. Муравьи Троицкого Лесо-Степного заповедника и их рас-  
пределение по элементам ландшафта.— Изв. Биол. научно-иссл. ин-та (Пермь), 7,  
5 : 259—291.
- Н о в и к о в П. А. 1929. О разделении труда среди рабочего населения муравьиных  
гнезд.— Тр. отд. экологии Тимирязевского ин-та, 4 : 25—32.
- О т т о Д., К е р е м и д ч и е в М., В ъ т о в В. 1962 \*. Горските мравки в България  
и перспективите за тяхното използване в биологичната борба срещу вредните на-  
секоми в горите.— Горско стопанство, 18, 12 : 24—28.
- П а н ь ш и н И. В. 1963. Из опыта работы по изучению и акклиматизации хищных  
муравьев.— В кн. «Симпозиум по использованию муравьев...», стр. 18—19.
- П а щ е н к о С. 1915. Муравьиные яйца и мурашка, их сбор и приготовление. Ревель.  
П е н е в С. 1963 \*. Расселение на горските мравки.— Горско стопанство, 19, 3 : 37—  
39.
- П о п о в К. К., К а л и т и н а З. И. 1962. О развитии ланцетовидной двуустки на  
высокогорных выпасах Центрального Кавказа.— Зоол. журн., 41, 12 : 1793—1797.
- Р е т ю н и н И. А. 1962. Полезное насекомое.— Защита растений, 9 : 30.
- Р у д е н с к а я Л. В. 1963. Муравьи и растения.— Уч. зап. Моск. обл. пед. ин-та,  
126 : 267—272.

- Р у з с к и й М. Д. 1895 \*. Фаунистические исследования в Восточной России.— Тр. Казанск. об-ва естествоисп., 28, 5.
- 1902а \*. Материалы по мирмекологической фауне Кавказа и Крыма. Казань.
- 1902б \*. Муравьи окрестностей Аральского моря. Ташкент.
- 1903 \*. Муравьи из Забайкальской области.— Русск. энтомол. обозр., 3, 3/4.
- 1904а \*. Муравьи Джунгарского Алатау. Казань.
- 1904б \*. О муравьях Архангельской губернии.— Зап. по об-ву геогр. и Русск. геогр. об-ву, 41 : 287—294.
- 1905 \*. Муравьи России, т. 1. Казань.
- 1907 \*. Муравьи России, т. 2. Казань.
- 1914а \*. Муравьи Саргутского уезда Тобольской губернии.— Русск. энтомол. обозр., 14, 1 : 100—105.
- 1914б \*. О муравьях Тибета и Южной Гоби.— Ежегодник Зоол. музея импер. АН, 20 : 418—4444.
- 1915 \*. Материалы по мирмекологии Сибири. I. О мирмекологической фауне Томской губернии и некоторых других местностей Сибири (по исследованиям 1914—1915 гг.). Томск.
- 1916 \*. О зоологических исследованиях в Енисейской губернии, произведенных летом 1915 г.— Изв. Томск. ун-та, 65 : 1—21.
- 1920 \*. Муравьи Камчатки.— Изв. Ин-та исслед. Сибири (Томск), 2 : 76—80.
- 1925а \*. Новые данные по фауне муравьев Сибири.— Русск. энтомол. обозр., 19 : 41—44.
- 1925б \*. Материалы по фауне курорта «Карачинское озеро».— Изв. Томск. ун-та, 75 : 283—290.
- 1926 \*. Систематический список муравьев, водящихся в Сибири. I. *Camponotus* и *Formica*.— Изв. Томск. ун-та, 77, 107—111.
- 1936 \*. Муравьи Забайкалья.— Тр. Биол. ин-та Томского ун-та, 2 : 89—97.
- 1946 \*. Муравьи Томской области и сопредельных местностей.— Тр. Томск. ун-та, 97.
- Р у з с к и й М. Д., Г о р д я г и н А. 1894. Некоторые данные по фауне муравьев восточной России.— Тр. Казанск. об-ва естествоисп., 27, 2.
- С в а д ж я н П. К. 1953. Динамика зараженности наземных моллюсков Армянской ССР паразитогенетическими стадиями *Dicrocoelium lanceatum* и факторы, влияющие на выходение сборных цист.— В сб. «Работы по гельминтологии. К 75-летию акад. К. Н. Скрябина». М., стр. 642—648.
- 1954. К выявлению дополнительного хозяина *Dicrocoelium lanceatum* (Stiles et Hassal, 1896) в условиях Армянской ССР (Trematoda Dicrocoeliidae).— Докл. АН Арм. ССР, 19, 5 : 00.
- 1960. Развитие метациркария *Dicrocoelium lanceatum* (Stiles et Hassal) в дополнительном хозяине — муравье.— Зоол. журн., 39, 10 : 1568—1571.
- С е л е н к и н Ю. 1921 \*. Муравьи бассейна реки Вятки. Вятка.
- С к р я б и н К. Н. 1952. Трематоды животных и человека, т. 7. М.
- С м и р н о в Б. А. 1962а. Значение муравьев в защите леса.— Защита растений, 9 : 29.
- 1962б. Значение муравьев в защите леса.— Охрана природы Центрально-черноземной полосы, 3 : 163—170.
- 1963. Опыт искусственного переселения муравьев. В кн. «Симпозиум по использованию муравьев...», стр. 21—23.
- С м и р н о в Б. С. 1960. Таксономический анализ рода.— Журн. общ. биол., 21, 2 : 89—103.
- С т а р к В. Н. 1954. Влияние сплошных обработок на динамику фауны лесных насаждений.— Зоол. журн., 33, 5 : 983—992.
- С т р о к о в В. В. 1951. Лес, уход за ним, его охрана и защита. М., 1954. Насекомые—вредители дубов в г. Сочи и его окрестностях.— Энтомол. обозр., 32 : 74.
- 1956. Техника использования фауны для защиты леса. М.
- 1960. Рыжие лесные муравьи—защитники леса.— Охрана природы и озеленение, 5 : 75—79.
- 1963а. Взаимоотношения муравьев рода *Formica* с мелкими позвоночными леса.— В кн. «Симпозиум по использованию муравьев...», стр. 23.
- 1963б. Охрана полезных видов муравьев и законодательство.— В кн. «Симпозиум по использованию муравьев...», стр. 24.
- Т а р б и н с к и й Ю. С. 1965. К вопросу охраны полезных муравьев.— Сборник энтомол. работ. Фрунзе, стр. 101—105.
- Т о л м а ч е в А. И. 1962. Основы учения об ареалах. Л.
- Ф р и д е р и к с К. 1932. Экологические основы прикладной зоологии и энтомологии. М.
- Х а л и ф м а н И. А. 1961а. Использование муравьев для защиты леса.— Лесное хозяйство, 2 : 39—43.
- 1961б. Заметки по поведению.— Агробиология, 6 : 926—930.
- 1962. Приручение муравьев.— Лесное хозяйство, 1 : 49—52; 2, 43—45.
- 1963а. Муравьи и защита леса.— Агробиология, 3 : 474.
- 1963б. Муравьи. М.

- Харитонов Н. З. 1962. Муравьи Брянского учебно-опытного лесхоза и методы их охраны.— Тезисы 2-й научно-техн. конфер. Брянского технол. ин-та. Брянск, стр. 98—100.
- Ховрина Д. А. 1955. Муравьи, вредящие выкормкам китайского дубового шелкопряда, и меры борьбы с ними. Автореф., Харьковский сельскохоз. ин-т.
- Цитович Н., Смирнов А. 1915. Способ действия защитной реакции у муравьев.— Изв. Петербургск. бнол. лабор., 15 : 36—38.
- Шарова И. X. 1963. Состав пищи *Formica rufa* L. и его динамика.— В кн. «Симпозиум по использованию муравьев...», стр. 26—27.
- Шварц С. С. 1963. Внутривидовая изменчивость млекопитающих и методы ее изучения.— Зоол. журн., 42, 3 : 149—158.
- Шкафф Б. 1925\*. К фауне муравьев окрестностей Харькова.— Русск. энтомол. обзор., 29 : 153.
- Шовен Р. 1953. Физиология насекомых. М.  
— 1960. Жизнь и нравы насекомых. М.
- Щебланов В. Ю. 1962. Рекомендации по использованию муравьев для защиты леса. Волгоград.  
— 1963. Опыт искусственного расселения *Formica polyctena* Foerst. в Волгоградской области.— В кн. «Симпозиум по использованию муравьев...», стр. 28—29.
- Щербakov Б. С. 1939. Рыжий лесной муравей.— Юный натуралист.  
— 1953. Насекомые как объект школьной работы. М.
- Элтон Ч. 1934. Экология животных. М.
- A d l e r z C. 1887. Myrmekologiska Studier. II. Svenska Myror och deras Lefnadsvörhallanden.— Bull. kongl. Svenska Vetenskaps-Akad. Handlingar, 11, 18 : 1—329.  
— 1902. Myrmekologiska Studier. IV. *Formica suecica* n. sp. Eine neue schwedische Ameise.— Öfversigt kongl. Vetenskaps-Akad. förhandlingar, 59, 8 : 263—265.  
— 1914. *Formica fusca-picea* Nyl. en torfmossarnas myra.— Arkiv zool., 8, 4 : 1—5.
- A m b r o s W. 1938. Die biologische Nonnenfalterkontrolle 1937.— Centralbl. Forstwesen, 64, 9 : 209—223.  
— 1939. Unsere Waldameise (*Formica rufa* L.) mit besonderer Berücksichtigung ihrer künstlichen Vermehrung.— Centralbl. Forstwesen, 65, 1 : 15—29.  
— 1954. Die Rote Waldameise als vorbeugende Dauerschutz gegen die Nonne (*Lymantria monacha*).— Waldhygiene, 1, 1 : 6—9.  
— 1958. Erfahrungen über die vorbeugende biologische Bekämpfung von Nonnenkalamität in reinen Fichtenbeständen.— Waldhygiene, 2, 7/8 : 230—234.
- A r n o l d i K. 1932. Biologische Beobachtungen an der neuen Paläarktischen Sklaventhalerameise *Rossomyrmex proformicarum* K. Arn.— Z. f. Morphol., Ökol. Tiere, 24 : 319—326.
- A y r e G. L. 1957. Ecological notes on *Formica subnitens* Creight.— Insectes Sociaux, 4, 3 : 173—176.  
— 1958. Some meteorological factors affecting the foraging of *Formica subnitens* Creight.— Insectes Sociaux, 5, 2 : 147—157.  
— 1959. Food habits of *Formica subnitens* Creighton (Hymenoptera: Formicidae) at Westabank, British Columbia.— Insectes Sociaux, 6, 2 : 105—114.  
— 1960. Der Einfluss von Insektennahrung auf das Wachstum von Waldameisenvölkern.— Naturwissenschaften, 21 : 502—503.  
— 1962. Problems in using the Lincoln Index for estimating the size of ant colonies (*Hymenoptera: Formicidae*).— J. N. Y. Entomol. Soc., 70, 3 : 159—166.  
— 1963a. Response to movement by *Formica polyctena* Först.— Nature, 199, 4891 : 405—406.  
— 1963b. Feeding behavior and digestion in *Camponotus herculeanus* L.— Entomol. exper. et appl. (Amsterdam), 6 : 165—170.
- B a n k s C. J. 1958. Effects of the ant *Lasius niger* L. on the behaviour and reproduction of the black bean aphid, *Aphis fabae* Scop.— Bull. Entomol. Res., 49, 4 : 701—714.
- B a n k s C. J., N i x o n H. L. 1958. Effects of the ant *Lasius niger* L. on the feeding and excretion of the bean aphid, *Aphis fabae* Scop.— J. Exptl Biol., 35, 4 : 703—711.
- B a u s e n w e i n F. 1960. Untersuchungen über sekretorische Drüsen des Kopf — und Brustabschnittes in der *Formica rufa* Gruppe.— Casopis Ceskoslov. spolecnosti entomol., 57, 1 : 31—57.
- B e g d o n J. 1953 \*. Rozmieszczenie i makrotropy gatunków rodziny Formicidae na terenach niziny.— Ann. Univ. MCS. (Lublin), 8, 12 : 435—506.
- B e r n a r d F. 1958 \*. Résultats de la concurrence naturelle chez les fourmis terricoles de France et d'Afrique du Nord.— Bull. Soc. hist. natur. de l'Afrique du Nord, 49, 7/8 : 302—356.  
— 1960 \*. Fourmis récoltées en Corse par J. Bonfils.— Soc. biogeogr. (Paris), 36, 317—319 : 108—114.  
— 1961 \*. Fourmis de Majorque, de Corse et de Sept petites sud Méditerranéen.— Colloq. internat. Centre nation. Res. Sci. (Paris), p. 139—157.
- B e r n d t h G. 1933. Die Bedeutung der Rote Waldameise bei Forleulenkalamitäten.— Z. Forst- und Jagdwesen, 65 : 479—498.



- 1934. Einige Beobachtungen über die Bedeutung von *F. rufa*. und *F. fusca* bei Forstleulenkalamitäten.— Forstarchiv, 10, 18 : 289—294.
- B e t r e m J. G. 1953. Enkele opmerkingen om trent de soorten van de *Formica rufa*-groep.— Entomol. Ber., 14 : 322—326.
- 1954. De satermier (*Formica exsecta* Nyl.) en enkele van haar problem (*Hym.*, *Formicidae*).— Entomol. ber., 15, 10.
- 1955. On some ant types of Fabricius.— Entomol. ber., 19, 13 : 291—293.
- 1960. Über die Systematik der *Formica-rufa*-Gruppe.— Tijdschr. ent., 104, 1/2 : 51—81.
- B i e r K. 1952. Beziehungen zwischen Nährzellkerngrösse und Ausbildung ribonukleinsäurehaltiger Strukturen in den Oocyten von *Formica rufa rufopratensis minor* Gösswald.— Verhandl. Dtsch. zool. Ges. (Leipzig), S. 369—374.
- 1954a. Über den Einfluss der Königin auf die Arbeiterinnen Fertilität im Ameisenstaat.— Insectes Sociaux, 1, 1 : 7—19.
- 1954b. Über den Saisondimorphismus der Oogenese von *Formica rufa rufopratensis minor* Gössw. und deren Bedeutung für die Kastendetermination.— Biol. Zentralbl., 73, 3/4 : 170—190.
- 1956. Arbeiterinnenfertilität und Aufzucht von Geschlechtstieren also Regulationsleistung des Ameisenstaates.— Insectes Sociaux, 3, 10 : 177—184.
- 1958a. Die Bedeutung der Jungarbeiterinnen für die Geschlechtstieraufzucht im Ameisenstaat.— Biol. Zentralbl., 77, 3 : 257—265.
- 1958b. Die Regulation der Sexualität in der Insektenstaaten.— Ergebn. Biol., 20 : 97—126.
- B i s g a a r d Ch. 1944. Middelelse om nogle nye Myrer for Danmarks Fauna.— Saertryk af Ent. Meddel., 24 : 115—126.
- B l u m M. S., W i l s o n E. O. 1964. The anatomical source of trail substances in formicine ants.— Psyche, 71, 1 : 28—31.
- B o b i n s k i J. 1963. Inwentaryzacja i wstępna analiza rozmieszczenia mrowisk w Puszczy Kampinoskiej.— Las polski, 37, 11 : 16—17.
- B o n d r o i t J. 1917. Diagnose de trois nouveaux *Formica* d'Europe.— Bull. Soc. ent. France, p. 186—188.
- 1918. Les Fourmis de France et de Belgique.— Ann. Soc. entomol. France, 87 : 1—174.
- 1919. Notes diverses sur les Fourmis d'Europe.— Ann. Soc. entomol. Belgique, 59 : 143—158.
- B ö n n e r W. 1914. *Formica fusca picea* eine Moorameise.— Biol. Centralbl., 34 : 59—80.
- 1915. Die Überwinterung von *Formica picea* und andere biologische Beobachtungen.— Biol. Centralbl., 35 : 64—77.
- B o r c h e s K., B r u n s H., G ö s s w a l d K., O h n e s o r g e P., R e i c h l e G. A., S c h r a d e r A., S c h w e r d t f e g e r F. 1960. Erfahrungen mit der Kleine Rote Waldameise (*Formica polyctena* bzw. *F. rufa*) bei der Bekämpfung von Forstschädlingen (Bericht über die Ameisenlungversuche im FA Cloppenburg).— Aus den Walde, 4 : 1—99.
- B o v e y P. 1958. La probléme de la Tordeuse grise du Mélèze *Eucasoma griseana* Hübn. (*Lep.*, *Tortricidae*) dans les forêts alpines.— Verhandl. X Internat. Kongr. Entomol., 4 : 123—131.
- B r i a n M. W. 1955. Food collection by a Scottish ant community.— J. Animal. Ecol., 24, 2 : 336—351.
- B r u n R., 1910. Zur Biologie und Psychologie von *Formica rufa* und anderen Ameisen.— Biol. Centralbl., 30 : 524.
- 1912. Weitere Beiträge zur Frage der Koloniegründung bei den Ameisen.— Biol. Centralbl., 32, 154, 216.
- 1913. Zur Biologie von *Formica rufa* und *Camponotus herculeanus* i. sp.— Z. wissenschaft. Insektenbiologie, 9 : 15.
- 1914. Die Raumorientierung der Ameisen. Jena.
- 1959. Le cerveau des fourmis et des insectes en général comme instrument de formation des réflexes conditionnés.— Union Internat. Sci. Biol. Anim. Psychol. Seminars, p. 11—25.
- B r u n s H. 1952. Die Rote Waldameise im Einsatz gegen Forstschällinge.— Kosmos, 48, 12 : 563—567.
- 1954a. Beobachtungen zum Verhalten (insbesonder Tagesrhythmus) der roten Waldameise (*Formica rufa*) während des Nachrunderwerbers (Vorläufige Mitteilung).— Z. Tierpsychologie, Tierernährung., Futtermittelkunde, 11, 1 : 151—154.
- 1954b. Wann und in welchem Umfang wird die Kleine Fichtenblattwespe (*Lygaeonematus abietum* Htg.) von der roten Waldameise (*Formica rufa* L.) eingetragen?— Forstwirt. Chl., 77, 1/2 : 35—40.
- 1954 c. Beeinflussung der Kokondichte einer Population der Kleine Fichtenblattwespe (*Lygaeonematus abietum*) durch die Rote Waldameise (*Formica rufa*).— Nachrichtenbl. dtsh. Pflanzenschutzdienst, 6, 3 : 33—35.
- 1956. Vögel und Waldameisen als Vertigler von Fichtenblattwespen.— Allgem. Forstzeitschrift, 10 : 143—144.

- 1957. Untersuchungen über den Einfluss von Waldameisen-Kolonien (*Formica rufa*) auf die Siedlungsdichte höhlenbrütender Vögel.— Z. ang. Entomol., 40 : 175—181.
- 1958. Untersuchungen und Beobachtungen an einer Naturkolonie der Roten Waldameise (*Formica polyctena* bzw. *rufa*) in Schadgebiet der Kleine Fichtenblattwespe (*Pristiphora abietina*).— Z. ang. Entomol., 43 : 326—355.
- 1960a. Die künstliche Ansiedlung und Entwicklung von Kolonien der Roten Waldameise (*Formica polyctena* bzw. *rufa*) in dem Cloppenburgern Schadgebiet der Kleine Fichtenblattwespe (*Pristiphora abietina*) 1952—1959.— Aus dem Walde, 4, 26—72.
- 1960b. Über die Beziehungen zwischen Waldvögel und Waldameisen.— Entomophaga, 5, 1 : 77—80.
- 1961. Die wirtschaftliche Bedeutung der Vögel im Walde Stand der Forschung und die Beziehungen zwischen Vögeln und Insekten.— Naturw. Rundschau, 14, 3 : 95—103.
- B r u n s H., S c h r a d e r A. 1955. Abnahme der Kokondichte der Roten Kiefernbuschhornblattwespe (*Neodiprion sertifer*) bei Nestern der Roten Waldameise.— Waldhygiene, 1 : 33—68.
- B u c k i n g h a m E. N. 1915. Division of labour among ants.— Proc. Amer. Acad. Arts. and Sci., 46, 18 : 425—508.
- C a g n i a n t H. 1961 \*. Etude de Fourmis récoltées par le Professeur H. Janetschek dans la Sierra Nevada.— Bull. Soc. hist. natur. de l'Afrique du Nord, 52 : 104—117.
- C a r t e r W. G. 1962. Ants of the North Carolina Piedmont.— J. Elisha Mitchel Scient. Soc., 78, 1 : 1—18.
- C h a p m a n J. A. 1954. Swarming of ants on Western United States mountain summits.— Pan-Pacif. Entomologist, 30, 2, 93—102.
- C h a p m a n J. A., C a p c o S. R. 1951 \*. A check list of the ants of Asia.— Inst. Sci. Techn. Manila, Monograph 1.
- C h a u v i n R. 1950. Le transport des proies chez les fourmis. Y-a-t-il entr'aide? — Behaviour, 2, 1/2 : 249—256.
- 1958. Le comportement de construction chez *Formica rufa*.— Insectes Sociaux, 5, 3 : 273—286.
- 1959a. Contribution à l'étude de la construction du dôme chez *Formica rufa*. 2.— Insectes Sociaux, 6, 1 : 1—11.
- 1959b. La construction du dôme chez *Formica rufa* 3.— Insectes Sociaux, 6, 4 : 307—311.
- 1960. Facteurs d'asymétrie et facteurs de regulation dans la construction du dôme chez *Formica rufa*. 4.— Insectes Sociaux, 7, 3 : 201—205.
- C h a u v i n R., C o u r t i s G., J a c q u e s L. 1961. Sur la transmission d'isotopes radio-actifs entre deux formilières d'espèces différentes (*Formica rufa* et *Formica polyctena*).— Insectes Sociaux, 8, 2 : 99—107.
- C h a u v i n R., J a c q u e s L. 1963. Les échanges sociaux du «deuxième degré» chez *Formica polyctena*.— C. r. Acad. sci., 257, 20 : 3049—3051.
- C h e n S. C. 1937. Social modifications of activity of ants in nestbuilding.— Physiol. Zool., 10 : 411—436.
- C h e w R. M. 1959. Estimating of ant colony size by the Lincoln index method.— J. N. Y. Entomol. Soc., 67, 3/4 : 157—161.
- C l a u s e n C. P. 1941. The habits of *Eucharidae*.— Psyche, 48 : 57—69.
- C l a u s e n R. 1938. Untersuchungen über die männlichen Copulations-apparat der Ameisen, speziello der *Formicinae*.— Mitt. Schweiz. entom. Gesellsch., 17 : 233—246.
- C o l l i n g w o o d C. A. 1956 \*. Distribution of ants allied to *Formica fusca* L. and *F. rufa* L. in Britain.— Entomologist, 89, 1123 : 291—294.
- 1958. Summit ant swarms.— Entomol. Rec. and J. Variation, 70 : 65—67.
- 1959 \*. Scandinavian ants.— Entomol. Rec. and J. Variation, 71 : 77—83.
- 1960 \*. *Formicidae* (*Insecta*) from Afghanistan.— Vid. medd. Dansk naturhistor. foren. (København), 123 : 51—79.
- 1961 \*. Ants in Finland.— Entomol. Rec. and J. Variation, 73 : 190—195.
- 1962 \*. Some ants (*Hym.*, *Formicidae*) from North-East Asia.— Ent. tidskr., 83, 3/4 : 215—230.
- 1963 \*. Three ant species new to Norway.— Entomol. Rec. and J. Variation, 75 : 225—228.
- C o r n e t z V. 1912. L'illustration de l'entraide chez la fourmis.— Rev. des Idées (Paris).
- 1914. Les explorations et les voyages des fourmis. Paris.
- C o t t i G. 1963. Bibliografia ragionata 1930—1961 del gruppo *Formica rufa* in italiano, deutsch, english.— Collana Verde, 8 : 1—413.
- C o t t i G., P a v a n M., R o n c h e t t i G. 1962 \*. Progressi negli studi e nelle applicazioni pratiche delle formiche del gruppo *Formica rufa* per la protezione delle foreste.— Notiziario Forestale e Montano, 7 : 3366—3369.
- C r a w l e y W. C., D o n i s t h o r p e H. 1912. The founding of colonies by queen ants.— Verhandl. Il Internat. Kongr. Entomol. p. 11—77.
- C r e i g h t o n W. S. 1950. The ants of North America.— Bull. Museum Compar. Zool., 104 : 1—585.

- Dalla Torre K. W. 1893. Catalogus hymenopterorum etc. systematicus et synonymicus. VII. *Formicidae (Heterogyna)*. Leipzig.
- Dlussky G. M. 1965. Ants of the genus *Formica* of Mongolia and North-East Tibet. → Ann. Zool. PAN, Inst. zool., 23, 3 : 15—43.
- Dobrzanska J. 1958. Partition of foraging grounds and modes of conveying information among ants.— Acta biol. exptl., 18 : 55—67.
- 1959. Studies on the division of labour in ants genus *Formica*.— Acta biol. exptl. 19 : 57—81.
- 1961. Sur l'éthologie guerrière de *Formica sanguinea* Latr. (*Hym.*, *Formicidae*).— Acta biol., exptl., 21 : 57—73.
- Dobrzanska J., Dobrzanski J. 1960. Quelques nouvelles remarques sur l'éthologie de *Polyergus rufescens* Latr. (*Hymenoptera: Formicidae*).— Insectes Sociaux, 7, 1 : 1—8.
- 1962. Quelques observations sur les luttes entre défféretes espèces de fourmis.— Acta biol. exptl., 22, 4 : 269—277.
- Dobrzanski J. 1956. Badania nad zmyslem czasu u mrowek.— Folia biol. (Warszawa), 4 : 385—397.
- Donisthorpe H. 1902. The life history of *Clytra quadripunctata* L.— Trans. Roy. Entomol. Soc. (London), p. 11—23.
- 1906. *Dinarda pygmaea* Wasm., a species of myrmecophilous *Coleoptera* new to Britain.— Entomol. Rec. and J. Variation, 18 : 217—218.
- 1911. A revised list of the British ants.— Entomologist, 44 : 389—391.
- 1915 \*. British ants. Their life history and classification. Plymouth.
- 1927. The guests of British ants, their habits and life histories. London.
- 1937. Generic names etc. of the British *Formicidae*.— Entomol. Rec. and J. Variation, 49 : 1—4.
- 1946. British ants as at present known, with some remarks and a list of the same.— Entomol. Rec. and J. Variation, 58 : 64—65, 89—91.
- Donisthorpe H., Morley W. 1945. A list of scientific terms used in Myrmecology.— Proc. Roy. Entomol. Soc. London, 20 : 43—49.
- Dreyer W. A. 1932. The effect of hibernation and seasonal variation of temperature on the respiratory exchange of *Formica ulkei*.— Physiol. Zool., 5 : 304—331.
- 1942. Further observation on the occurrence and size of ant mounds, with reference to their age.— Ecology, 23 : 486—490.
- Eckstein K. 1937. Die Nester der Waldameisen *Formica rufa* L., *F. truncicola* Nyl. und *F. exsecta* Nyl.— Mitt. Forstwirt. u. Forstwiss. (Hannover), 8 : 635—685.
- Ehrhardt H. 1962. Ablage übergroßer Eier durch Arbeiterinnen von *Formica polyctena* Förster (*Ins. Hym.*) in Gegenwart von Königinnen.— Naturwissenschaften, 49, 22 : 524—525.
- Ehrhardt P., Kloft W., Kunkel H. 1961. Zur Aphidenfauna der Hochrön.— Abhandl. Naturwiss. Ver. (Würzburg), 2, 1 : 35—40.
- Eichhorn O. 1964 \*. Zur Verbreitung und Ökologie der hügelbauenden Waldameisen in den Ostalpen.— Z. ang. Entomol., 54, 3 : 253—289.
- Eidmann H. 1926. Die forstliche Bedeutung der roten Waldameise.— Z. ang. Entomol., 12 : 298—331.
- 1929a. Die Koloniegründung von *Formica fusca* nebst Untersuchungen über den Brutpflegeinstinkt von *Formica rufa*.— Zool. Anz., S. 99—114.
- 1929b \*. Entomologische Ergebnisse einer Reise nach Ostasien.— Verhandl. zool.-bot. Ges. (Wien), 79, 2/4 : 308—332.
- 1930. Die forstliche Bedeutung der Ameisen.— Mitt. Forstwirt. u. Forstwiss. (Hannover), 1 : 515—525.
- 1941 \*. Zur Ökologie und Zoogeographie der Ameisen der West China und Tibet.— Z. Morphol., Ökol. Tiere, 38 : 1—43.
- Eisner T. 1957. A comparative morphological study of the proventriculus of the ants.— Bull. Museum Compar. Zool., 116 : 439—490.
- Eisner T., Brown W. L. 1958. The evolution and social significance of the ant proventriculus.— Trans. X Internat. Entomol. Congr., 2 : 503—508.
- Eisner T., Happ G. M. 1962. The infrabuccal pocket of a Formicine ant: a social filtration device.— Psyche, 69, 3 : 107—116.
- Eisner T., Wilson E. O. 1958. Radioactive tracer studies of food transmission in ants.— Trans. X Internat. Congr. Entomol., 2 : 509—513.
- Elton C. 1932. Territory among wood ants (*Formica rufa*) at Picket Hill.— J. Animal Ecol., 1 : 69—76.
- Elton E. T. G. 1952. Verbetering van de Mierenstand onzer Bossen.— T. N. O.— Ni euws, 7, 70 (refer. Cotti, 1963).
- El-Ziadi S. 1960. Further effects of *Lasius niger* L. on *Aphis fabae* Scopoli.— Proc. Roy. Entomol. Soc., 35, 1—3 : 30—38.
- El-Ziadi S., Kennedy J. S. 1956. Beneficial effects of the common garden ant, *Lasius niger* L., on the black bean aphid, *Aphis fabae* Scopoli.— Proc. Roy. Entomol. Soc., 34 : 61—65.

- E m e r y C. 1893. Beiträge zur Kenntniss der nordamerikanischen Ameisenfauna.— Zool. Jahrb., 7 : 633—682.  
 — 1895. Ibidem, 8 : 257—360.  
 — 1909. Beiträge zur Monographie der Formiciden des paläarktischen Faunengebiet. VII. *Formica* (L.) Mayr.— Dtsch. ent. Z., 2 : 179—204.  
 — 1913. La nervation des ailes antérieures des Formicides.— Rev. Suisse zool., 21, 15 : 577—587.  
 — 1915 \*. Fauna entomologica Italiana. *Hymenoptera* — *Formicidae*.— Boll. Soc. ent. ital., 47 : 79—201.  
 — 1920. La distribuzione geografica attuale delle Formiche.— Reale Accad. dei Lincei, ser. 5, 13, 6 : 357—450.  
 — 1925. *Formicinae*. In: «Genera Insectorum», 183.  
 Entomology research institute for biological control. Research report 1956—1959. Belleville, 1960, p. 1—45.  
 — Research report 1960—1961. Ibidem, 1962, p. 1—28.  
 F a b r i c i u s J. C. 1793. Entomologia systematica emendata et aucta. 2. Kopenhagen.— 1804. Systema Piezatorum secundum Ordines, Genera et Species. Braunschweig.  
 F i e l d e A. 1904. Observations on ants, on their relation to temperature and submergence.— Biol. Bull., 8 : 170—174.  
 F i n z i B. 1923 \*. Formiche.— In: «Resultati spedizione Ravasini Lona in Albania».— Boll. Soc. ent. ital., 55, 1 : 1—4.  
 — 1928 \*. *Formica cinerea* Mayr e varietate palearctiche.— Boll. Soc. ent. ital., 60, 5 : 65—75.  
 F o r e l A. 1874. Les Fourmis de la Suisse.— Nouv. Mém. Soc. Helv. Sci. Nat., Zürich, 26 : 1—447.  
 — 1875. Etudex myrmécologiques en 1875.— Bull. Soc. Vaud. Sci. Nat. (Genova), 14 : 33—62.  
 — 1886a. Les Fourmis perçoivent-elles l'ultra-violet avec leur yeux ou avec leur peau.— Rev. scient., 38.  
 — 1886b. Études myrmécologiques en 1886.— Ann. Soc. Entomol. Belgique, 30 : 131—215.  
 — 1900. Fourmis du Japon. Nids en toile. *Strongylognathus huberi* et voisins. Fourmilieres triple. *Cyphomyrmex wheeleri*. Fourmis importées.— Mitt. Schweiz. entom. Gesellsch., 10 : 267—287.  
 — 1901. Formiciden des Naturhistorischen Museums zu Hamburg. Neue *Calyptomymex*, *Dacryon*-, *Pod omyrma*- und *Echinopla*-Arten.— Mitt. Nat. Mus. Hamburg, 18, 2 : 43—82.  
 — 1903. Note sur les Fourmis du Musée Zoologique de l'Académie Impériale des Sciences à St. Petersbourg.— Ann. Mus. Zool. Acad. Sci. (St. Petersbourg), 8 : 368—388.  
 — 1904. Dimorphisme du mâle chez les fourmis et quelques autres notices myrmécologiques.— Ann. Soc. Entomol. Belgique, 48 : 421—425.  
 — 1909. Fourmis d'Espagne récoltées par M. O. Vogt et Mme Cécile Vogt, Docteurs en médecine.— Ann. Soc. Entomol. Belgique, 53 : 103—106.  
 — 1911. Aperçu sur la distribution géographique et la phylogénie des Fourmis.— Trans. I Internat. Entomol. Congr. London, p. 51—204.  
 — 1913. Notes sur quelques Formica.— Ann. Soc. Entomol. Belgique, 57 : 360—361.  
 — 1915. Die Ameisen der Schweiz. In: «Fauna Insectorum helvetiae, *Hymenoptera*».— Mitt. Schweiz. entom. Gesellsch., 12 : 1—77.  
 — 1921—1923. Le Monde Social des Fourmis du Globe, comparé à celui de l'homme, 1—5. Genova.  
 F o r s s l u n g K. 1949. Svenska myror, 11—14.— Ent. tidskr., 70, 1/2 : 19—32.  
 — 1957 \*. Catalogus insectorum sueciae. XV. *Hymenoptera: Formicidae*.— Opuscula ent., 22 : 70—78.  
 F ö r s t e r A. 1850. Hymenopterologische Studien.— Jahresber. höh. Bürgerschule Aachen. I (Formicariae, : 1—74).  
 G a u s s R. 1952. Blattkäfer als Brutschmarotzer bei Ameisen.— Aus Heimat, 60, 11 : 267—270.  
 G o e t s c h W. 1953. Die Staaten der Ameisen. Göttingen — Heidelberg.  
 G o e t s c h W., K a e t h e r B. 1938. Die Koloniegründung der Formiciden und ihre experimentelle Beeinflussung.— Z. Morphol., Ökol. Tiere, 33, 2 : 201—260.  
 G o n t a r s k y H. 1940. Beitrag zur Honigtaufrage.— Z. ang. Entomol., 27 : 321—332.  
 G ö s s w a l d K. 1932\*. Ökologische Studien über die Ameisenfauna des Mittleren Maingebietes.— Z. wiss. Zool. A, 1, 2 : 1—156.  
 — 1934—1935. Über Ameisengäste und -schmarotzer des mittleren Maingebietes.— Ent. Z., 48 : 119—120, 125—127, 133—134, 142—143, 165—167, 175—176, 181—182; 49 : 13—15.  
 — 1938b. Über den Einfluss von verschiedener Temperatur und Luftfeuchtigkeit auf die Lebensäusserungen der Ameisen.— Z. wiss. Zool., Ser. A, 151 : 337—382.  
 — 1938c. Über Empfindlichkeitsunterschiede einiger Ameisenarten gegen Arsen-Frassgifte.— Arbeiten über physiol. und ang. Ent. (Berlin), 5, 2 : 137—154.

- 1940a. Beobachtungen über den Schutz eines Kiefernbestandes von der Kiefernbuschhornblattwespe *Diprion pini* L. durch die roten Waldameise.— Z. Forst- und Jagdwesen, 72, 2 : 370—378.
  - 1940b. Künstliche Besiedlung eines Kiefernwaldes mit der kleinen roten Waldameise.— Mitt. Forstwirt und Forstwiss. (Hannover), 11 : 97—119.
  - 1940c. Die Massenzucht von Königinnen der Roten Waldameisen im Laboratorium.— Ibidem, 11 : 283—291.
  - 1940d. Die Rote Waldameise im Winter.— Dtsch. Forstwirt, 9, 1 : 6—7.
  - 1941a. Ist nun die Rote Waldameise nützlicher oder schädlich? — Anz. Schädligskunde, 17, 1 : 1—7.
  - 1941b. Rassenstudien der roten Waldameisen *Formica rufa* L. auf systematische, ökologische, physiologische und biologische Grundlage.— Z. ang. Entomol., 28 : 62—124.
  - 1941c. Unterschiede im Jagdinstinkt bei den Waldameisenrassen.— Forstwiss. Cbl., 63 : 139—143.
  - 1942a. Ameisenhorste im Massenvermehrungsgebiet von *Diprion pini* L.— Cbl. Forstwesen, 69, 1 : 4—18.
  - 1942c. Art- und Rassenunterschiede bei der Roten Waldameisen.— Naturschutz (Neudamm — Berlin), 23 : 109—115.
  - 1943. Zur Beilegung von Meinungsverschiedenheiten über den Nutzen der Roten Waldameise.— Der Biologie (München), 12 : 157—162.
  - 1944. Rassenstudien an der Roten Waldameise im Lichte der Ganzheitsforschung.— Anz. Schädligskunde, 20 : 1—8.
  - 1951a. Anlage einer Station zur Massenzucht von Königinnen der kleinen roten Waldameise.— Z. ang. Entomol., 35 : 77—104.
  - 1951c. Die Rote Waldameise im Dienste der Waldhygiene Forstwirtschaftliche Bedeutung, Nutzung, Lebensweise, Zucht, Vermehrung und Schutz. Lüneburg.
  - 1951e. Versuche zum Socialparasitismus der Ameisen bei der Gattung *Formica* L.— Zool. Jahrb., 80 : 533—582.
  - 1951f. Zur Ameisenfauna des Mittleren Maingebietes mit Bemerkungen über Veränderungen seit 25 Jahren.— Zool. Jahrb., 80 : 507—532.
  - 1951g. Zur Biologie, Ökologie und Morphologie einer neuen Varietät der Kleinen Roten Waldameise *Formica minor pratensoides*.— Z. ang. Entomol., 32 : 433—457.
  - 1953. Über Versuche zur Verwendung von Hifsameisen Zwecks Vermehrung der nützlichen kleinen roten Waldameise.— Z. ang. Entomol., 3, 4 : 1—44.
  - 1954b. Unsere Ameisen. Stuttgart, 1 : 1—88; 2 : 1—80.
  - 1954c. Über den Schutz von Nestern der Roten Waldameise.— Waldhygiene, 1 : 23—28.
  - 1955a. Bildung von Aleggern der Kleinen Roten Waldameisen durch Nestaufteilung (Verhaften I).— Merckbl. z. Waldhyg. Ser. A, Ameisen, 4 : 1—16. (refer. Cotti, 1963).
  - 1955b. Über die Lebensdauer und Einsatzbereitschaft von Waldameisenkolonien.— Waldhygiene, 1 : 54—59.
  - 1955d. Zur Kastenbestimmung bei Ameisen.— Rev. Suisse Zool., 62 : 372—386.
  - 1957a. Bildung von Aleggern der kleinen roten Waldameise auf der Grundlage einer Massenzucht von Königinnen.— Waldhygiene, 2, 2 : 54—72.
  - 1957b. Über die biologischen Grundlagen der Zucht und Anweisung junger Königinnen der kleinen roten Waldameise nebst praktischen Erfahrungen.— Waldhygiene, 2 : 53.
  - 1958b. Über die Bedeutung und die Förderung der roten Waldameise (*Formica rufa* L.).— Schweiz. Z. Forstwesen, 109, 6 : 311—324.
  - 1958d. Weitere Beobachtungen über die Auswirkung der Roten Waldameise auf den Eichenwickler.— Waldhygiene, 2 : 143—153.
  - 1958e. Neue Erfahrungen über Einwirkung der Roten Waldameise auf den Massenwechsel von Schadinsekten sowie einige methodische Verbesserungen bei ihrem praktischen Einsatz.— Trans. X Internat. Entomol. Congr., 4 : 567—571.
  - 1959. Der Ameisenstaat.— Math. und naturwiss. Unterricht, 12 : 208—212.
  - 1960. Untersuchungen zum Paarungs- und Adoptionsverhalten verschiedener *Formica*-Arten.— Verhandl. XI Internat. Kongr. Entomol., 1 : 612—617.
  - 1962a. Über einige Forstschritte in der Waldameisenhege.— Waldhygiene, 4, 5/6 : 129—143.
  - 1962b. Waldameisen und Eichenwickler.— Z. ang. Entomol. 49, 2 : 173—209.
- G ö s s w a l d K., B i e r K. 1953a. Untersuchungen zur Kastendetermination in der Gattung *Formica*.— Naturwissenschaften, 40, 2 : 38—39.
- 1953b. Untersuchungen zur Kastendetermination in der Gattung *Formica*. 2. Die Aufzucht von Geschlechtstieren bei *Formica rufa pratensis*.— Zool. Anz., 151 : 126—134.
  - 1954a. Untersuchungen zur Kastendetermination in der Gattung *Formica*. 3. Die Kastendetermination von *Formica rufa rufopratenensis minor*.— Insectes Sociaux, 1 : 229—246.
  - 1954b. Untersuchungen zur Kastendetermination in der Gattung *Formica*. 4. Physiologische Weisellosigkeit als Voraussetzung der Autzucht von Geschlechtstieren im polygynen Volk.— Insectes Sociaux, 1 : 305—318.
  - 1955. Beeinflussung des Geschlechtsverhältnisses durch Temperatureinwirkung bei *Formica rufa*.— Naturwissenschaften, 42, 5 : 133—134.

- 1957. Untersuchungen zur Kastendetermination in der Gattung *Formica*. 5. Der Einfluss der Temperatur auf die Eiblage und Geschlechtsbestimmung.— *Insectes Sociaux*, 4, 4 : 335—348.
- G ö s s w a l d K., H a l b e r s t a d t K. 1961. Zur Ameisenfauna der Rhön.— *Abhandl. Naturwiss. Ver., Würzburg*, 2, 1 : 27—34.
- G ö s s w a l d K., K l o f t W. 1955. Untersuchungen zur Bekämpfung Schädlicher Ameisen. 1. Nestkämpfung einheimischer Ameisen mit Kontaktinsektiziden im Freiland.— *Z. Pflanzenkrankheiten und Pflanzenschutz (Stuttgart)*, 62, 4, 207—219.
- 1956a. Der Eichenwickler (*Tortrix viridana* L.) als Beute der Mittleren und Kleinen Rote Waldameisen.— *Waldhygiene*, 1, 7 : 205—215.
- 1956b. Untersuchungen über die Verteilung von radioaktiv markiertem Futter im Volk der kleinen roten Waldameise (*Formica rufopratensis minor*).— *Waldhygiene*, 1, 6 : 200—202.
- 1957. Neue Untersuchungen über die sozialen Wechselbeziehungen im Ameisenvolk, durchgeführt mit Radio-isotopen.— *Insectes Sociaux*.
- 1958. Radioaktive Isotope zur Erforschung des Staatenlebens der Insecten.— *Umschau*, 58, 24 : 743—745.
- 1960. Untersuchungen mit radioaktiven Isotopen an Waldameisen.— *Entomophaga*, 5, 1 : 33—41.
- G ö s s w a l d K., S c h m i d t G. 1959a. Papierchromatographische Untersuchungen zur Art- und Rassendifferenzierung. Eine Studie zum problem des Waldameisen-systematik.— *Umschau*, 59, 9 : 265—269.
- 1959b. Zur morphologischen und biochemischen Differenzierung der Waldameisen (*Hym.*, *Formicidae*, gen. *Formica*) und ihrer Waldhygienischen Bedeutung.— *Waldhygiene*, 3 : 37—46.
- 1960a. Untersuchungen zum Flügelabwurf und Begattungsverhalten einiger *Formica*-Arten in Hinblick auf ihre systematische Differenzierung.— *Insectes Sociaux*, 7, 4 : 297—321.
- 1961b. Neue Wege Unterscheidung der Waldameisenformen (*Hymenoptera: Formicidae*).— *Entomophaga*, 5, 1 : 13—31.
- G ö s s w a l d K., S c h m i d t G., K l o f t W., B a g g i n i A., P a v a n M., R o n c h e t t i G. 1961. Ricerche morfologico-biometriche sulla differenziazione del «gruppo *Formica nigricans*» e sulla sua diffusione in Italia (*Hym.*, *Formicidae*).— *Collana Verde*, 7 : 12—27.
- G r a f I. 1964. Untersuchungen zur Verdauungsphysiologie von *Formica polyctena* Forst.— *Experientia*, 20, 6 : 330—331.
- G r a b e n s b e r g e r W., 1933. Untersuchungen über das Zeitgedächtnis der Ameisen und Termiten.— *Z. vergl. Physiol.*, 20, 1/2 : 1—54.
- 1934. Der Einfluss von Salicylsäure, gelbem Phosphor und weissem Arsenik auf Zeitgedächtnis der Ameisen.— *Z. vergl. Physiol.*, 20, 4 : 501—510.
- G r a s s é P. P., C h a u v i n R. 1944. L'effet de groupe et la survie des neutres dans les sociétés d'insectes.— *Rev. scient.*, 82 : 461—464.
- H a e r d t l H. 1943. Über die Lebensweise der *Lyda stellata* als Grundlage einer Bekämpfung.— *Z. ang. Entomol.*, 30, 2 : 163—223.
- H a s e A. 1942. Über Entlausung durch Ameisen sowie die Wirkung der Ameisensäure auf Kleiderläuse.— *Z. Parasitenkunde*, 12 : 665—677.
- H a s k i n s S., P. E n z m a n n E. V. 1945. On the occurrence of impaternate females in the *Formicidae*.— *Ann. N. Y. Acad. Sci.*, 37 : 97—162.
- H a y a s h i d a K. 1959\*. Ecological distribution of ants in Mt. Atusanupuri, an active volcano in Akan National Park, Hokkaido.— *J. Fac. Sci. Hokkaido Univ. Ser. VI*, 14, 2 : 252—260.
- 1960\*. Studies on the ecological distribution of ants in Sapporo and its vicinity (1 and 2).— *Insectes Sociaux*, 7, 2 : 125—162.
- 1964\*. Studies on the ecological distribution of ants in Kutchan and its adjacent area.— *J. Sapporo Otani Junior College*, 2 : 107—129.
- H e r t e r K. 1924. Untersuchungen über den Temperatursinn einiger Insekten.— *Z. vergl. Physiol.*, 1 : 221—288.
- H o d g s o n E. S. 1955. An ecological study of the behavior of the leaf-cutting ant *Atta cephalotes*.— *Ecology*, 36 : 293—304.
- H o h o r s t W. 1962. Die Rolle der Ameisen im Entwicklungsgang des Lanzettlegels (*Dicrocoelium dendriticum*).— *Z. Parasitenkunde*, 22, 2 : 105—106.
- H o h o r s t W., G r a e f e G. 1961. Ameisen — obligatorische Zwischenwirte des Lanzettlegels (*Dicrocoelium dendriticum*).— *Naturwissenschaften*, 48, 7 : 229—230.
- ✓ H o h o r s t W., L ä m m e r G. 1962. Experimentelle Dicrocoeliose-Studien.— *Z. Tropenmed. u. Parasitol.*, 13, 4 : 377—397.
- H o l g e r s e n H. 1943a\*. Bestemmelsestabell over norske maur. Norsk ent. tidsskr. (Oslo), 6, 4 : 164—182.
- 1943b. *Formica gagatoides* Ruzsky in Norway. Tromso mus. arh., 64 : 1—15.
- H ö l l d o b l e r K. 1936. Beiträge zur Kenntnis der Koloniegründung der Ameisen.— *Biol. Zbl.*, 56 : 230—248.

- 1944a. Über die forstliche wichtigen Ameisen des nordostkarelischen Urwaldes.— Z. ang. Entomol., 30 : 587—622.
- 1944b. Weitere Mitteilungen über die Ameisenfauna Nordost-Kareliens. 3. Zur Biologie der *Formica* Arten.— Z. ang. Entomol., 30 : 623—644.
- 1960 \*. Über die Ameisenfauna in Finnland-Lappland. Waldhygiene, 3, 8 : 229—238.
- 1961. Systematische Klastellungen zur Ameisenfauna des nordostkarelischen Urwaldes.— Z. ang. Entomol., 48, 2 : 186—187.
- H o l t S. J. 1955. On the foraging activity of wood ant.— J. Animal Ecol., 24 : 1—34.
- H o m a n n H. 1924. Der vertical Illuminator als Augenspiegel bei keinen Augen.— Biol. Zbl., 44 : 582—591.
- H u b e r P. 1810. Recherches sur les moeurs des Fourmis indigènes. Paris.
- H u b e r R. 1961. Die Insektenjard der Rote Waldameise (*Formica rufa*).— Leben und Umwelt, 12, 9 : 255—257.
- H u b e r t M. 1962. Borstenfelder an den Gelenken als Schweresinnesorgane bei Ameisen und anderen *Hymenoptera*.— Z. vergl. Physiol., 45, 5 : 475—569.
- H u x l e y J. 1940. The new systematics. Oxford.
- J a c o b s o n H. 1936 \*. Ameisenfauna der Kanjerseemoore.— Folia Zool. et Hydrobiol. (Riga), 9 : 143—165.
- 1939 \*. Die Ameisenfauna des ostbaltischen Gebietes.— Z. Morphol., Ökol. Tiere, 35 (ref. Cotti, 1963).
- J a n d e r R. 1957. Die optische richtungsorientierung der Roten Waldameise (*Formica rufa*).— Z. vergl. Physiol., 40 : 162—238.
- J a n e t C. 1896. Sur les rapports Lepismatodes myrmecophiles avec les fourmis.— Compend. Acad. sci. (Paris), 122 : 799—802.
- J u d d W. W., B e n j a m i n R. K. 1958. The ant *Lasius alienus* parasitized by the fungus *Laboulbénia formicarum* Thaxter at London, Ontario.— Canad. Entomologist, 90, 7 : 419.
- K a c z m a r e k W. 1953. Badania nad zespólami mrowek lesnych.— Ecol. Polska, 1, 2 : 69—96.
- K a i s e r E., M i c h l H. 1958. Die Biochemie der tierischen Gifte. Wien.
- K a r a w a j e w W. 1909 \*. Nachtrag zu meinen «Ameisen Turkestan». Русск. энто- мол. обозр., 9, 3 : 268—272.
- 1912 \*. Ameisen aus dem paläarktischen Faunengebiete.— Русск. энто- мол. обозр., 12, 3 : 581—596.
- 1926a \*. Beiträge zur Ameisenfauna des Kaukasus, nebst einigen Bemerkungen über andere paläarktische Formen.— Kanowia, 5 : 93—109, 161—169, 187—199.
- 1926b \*. Übersicht der Ameisenfauna der Krim, nebst einiger Neubeschreibungen.— Kanowia, 5, 4 : 281—303.
- 1926c \*. Myrmecologische Miscellen.— 36. праць Зоол. муз. (Київ), 104 : 112.
- 1927 \*. Ameisen aus dem paläarktischen Gebiet.— Тр. фіз.-мат. відділу (Київ), 4, 4 : 89—104.
- 1929 \*. Myrmecologische Fragmente. 2.— Тр. фіз. мат. відділу (Київ), 13, 1 : 205—220.
- 1931a \*. Beitrag zur Ameisenfauna der Umgebung des Baikalsees.— Zool. Anz., 93 : 1/2 : 28—32.
- 1931b \*. Myrmecologische Fragmente. 3.— Zool. Anz., 92, 11/12 : 00.
- K a t o M. 1939. The diurnal rhythm of temperature in the mound of an ant *Formica truncorum truncorum* var. *yessensis* Forel, widely distributed at the Mt. Hakkoda.— Sci. Repts. Tohoku Univ., 14 : 53—64. (ref. Cotti, 1963).
- K i i l V. 1934. Untersuchungen über Arbeitsteilung bei Ameisen (*Formica rufa* L., *Camponotus herculeanus* L., *C. ligniperda* Latr.).— Biol. Zbl., 54, 1/2 : 114—146.
- K i n g R. L., S a l l e e R. M. 1962. Further studies on mixed colonies in ants.— Proc. Iowa Acad. Sci., 69 : 531—539.
- K i n g R. L., W a l t e r s. 1950. Population of a colony of *Formica rufa melanotica* Emery.— Proc. Iowa Acad. Sci., 57 : 469—473.
- K i r c h n e r W. 1959 \*. Erstmaliger Nachweis von *Formica aquilonia* Yarr. neuen Waldameisenart für deutsches Gebiet.— Waldhygiene, 3 : 54.
- 1964. Jahreszyklische Untersuchungen zur Reservestoffspeicherung und Überlebensfähigkeit adulter Waldameisenarbeiterinnen (gen. *Formica*, *Hym.*, *Formicidae*).— Zool. Jahrb., Aht. i, 71, 1 : 1—72.
- K l o f t W. 1953. Waldameisen und Pflanzenläuse.— Allg. Forstzeitschr., 8 : 529.
- 1959a. Versuche einer Analyse der trophobiotischen Beziehungen von Ameisen zu Aphiden.— Biol. Zbl., 78, 6 : 863—870.
- 1959b. Zur Nestbautätigkeit der Roten Waldameise.— Waldhygiene, 3, 3/4 : 94—98.
- 1960a. Die Honigtau-Erzeuger. In: «Büdel — Herold, Biene und Bienenzucht». Ehrenwirt. Verl. München, S. 105—114.
- 1960b. Forstwirtschaftliche Probleme im Appenin und ihre mögliche Bedeutung für die italische Bienenzucht.— Dtsch. Bienenwirt., 11, 12 : 289—292.
- 1960c. Die Trophobiose zwischen Waldameisen und Pflanzenläusen mit Untersuchun-

- gen über die Wechselwirkungen zwischen Pflanzenläusen und Pflanzengeweben.—  
Entomophaga, 5, 1 : 43—54.
- 1962. Discussion in: «Radioisotopes and radiat. in entomology». Wien, p. 44—45.
- K n e c h t e l K. 1956 \*. Contributii la studiul Formicidelor din Valea Prahovei.— Bul.  
stiint. Acad. RPR, sec. biol., 4 : 769—774.
- K n e c h t e l K., P a r a s c h i v e s c u D. 1962a. Legături trofice între furnici si  
plante.— Studii şicercetări biol. Acad. RPR, 14, 3 : 315—330.
- 1962b \*. Zur Kenntnis der geographischen Verbreitung der Ameisen in der Rumä-  
nischen Volkrepublik.— Rev. Biol., 7, 2 : 243—254.
- K n e i s s l L. 1910. Zur Kenntnis des myrmecophilen *Uropolyaspis hamuliferus* (Mich.)  
Berlese und zur Biologie der Ameisenmilben.— Z. wiss. Insectenbiol., 6 : 228.
- K n e i t z G. 1962. Verbesserte Methoden zum Schutz der Waldameisennester.—  
Waldhygiene, 4, 5/6 : 144—148.
- 1964. Saisonaler traveger halten bei *Formica polyctena* (Formicidae, gen. *Formica*).—  
Insectes Sociaux, 11, 2 : 105—130.
- K o e h l e r W. 1951 \*. Fauna mrówek Pieninskiego Parku Narodowego. Warszawa.  
— 1959. Perspektywy nowoczesnej ochrony lasu.— Ecol. Polska, 5, 2 : 11—125.
- 1963. Ausnutzungsmöglichkeiten der biologischen Pflanzenschutzmethode im Forstwe-  
sen.— Trans. I Internat. Congr. Insect Pathol. and Biol. Control (Praha), p. 405—  
413.
- K ö n i g H. 1956. Über die Auswirkungen künstlicher Vermehrung der Kleine Rote  
Waldameise im Staatl. Forstamt Münster.— Waldhygiene, 1 : 227—229.
- K r a u s s e. 1922. *Formica rufa pratensis insica* m. v. n.— Ent. Jahrb., S. 155.  
— 1926. *Formica rufa truncicola menozzii* m. f. n.— Ent. Z., 40 : 336.  
— 1927. Über einige Formen der *Formica rufa* und *exsecta*.— Intern. ent. Z. (Guben.),  
20 : 264.
- K r u l l W. H., M a p e s C. R. 1952. Studies on the biology of *Dicrocoelium dendri-  
ticum* (Rudolphi, 1819). Looss, 1889 (*Trematoda, Dicrocoeliidae*) including its rela-  
tion to the intermediate host *Cionella lubrica* (Müller). IV. Infection experiments in-  
volving definitive hosts.— Cornell Veterinarian, 41, 2 : 603.
- 1953. ibidem. IX. Notes on the cyst menacercaria and infection in the ant, *Formica  
fusca* L.— Ibidem, 43, 3 : 389.
- K u m e r l o e v e H. 1956. Vogel- und Ameisenschutz gegen Massenvermehrungen des  
Kieferspanners (*Bupalus piniarius*) im späten 18 Jahrhundert.— Waldhygiene, 1,  
5 : 164—166.
- K u t t e r H. 1913a. Ein Beitrag zur Frage der sozialparasitischen Koloniegründung von  
*Formica rufa*.— Z. wissensch. Insectenbiol., 9 : 193.  
— 1913b. Zur Biologie von *Formica rufa* und *Formica fusca*.— Biol. Zbl., 33 : 703—  
707.  
— 1926 \*. Ein myrmecologischer Streifzug durch Sizilien.— Folia myrmec. et termitol.  
(Berlin), 1, 8/9 : 177—190.  
— 1956. Beiträge zur Biologie paläarktischen *Coptoformica* (Hym., Formicidae).— Mit-  
teil. Schweiz. ent. Ges., 29, 1 : 1—18.  
— 1957 \*. Zur Kenntnis schweizerischer Coptoformicarten. 2 Mitteilung.— Mitteil.  
Schweiz. ent. Ges., 30, 1 : 1—24.  
— 1958. Einsame Ameisen.— Mitteil. Schweiz. ent. Ges., 31, 2 : 177—190.  
— 1961 \*. Bericht über die Sammelaktion schweizerischer Waldameisen der *Formica  
rufa*-Gruppe.— Schweiz. Z. Forstwesen, 112, 12/788—797.
- K u z n e z o v N. N. 1923. Die genetische Elements der Ameisenfauna des russischen  
Turkestan.— Zool. Anz., 1, 5 : 164—166.
- L ä m m e r G. 1962. Die experimentelle Infection der Endwirte mit *Dicrocoelium den-  
driticum*.— Z. Parasitenkunde, 22, 2 : 106—107.
- L a n g e R. 1955. Neuartiger und verbilligter Nestschutz für die Rote Waldameise.  
Waldhygiene, 1, 4 : 136—137.  
— 1956. Experimentelle Untersuchungen über die Variabilität bei Waldameisen (*For-  
mica rufa* L.).— Z. Naturforsch., 11 : 538—543.  
— 1958a. Die deutschen Arten der *Formica rufa*-Gruppe.— Zool. Anz., 161 : 238—  
243.  
— 1958b. Der Einfluss der Königin auf die Futterverteilung im Ameisenstaat.— Natur-  
wissenschaften, 45 : 196—197.  
— 1958c. Über die Variabilität der Beborstung der Waldameisen.— Zool. Jahrb., 86,  
3 : 217—226.  
— 1959a. Experimentelle Untersuchungen über den Nestbau der Waldameisen.— Ento-  
mophaga, 16, 1 : 47—55.  
— 1959b. Die morphologischen Merkmale von *Formica rufa* L. und *F. polyctena* Först.,  
zwei für die Vermehrung wichtige Ameisenarten.— Anz. Schädlingkunde, 32 : 57—  
58.  
— 1960a. Über die Futterverteigrabe zwischen Angehörigen verschiedener Waldameisen-  
staaten (Zugleich ein Beitrag zum Problem des Nestduftes bei den Ameisen).—  
Z. Tierpsychol., Tierernährung u. Futtermittelkunde, 17, 4 : 389—401.



- 1960b. Die systematischen Grundlagen der Waldameisenvermehrung in Deutschland.— Entomophaga, 5, 1 : 81—85.
- 1960c. Modellversuche über den Nahrungsbedarf von Völkern der Kahlröchigen Waldameise *Formica polyctena*.— Z. ang. Entomol., 46, 2 : 200—208.
- 1962. Phasen wechselnder Jagdintensität bei Waldameisen.— Z. ang. Entomol., 50, 1 : 56—64.
- Latreille P. A. 1798. Essai sur l'histoire des fourmis de la France. Brives an 6.
- Leach W. E. 1825. Description of thirteen species of *Formica* and three species of *Culex* found in the environs of Nice.— Zool. J., 2 : 289—293.
- Ledoux A. 1954. Recherches sur la cycle chromosomique de la fourmi fileuse *Oecopnylla longinoda*.— Insectes Sociaux, 1 : 149—175.
- Leńkova A. 1959. W sprawie ochrony mrowisk leśnych.— Chrońmy przyr. ojcz., 15, 3 : 20—26.
- Lilienstern M. 1932. Beiträge zur Bakterien symbiose der Ameisen.— Z. Morphol., Ökol. Tiere, 26 : 110—134.
- Linnaeus C. 1758. Systema Naturae, 1. Ed. 10.
- 1761. Fauna Suecica sistens animalia Sueciae regni etc. 2 Ed. Stockholm.
- Lomnicki J. 1925. Przegląd polskich gatunków rodzaju mrowki (*Formica* L.).— Polskie pismo ent., 3 : 151—182.
- 1928 \*. Spic mrówek Lwowa i okolicy. Ks. Pamiatkowa 50-lecia Gimn. J. Długosza we Lwowie. Lwow.
- 1931 \*. Przegląd mrówek (*Formicidae*) Tatr Polskich.— Polskie pismo ent., 10 : 97—101.
- Lucas K. 1912. Parthenogenese bei der grauschwarzen Waldameise (*Formica fusca* L.).— Z. wiss. Insektenbiol., 8 : 272.
- McCluskey E. S. 1958. Daily rhythms in Harvester and Argentine ants.— Science, 128 : 536—537.
- Marcus H. 1960. Wie sich die Ameisen gegen Inzucht schützen.— Zool. Anz., 164, 3/4 : 132—137.
- Marikovskiy P. I. 1961. Material on sexual biology of the ant *Formica rufa* L.— Insectes Sociaux, 8, 1 : 23—30.
- 1962. On some features of behaviour of the ant *Formica rufa* L. infected with fungous disease.— Insectes Sociaux, 9, 2 : 173—179.
- Mayer G. 1853. Beschreibung einiger neuer Ameisen.— Verhandl. zool.-bot. Vereins Wien, 3 : 277—286.
- 1855. Formicina austriaca.— Verhandl. zool.-bot. Vereins Wien, 5 : 273—478.
- 1868. Die Ameisen des baltischen Bernsteins.— Beitr. Naturkunde Preuss. herausgegeben v. d. physik.-ökonomisch. Gesellsch. z. Königsberg, 1 : 1—120.
- 1889. Beitrag zur Ameisenfauna Russlands.— Ent. Ztg., Stettin, 20 : 87—90.
- 1890. *Formicidae* aus Tibet.— Русск. энтомол. обзор., 24 : 278—280.
- Ménozzi C. 1927 \*. Beitrag zur Ameisenfauna des nördlichen und östlichen Spaniens.— Senckenbergiana, 9 : 89—92.
- 1935 \*. Formiche dell'Himalaya a del Karakorum raccolte della Spedizione Italiana comandata da S. A. R. il Duca di Spoleto.— Atti Soc. Ital. sci. nat (Milano), 78 : 285—345.
- Merihel A. 1960. Metsakuklane aitab vältida putukkahjurite rüüstein.— Eesti Loodus, 5 : 275—280.
- Morley D. W. 1946. Division of labour in ants.— Nature (London), 158 : 914.
- 1950. The division of labour in the ants.— Trans. VIII Internat. Entomol. Congr., p. 523—529.
- 1954. The evolution of an insect society. London.
- Müller G. 1923 \*. Le formiche della Venezia Giulia e della Dalmazia.— Boll. Soc. Adriatica sci. nat., 28, 1 : 11—180.
- Müller H. 1956a. Können Honigtau lieferende Baumläuse (*Lachnidae*) ihre Wirtspflanzen schädigen?— Z. ang. Entomol., 39, 2 : 168—177.
- 1956b. Der Massenwechsel einiger Honigtau liefernden Baumläuse im Jahre 1954.— Insectes Sociaux, 3, 1 : 75—92.
- 1958. Zur Kenntnis der Schäden, die Lachniden an ihren Wirtsbäumen hervorrufen können.— Z. ang. Entomol., 42, 3, 284—291.
- 1960. Der Honigtau der hügelbauender Waldameisen.— Entomophaga, 5, 1 : 55—75.
- Narman H. 1963. Untersuchungen über Bildung und Weitergabe von Drüsensekreten bei *Formica* (*Hymenoptera*, *Formicidae*).— Experientia, 19, 8 : 412—413.
- Nichols C. F. 1963. Some entomological equipment.— Inform. bull., Res. Inst., Canad. Dep. Agric. (Belleville), 2 : 1—85.
- Nixon G. E. J. 1951. The association of ants with Aphids and Coccids.— Publ. Commonw. Inst. Entomol. London.
- Novak V. 1948. Prispěvek k etazce vzniku patologickich jedincu (pseudogyn) u mravenu z rodu *Formica* (Predbezne sdělni).— Věst. Českosl. společ. zool., 12 : 97—131.
- Nylander W. 1846—1948. Adnotationes in Monographian formicarum borealium.— Acta Soc. scient. fennica, 2 : 875—944, 1041—1062; 3 : 25—48.

- O e l j a n d F. 1930a. Maur og blanus.— *Naturen* (Bergen), 54 : 304—309.
- 1930b. Wieviel «Blattlauszucker» verbraucht die Rote Waldameise (*Formica rufa* L.).— *Biol. Zbl.*, 50, 8 : 449—459.
- 1931. Studien über die Arbeitsteilung und die Teilung des Arbeitsgebietes bei der roten Waldameisen — *Formica rufa* L.— *Z. Morphol., Ökol. Tiere*, 20, 1 : 63—131.
- 1932. Kvantitative undersøekelser av den roede skogmaur ernaering.— *Naturen* (Bergen), 56 : 247—252.
- 1934. Utvandring og overvitring hog den roede skogmaur (*Formica rufa* L.).— *Norsk ent. tidsskr.*, Oslo, 3 : 316—327.
- O h n e s o r g e B. 1957. Untersuchungen über die Populations dynamik der Kleinen Fichtenblattwespe, *Pristiophora abietina* (Christ.) (*Hym.*, *Tenth.*).— *Z. ang. Entomol.*, 40, 4 : 443—493.
- O i n o n e n E. A. 1956. Kallioiden muurahaisista ja niiden osuudesta Kallioiden met-sittymiseen Etelä-Suomessa. — *Acta ent. fennica*, 12 : 1—212.
- O' R o u r k e F. J. 1950. Formic acid production among the *Formicidae*.— *Ann. Entomol. Soc. America*, 43, 3 : 437—443.
- O s m a n M. F. H., B r a n d e r J. 1961. Weitere Beiträge zur Kenntnis der chemischen Zusammensetzung des Giftes von Ameisen aus Gattung *Formica*.— *Z. Naturforsch. b.*, 16 : 749—753.
- O s m a n M. F. H., K l o f t W. 1961. Untersuchungen zur insektiziden Wirkung der verschiedenen Bestandteile des Giftes der Kleinen roten Waldameise *Formica polycyctena* Först.— *Insectes Sociaux*, 8, 4 : 383—395.
- O t t o D. 1954. Praktische Massnahmen zum Schutz und zum Förderung der roten Waldameise. Eberswalde.
- 1955. Schutz der roten Waldameise.— *Forst. und Jagd*, 5, 6 : 256—258.
- 1956. Die Rote Waldameise.— *Urania* (Leipzig), 19 : 474—477.
- 1957. Erhaltung und Vermehrung der roten Waldameise.— *Bibl. Junger. Neurer d. Landw.*, h. 2 (ref. Cotti, 1963).
- 1958a. Über die arbeitsteilung im Staate von *Formica rufa rufopratensis minor* Gössw. und ihre verhaltensphysiologischen Grundlagen.— *Wiss. Abh. Dtsch. Akad. Landwirtschaft. wiss.* (Berlin), 30 : 1—166 (ref. Cotti, 1963).
- 1958b. Über die Homologieverhältnisse der Pharynx- und Maxillardrüsen bei *Formicidae* und *Apidae* (*Hymenoptera*).— *Zool. Anz.*, 161, 9/10 : 216—226.
- 1958d. Zur Biologie der Roten Waldameise.— *Forst. und Jagd*, 8 : 87.
- 1958e. Zur Schutzwirkung der Waldameisenkolonien gegen Eichenschädlinge.— *Waldhygiene*, 2 : 137—142.
- 1959a. Der Einfluss von Waldameisenkolonien auf Eichenschadinsekten in einem Forstervier des nördlichen Harzrandes. — *Waldhygiene*, 3, 3/4 (ref. Cotti, 1963).
- 1959c. Statistische Untersuchungen zur Systematik der Roten Waldameise (engere *F. rufa* L.-Gruppe).— *Naturwissenschaften*, 46, 14 : 458—459.
- 1960a. Statistische Untersuchungen über die Beziehungen zwischen Königinnenzahl und Arbeiterinnengrösse bei den roten Waldameisen (engere *F. rufa* L.-Gruppe).— *Biol. Zbl.*, 79, 6 : 719—739.
- 1960b. Zur Erscheinung der Arbeiterinnenfertilität und Parthenogenese bei der Kahlrückigen Rote Waldameise (*Formica polycyctena* Först.).— *Dtsch. ent. Z.*, 7, 1/2 : 1—9.
- 1961a. Anregung für die Freunde der Roten Waldameisen zu Beobachtungen im Jahre 1961. — *Ent. Nachrichtenbl.*, 5, 4 : 25—27.
- 1961b. Zur Systematik der Waldameisenformen.— *Arch. Forstwesen*, 10, 4/6 : 531—535.
- 1962. Die Rote Waldameise. Wittenberg.
- P a r a s c h i v e s c u D. 1961 \*. Contributii la cunoasterea formicidelor din stepa și Podosul Dobrogei.— *Studii și cercetări biol. Acad. RPR*, 13, 4 : 457—465.
- 1963 \*. Cercetări zoogeografice supra fourmicidelor din Bazinul Trotusului.— *Ibidem*, 13, 6 : 559—565.
- P a v a n M. 1950. Sugli inizi d'un esperimento pratico di lotta biologica con *Formica rufa* L. contro la processionaria del pino (*Thaumetopea pityocampa* Sch.).— *Atti Soc. Ital. sci. nat.* (Milano), 89, 3/4 : 159—201.
- 1951. Primi risultati di un esperimento pratico di lotta biologica con *Formica rufa* L. (s. l.) contro Processionaria del pino (*Thaumetopea pityocampa* Sch.).— *Ibidem*, 90 : 1—12.
- 1959a. Primi dati sul censimento delle popolazioni naturali di *Formica rufa* esistenti nell'arco alpino italiano.— *Notiziario Forestale e Montano*, 3, 59/60 : 1572; 4, 61 : 1598.
- 1959b. Aspetti attuali della lotta contro gli insetti dannosi.— *Bergamo economica*, 5, 2; 24—30.
- 1959d. Attività italiana per la lotta biologica con formiche del gruppo *Formica rufa* contro gli insetti dannosi alle foreste.— *Collana Verde*, 4 : 1—80.
- 1961a. *Formica lugubris* Zett. predatrice della «minatrice delle foglie di larice» *Coleophora laricella* Hb. (*Lepidoptera, Coleophoridae*).— *Notiziario Forestale e Montano*, 6, 91/92 : 2920—2921.

- 1961b. Ricerche e applicazioni di protezione dei boschi con le formiche del gruppo *Formica rufa*.— Acc. Ital. Sci. Forestali, p. 153—156.
- P e t a l J. 1961 \*. Materialy do znajomości mrówek (*Formicidae*) Lubelczyzny. (I—IV).— Fragmenta faunistica, 9, 12 : 135—151.
- 1962. *Formica forsslundi* Lohm. ssp. *strawinskii* spp. nov.— Ann. univ. MCS (Lublin), 17 : 195—202.
- 1964 \*. Fauna mrówek projectowanego rezerwatu torfowiskowego Rakowskie Bagno k. Frampola.— Ann. univ. MCS (Lublin), 18 : 143—174.
- P i c k l e s W. 1935. Population, territory and interrelation of the ants *Formica fusca*, *Acanthomyops niger* and *Myrmica scabrinodis* at Garforth (Yorkshire).— J. Animal Ecol., 4 : 22—31.
- 1936. Population and territories of the ants *Formica fusca*, *Acanthomyops flavus* and *Myrmica ruginodis* at Thornhill (Yorkshire).— J. Animal Ecol., 5 : 262—270.
- 1941. The variation in the pH of the mounds of the ant *Lasius flavus*.— Entomol. Monthly Mag., 77.
- P i é r o n H. 1904. Du rôle de sens musculaire dans l'orientation des fourmis.— Bull. Inst. Gén. Psychol., p. 174.
- P i s a r s k i B. 1953 \*. Mrówki okolic Kazimerza.— Fragmenta faunistica, 6, 18 : 465—500.
- 1962 \*. Materialy do znajomości mrówek (*Formicidae*, *Hymenoptera*) Polski. I. Gątki z podrodzaju *Coptoformica* Müll.— Fragmenta faunistica, 10, 9 : 125—136.
- P l o c h L. 1939. Über die Nahrung und den Nahrungserwerb der roten Waldameise. Eine wissenschaftliche Klarstellung.— Ent. Z., 53, 28 : 239—244, 246—250, 254—257, 266—271.
- 1943a. Einige Bemerkungen zu dem in Nr 14 der Entom. Zeitschr. vom 20.8. 1940 erschienenen Aufsatz von E. de Lattin «Über die Forstnützlichkei der Roten Waldameise *Formica rufa* L.».— Ent. Z., 57, 8 : 59—64 (ref. Cotti).
- 1943b. Von der Ernährungsweise der Roten Waldameise.— Der. Biologie, 12 : 21—28 (ref. Cotti, 1963).
- P o n t i n A. J. 1961. Population stabilization and competition between the ants *Lasius flavus* and *L. niger*.— J. Animal Ecol., 30 : 47—54.
- 1963. Further considerations of competition and the ecology of the ants *Lasius flavus* (F.) and *L. niger* (L.)— J. Animal Ecol., 32 : 565—574.
- P o p p E. 1962. Die Ameisen der Bülden in Hochmooren und Weihern.— Nachrichtenblatt der bayerischen Entomologen, 11, 4 : 38—40; 11, 5 : 41—46.
- R a i g n e r A. 1947. Warme en warmeregelijn in de Nesten van de roode Boschmier (*Formica rufa polycytena* Först.).— Meded. Koninkl. vlaamse acad. wet. (Bruxelles), 9, 2 : 1—41.
- 1948. L'économie thermique d'une colonie polycalique de la fourmi des bois (*Formica rufa polycytena* Först.).— Cellule, 51 : 281—268.
- R e i c h l e F. 1943. Untersuchungen über Frequenz-Rhythmen bei Ameisen.— Z. vergl. Physiol., 30, 2 : 227—251.
- R e t z i u s. 1783. Caroli Lib. Bar. de Geer Genera et Species Insectorum usw. (*Formicidae* — p. 74—76). (Цит. по: Donisthorpe, 1915). Leipzig.
- R o g e r J. 1859. Beiträge zur Kenntniss der Ameisenfauna der Mittelmeerländer.— Berliner ent. Z., 3 : 245—259.
- R o n c h e t t i G. 1956. Un alleato del basco: la *Formica rufa*.— Illustr. scient., 8, 77 (ref. Cotti, 1963).
- 1961. Secretergati in popolazioni di formiche del gruppo *Formica rufa*.— Collana Verde, 7 : 61—74.
- R o o n V. 1933. Künstliche Ameisenvermehrung mit der Wüschelrute in der Oberförsterei Wirschkowitz.— Dtsch. Forstwirt, 15, 76 : 479—480.
- R u p p e r t s h o f e n H. 1955. Biologischer Forstschutz durch Vögel und Rote Waldameisen im Stadtwald Möln im Verlauf von 250 Jahren. — Waldhygiene, 1 : 45.
- 1948. Erfahrungen über einen kombinierten biologischen Forstschutz durch die kleine rote Waldameise, waldrütende Vögel, Fledermause und Waldspinnen.— Waldhygiene, 2, 7/8 : 252—257.
- R ü s c h k a m p F. 1942. Eine neue natürliche *rufa-fusca* Adoptions-Kolonie— Biol. Zbl., 32 : 313.
- R u s t E. 1958. Aufbau der ersten Ameisenfarm.— Forst und Jagd, 8 : 131—135.
- S a d i l J. V. 1945 \*. Příspěvek k poznání mravenčí zvířeny Českomoravské vosociny.— Folia Ent., 8 : 41—20.
- 1953 \*. Příspěvek k poznání mravenčí našich bor.— Časopis Českosl. spolecn. entom., 50 : 197—202.
- S a k a g a m i S. F., H a y a s h i d a K. 1962. Work efficiency in heterospecific ant groups composed of hosts and their labour parasites.— Animal Behaviour (London), 10, 1/2 : 96—104.
- S a m š i ň á k K. 1951 \*. *Formica fusca* r. *lemani* Bondr. (*Hym.*, *Formicidae*).— Časopis Českosl. spolecn. entom., 48 (2) : 122—127.
- S a n t s c h i P. 1911a. Observations et remarques critiques sur le mécanisme de l'orientation chez les fourmis.— Rev. Suisse zool., 19 : 303—338.

- 1911b. Une nouvelle variété de *Formica rufa* L.—Bull. Soc. ent. France, 19 : 349—350.
- 1913a. A propos de l'orientation vertuelle chez les fourmis.— Bull. soc. hist. nat. l'Afrique du Nord, 5, 9, 231—235.
- 1913b. Comment s'orientent les fourmis.— Rev. Suisse zool., 21 : 347—462.
- 1913c. L'oeil composé considéré comme organe de l'orientation chez la fourmi.— Rev. zool. et bot. afric., 3 : 329—341.
- 1914. Remarques nouvelles sur l'orientation des fourmis.— Bull. Soc. hist. nat. l'Afrique du Nord, 6, 3 : 70—76.
- 1923. L'orientation siderale chez les fourmis.— Mem. Soc. vaudoise sci. nat. (Genova), p.<sup>s</sup> 137—176.
- 1925a \*. Fourmis d'Espagne et autres espèces paléarctiques (*Hymenoptera*).— Revista esp. ent. (Madrid), 1, 4 : 339—360.
- 1925 \*. Contribution à la faune myrmécologique de la Chine.— Bull. Soc. vaudoise sci. nat. (Genova), 56, 216 : 81—96.
- 1928 \*. Nouvelles Fourmis de Chine et du Turkestan Russe.— Ann. Soc. Entom. Belgique, 68 : 31—46.
- Sauerlander S. 1961. Das Gift von *Formica polyctena* Först. als ein möglicher Schutzmechanismus dieses Insektes gegen Mikroorganismen.— Naturwissenschaften, 48, 19 : 1—2.
- Schencck C. 1852. Beschreibung nassauischer Ameisenarten.—Jahrb. Ver. f. Naturkunde in Herogt (Nassau), 18 : 3 : 149.
- Scherba G. 1958. Reproduction, nest orientation and population structure of an aggregation of mound nest of *Formica ulkei* Emery (*Formicidae*).—Insectes Sociaux, 5, 2 : 201—213.
- 1959. Moisture regulation in mound nests of the ant *Formica ulkei* Emery.— Amer. Midl. and Naturalist, 61, 2 : 499—508.
- 1961. Nest structure and reproduction in the mound-building ant *Formica opaciventris* Emery in Wyoming.— J. N. Y. Entomol. Soc., 69 : 71—87.
- 1962. Mound temperatures of the ant *Formica ulkei* Emery.— Amer. Midland Naturalist, 67, 2 : 373—385.
- 1964. Analysis of inter-nest movement by workers of the ant *Formica opaciventris* Emery (*Hymenoptera: Formicidae*).— Animal Behaviour (London), 12, 4 : 508—512.
- Schkauff B. 1924 \*. *Formicidae* di Constantinopoli.— Boll. Soc. ent. Ital., 56, 6 : 90—96.
- Schleip W. 1908. Die Richtungskörperbildung im Ei von *Formica sanguinea*.— Zool. Jahrb., 26 : 651—682.
- Schmidt A. 1938. Geschmackphysiologische Untersuchungen an Ameisen.— Z. vergl. Physiol., 25 : 350—378.
- Schmidt C. 1954. Ameisenköniginnen Zucht.— Aus Heimat, 62, 4 : 105—106.
- Schmidt G. 1958. Nachweis von fluoreszierenden Stoffen bei Ameisen und ihre papierchromatographische Trennung.— Zool. Anz., 161, 11/12 : 304—308.
- 1960. Spinnorganane bei Ameisenlarven (*Formicidae, Hymenoptera, Insecta*).— Verh. XI Internat. Kongr. Ent. (Wien), 1, S. 403—407.
- 1961. Sekretionsphasen und cytologische Beobachtungen zur Funktion der Oenocyten während der Puppenphase verschiedener Kasten und Geschlechter von *Formica polyctena* Först. (*Insecta, Hymenoptera, Formicidae*).— Z. Zellforsch., 55 : 707—723.
- Schmidt G., Pohlmann G. 1960. Die mikroskopische und submikroskopische Struktur der Puppenkokons von Waldameisen (*Formicidae, Hymenoptera, Insecta*).— Biol. Zbl., 79 : 337—342.
- Schmidt H. 1934. Biologischer Kampf gegen Forstschädlinge (Ein Referat über den *Psilura monacha* Beffal, 1932).— Allgem. Forstund Jagdzeitung, 110 : 100—103.
- 1952. Untersuchungen zur Trophobie der Ameisen. I. Mitteilung Morphologie und Ökologie des perianalen Haarkranzes der Aphiden.— Z. Morphol., Ökol. Tiere, 41 : 223—246.
- Schmutterer H. 1956. Saugschäden an Eichen und Buchen durch Lachniden in Abhängigkeit von Ameisen Trophobie.— Z. ang. Entomol., 39 : 178—185.
- Scholz. 1924. *Formica exsecta* Nyl. v. *sudetica* nov. var.— Neue Beiträge syst. Insektenkunde (Berlin), 3 : 48.
- Schouteden H. 1902. Les Aphides radicoles de Belgique et les Fourmis.— Ann. Soc. Ent. Belgique, 46 : 136—142.
- Schrotter H. 1959. Der Einfluss der Kleinen Roten Waldameise.— Forst und Jagd, 9 : 40—41.
- Schütter F. 1956. Eichenwickler, Waldameisen und Vögel.— Waldhygiene, 7, 7 : 215—219.
- Schwenke W. 1957. Über die räuberische Tätigkeit von *Formica rufa* L. und *F. nigricans* Em. ausserhalb einer Insekten-Massenvermehrung.— Beitr. Entom., 7, 3/4 : 226—246.
- Schwerdtfeger F. 1932. Prognose und Bekämpfung von Forleuenkalamitäten. Verl. «Der Deutsche Forstwirt.», Berlin, 1—74 (ref. Cotti, 1963).
- 1957. Die Kleine Fichtenblattwespe in Niedersachsen.—Aus dem Waldes, 1 : 75—87.

- 1962. Über den Einsatz von Ameisen zur Niederhaltung forstlicher Dauerschädlinge, insbesondere von *Tortrix viridana* L. und *Pristiphora abietina* Christ.— Agron. glasnik, 12, 5/7 : 529—537.
- S e r n a n d e r R. 1906. Entwurf einer Monographie der europäischen Myrmekochoren.—Bihang till kongl. Svenska Vetenskaps. Akad. Handlingar, 41 : 1—140.
- S i n d e r s b e r g e r M., M a r c u s B. A. 1937. Das Auftreten der Föhreneule in Mittelfranken 1928—1931.— Mitt. Staatsforstverwaltung Bayerns, (München), 22 : 1—118 (ref. Cotti, 1963).
- S k w a r r a E. 1926. Mitteilung über das Vorkommen einer für Deutschland neuen Ameisenart *Formica uralensis* Ruzsky in Ostpreußen.— Ent. Mitt., 15 : 305—315.
- 1929a. *Formica fusca-picea* Nyl. als Moorameise.— Zool. Anz., S. 46—55.
- 1929b \*. Die Ameisenfauna des Zehlaubruches. — Schriften phys.-Ökon. Gesellsch. zu Königsberg, 66, 2 : 3—174.
- S m i t h F. 1858. Catalogue of Hymenopterous Insects in the collection of British Museum, 6. London.
- 1878. Scientific Results of the Second Jarkand Mission etc. F. Stoliczka. *Hymenoptera*. Calcutta.
- S t ä g e r R. 1925. Das Leben der Gastameise (*Formicoxenus nitidulus* Nyl.) in neuer beleuchtung.— Z. Morphol., Ökol. Tiere, 3 : 452—476.
- 1929. Die Geschichte einer Koloniegründung durch *Formica fusca* L. an der Baumgrenze.— Zool. Anz., S. 177—184.
- 1931. Über das Mitteilungvermögen der Wald-Ameisen beim Auffinden und Transport eines Beutestücker.— Z. wiss. Insectenbiol., 26 : 125—137.
- 1933. Fütterungsversuche mit unseren einheimischen Ameisenarten.— Rev. Suisse Zool., 40, 25 : 349—363.
- 1935. Über Verkehrs- und Transportverhältnisse auf den Strassen der Waldameise.— Rev. Suisse Zool., 42, 20 : 459—460.
- 1939a. Ergebnisse mit Ameisen. Eberhard Kalt-Zehnder Verlag. Zug. S. 1—231 (ref. Cotti, 1963).
- 1939b. Neue Beobachtungen und Versuchsanstellungen mit Ameisen.— Mitt., Naturforsch. Ges., Bern, S. 1—15 (ref. Cotti, 1963).
- 1942. Blütennektar und Laussekreme als Nahrungsmittel für die Ameisen (ref. Cotti, 1963).
- S t ä r k e A. 1935 \*. *Formicidae* (*Hymenoptera*). In: «Wissenschaftliche Ergebnisse der niederländischen Expeditionen in der Karakorum und die angrenzenden Gebiete», 1. Leipzig, S. 260—269.
- S t a u d e H. 1959. Durchführung und bisheriger Erfolg einer künstlichen Vermehrung der Kleinen Roten Waldameise.— Die grüne Farbe, 11, 2 : 13—16.
- S t e i n e r A. 1924. Über die Temperaturverhältnisse in den Nestern der *Formica rufa* var. *rufopratensis* For.— Mitt. Naturforsch. Ges. (Bern), (1923—1924) : 61—66.
- 1929. Temperaturuntersuchungen in Ameisennestern mit Erdkuppeln im Nest von *Formica exsecta* Nyl. und in Nestern unter Steinen.— Z. vergl. Physiol., 9 : 1—66.
- 1931. Neuer Ergebnisse über den sozialen Wärmehaushalt der einheimischen Hautflügler.— Naturwissenschaften, 18 : 595—600.
1947. Der Wärmehaushalt der einheimischen sozialen Hautflügler.—Beiheft. Schweiz. Bienen-Ztg., 2 : 140—253.
- S i t z, H. 1924 \*. Zur Kenntniss estländischer Hochmoorameisen.— Beitr. zur Kunde Estlands, 10, 4 : 136—139.
- 1930 \*. 5. *Hymenoptera*. III. (*Formicidae*). In: «Entomologische Ergebnisse der Deutsch-Russian Alai-Pamir-Expedition, 1928», I.— Mitt. Zool. Museum (Berlin), 16, 2 : 238—240.
- 1936. Schwedische-Chinesische Wissenschaftliche Expedition nach den Nordwestlichen Provinzen Chinas.— Arkiv zool., 27 : 1—7.
- 1939 \*. Hautflügler oder *Hymenoptera*. I. Ameisen oder *Formicidae*. In: «Dahl. Die Tierwelt Deutschlands», Jena, 37 : 1—428.
- S t u m p e r R. 1922a. Etudes sur les fourmis. IV. L'influence de la Temperature sur l'Activité des Fourmis.— Ann. Soc. Entomol. Belgique, 62 : 137—140.
- 1922b. L'influence de la Temperature sur l'Activité des Fourmis.— C. R. Soc. Biol. (Paris), 87 : 9—10.
- 1950. Le venin des fourmis... dont le chimisme nous échappe encore.— Atomes, 5, 53 : 272—274. (ref. Cotti, 1963).
- 1951. Sur la sécretion d'acide formique par les fourmis.— Comptes Rendus Acad. Sci. (Paris), 233 : 1144—1146.
- 1956. Sur les sécrétions attractives des fourmis femeles.— Comptes Rendus Acad. Sci. (Paris), 242 : 2487—2489.
- 1959a. Un nouveau constituant du venin acide de Fourmis.— Comptes Rendus Acad. Sci. (Paris), 249 : 1154—1156.
- 1959b. Über neue Komponenten des Ameisensäure — Sekretes der Formiciden.— Mitt. Schweiz. ent. Ges., 32, 4 : 735—736.

- Strudza S. A. 1934. Über den statistischen Drehreflex der roten Waldameise (*Formica rufa pratensis*).— Bull. Acad. Roum., 26, 8/9 : 198—202.
- 1935. Quelques observations relatives a l'action de la température sur l'activité motrice de la fourmi rousse (*Formica rufa pratensis* Retz.).— Notationes biol. (Bucuresti), 3, 1 : 1—10.
- 1942. Über die Verschiedenheit optischer Orientierungsreaktionen der Rote Waldameise bei Tageslicht und bei künstlichem Lichte.— Bull. Acad. Roum., 23, 10 : 659—667.
- 1943a. Drehscheibenversuche mit roten Waldameisen.— Bull. Acad. Roum., 24 : 529—542.
- 1943b. Beobachtungen über die stimulierende Wirkung lebhaft beweglichen Ameisen auf träge Ameisen.— Bull. Acad. Roum., 24 : 543—546.
- 1943c. Nachbewegungen der roten Waldameise auf der Dreihseide.— Bull. Acad. Roum., 24 : 597—604.
- 1943d. Verhalten der roten Waldameise auf horizontal auf horizontal gebrehten lotrechten Flächen.— Bull. Acad. Roum., 24 : 605—609.
- Sudd J. H. 1960. The transport of prey by ant *Pheidole crassinoda* Em.— Behaviour, 16, 3/4 : 295—308.
- Tagungsbericht der Arbeitengruppe *Formica rufa* im Rahmen der Internationalen Kommission für Biologische Schädlingsbekämpfung (C. I. L. B.) in Würzburg vom 22 bis April 1963.— Waldhygiene, 1963, S. 1—79.
- Talbot M. 1959. Flight activities of two species of ants of the genus *Formica*.— Amer. Midland Naturalist, 61, 1.
- Viehmeier H. 1904. Experimente zu Wassmanns *Lomechusa*-Pseudogynen-Theorie und andere biologische Beobachtungen an Ameisen.— Allgem. Z. Ent. (Neudamm), 9, 17/18 : 334—344.
- 1907. Preliminary remarks on the myrmecophily of the caterpillars of the family *Lycaenidae*.— Ent. news, 18 : 328—332.
- 1908. Zur Koloniegründung der parasitischen Ameisen.— Biol. Zbl., 1 : 18—32.
- 1911. Morphologie und Phylogenie von *Formica sanguinea*.— Zool. Anz., 37 : 427—441.
- Vogelsanger E. 1938 \*. Eine für die Schweiz neue Ameisen *Formica uralensis* Ruzsky.— Mitt. Schweiz. ent. Ges., 17 : 231—232.
- Voûte A. D. 1951. Zur Frage der Regulierung der Insekten-Populationsdichte durch räuberische Tierarten.— Z. ang. Entomol., 33, 1/2 : 51.
- Vowles D. M. 1950. Sensitivity of ants to polarized light.— Nature (London), 165, 4190 : 282—283.
- 1954a. The orientation of ants. I. The substitution of stimuli.— J. Exptl. Biol., 31, 3 : 541—555.
- 1954b. The orientation of ants. II. Orientation to light gravity and polarized light.— J. Exptl. Biol., 31 : 356—357.
- 1955. The foraging of ants.— Animal Behaviour (London), 3, 1 : 1—3.
- Wallis D. I. 1961. Food sharing behaviour of the ants *Formica sanguinea* and *Formica fusca*.— Behaviour, 17 : 17—47.
- Wasmann E. 1894. Kritische verzeichniss der myrmekophilen und termitophilen Arthropoden. Berlin.
- 1897. Selbstbiographie einer *Lomechusa*, 1. Stimm. Maria — Laach.
- 1899. Die psychischen Fähigkeiten der Ameisen.— Zoologica, 26 : 1—133.
- 1901. Zur Lebensweise der Ameisengrillen (*Myrmecophila*).— Natur. Offenb., 47, 3 : 129—152.
- 1904a. Ameisenarbeiterinnen als Ersatzköniginnen.— Mitt. Schweiz. Ent. Ges., 11 : 67—70.
- 1904b. Die moderne Biologie und die Entwicklungstheorie. Freiburg i. B., 2 ed.
- 1905. Ursprung und Entwicklung der Sklaverei bei den Ameisen.— Biol. Zbl., 25, 7 : 195.
- 1909 \*. Zur Kenntniss der Ameisen und Ameisengäste von Luxemburg.— Arch. trim. Inst. nog. gr. Duc (Luxemburg), Sect. phys. nat., 4, 3/4 : 103.
- 1910a. Über das Wesen und den Ursprung der Symphilie — Biol. Zbl., 30 : 97, 129, 161.
- 1910b. Nachträge zum sozialen Parasitismus und der Sklaverei bei den Ameisen.— Biol. Zbl., 30 : 453, 475, 515.
- 1913a. Ein neuer Fall zur Geschichte der Sklaverei bei den Ameisen.— Verhandl. Ges. Dtsch. Naturforscher und Ärzte (Leipzig), S. 1—4.
- 1913b. Nachschrift. Über *pratensis* als Sklaven von *sanguinea*.— Biol. Zbl., 672—675.
- 1920. Die Gastpflege der Ameisen ihre biologischen und philosophischen Probleme. Berlin.
- 1923. Die Larvenernährung bei den Ameisen und Theorie der Trophallaxis.— Mem. Pontifica Acad. Romana dei Nuovi Lincei, Ser. 11, 6 : 67—87.
- Werkert H. W. 1952. Der Kiefernspinner und seine Fiende. Wittenberg. Lutherstadt.

- Weir J. S. 1958. Polyethism in workers of the ant *Myrmica*.— *Insectes Sociaux*, 5 : 97—128.
- Wellenstein G. 1928. Beiträge zur Biologie der roten Waldameise (*Formica rufa* L.) mit besonderer Berücksichtigung klimatischer und forstlicher Verhältnisse.— *Z. ang. Entomol.*, 14 : 1—68.
- 1952. Zur Ernährungsbiologie der Rote Waldameise (*Formica rufa* L.).— *Z. Pflanzenkrankh.*, 59 : 430—451.
- 1953. Ergebnisse 25-jähriger Grundlagenforschung zur forstlichen Bedeutung der roten Waldameise (*Formica rufa* L.).— *Mitt. Biol. Zentralanst. Land und Forstwirtschaft.*, 75 : 125—133.
- 1954a. Die Insektenjagd der Roten Waldameise (*Formica rufa* L.).— *Z. ang. Entomol.*, 36, 2 : 185—217.
- 1954b. Was können wir von der Roten Waldameise im Forstschutz erwarten? — *Beitr. Ent.*, 4, 2 : 117—138.
- 1957a. Die Beeinflussung der forstlichen Arthropodenfauna durch Waldameisen (*Formica rufa*-Gruppe).— *Z. ang. Entomol.*, 41 : 368—385.
- 1957b. Die Trophobie der Waldameisen und ihre bienenwirtschaftliche Bedeutung.— *Dtsch. Ges. f. ang. Entomol.*, 14 *Verhandl. ber.*, S. 109—114.
- 1958. Versuche zur Klärung der bienenwirtschaftlichen Bedeutung der Kahlrückigen Roten Waldameise.— *Allgem. Forstzeitschrift*, 15 : 213—214.
- 1960a. Ergebnisse 4-jähriger Untersuchungen über die Steigerung der Waldbienentracht.— *Z. ang. Entomol.*, 47, 1 : 32—41.
- Wellenstein G., Müller H. 1954. Pflanzebeschädigungen durch Waldameisen. Ein Beitrag Erhöhung von *Formica rufa*. — *Z. Weltforstwirtschaft.*, 17, 2 : 43—48.
- Wellenstein G., Müller H., Kaeser W. 1957. Kann die Waldhonigerte mit Hilfe der Rote Waldameisen gesteigert werden?— *Z. Bienenfor. (Nürnberg)*, 3 : 237—240.
- Wengris J. 1948. \*. *Badania nad rozmieszczeniem mrówisk w zaleznosci od warunkow ekologicznych.*— *Studia Soc. Scient. torunensis, Ser. E*, 1, 1 : 1—71.
- Westhoff V., Westhoff de Jonkheere J. N. 1942. Verspreiding en Nestökologie van de Mieren in de Nederlandse Bosschen.— *Tijdschr. plantenziekten*, 48, 5 : 138—212. (ref. Cotti, 1963).
- Weyer F. 1928. Untersuchungen über die Kiemdrüsen bei Hymenopterenarbeitern.— *Z. wiss. Zool.*, Ser. A, 131 : 345—501.
- Wheeler W. M. 1903. Origin of the female and worker ants from eggs of parthenogenetic workers.— *Science*, 18 : 830—833.
- 1904. A new type of social parasitism among ants.— *Bull. Amer. Museum Natur. History*, 20 : 347—375.
- 1906. On the founding of colonies by queen ants, with special reference to the parasitic and slave-making species.— *Bull. Amer. Museum Natur. History*, 22 : 33—105.
- 1910. *Ants, their structure, development and behaviour.* N. Y.
- 1911. The ant-colony as an organism.— *J. Morphol.*, 22 : 307—325.
- 1913. A revision of the ants of the genus *Formica* (Linne) Mayr.— *Bull. Museum Compar. Zool.*, 53 : 379—565.
- 1914a. Gynandromorphous ants described during decade 1903—1913.— *Amer. Naturalist*, 48 : 49—56.
- 1914b. *Formica exsecta* in Japan.— *Psyche*, 21, 1 : 26—27.
- 1915. The ants of the Baltic amber.— *Schriften phys.-ökon. Gesellsch. zu Königsberg (1914)*, S. 1—142.
- 1922. Ants of the genus *Formica* in the tropics. *Psyche*, 29 : 203—211.
- 1927. The occurrence of *Formica fusca* L. in Sumatra.— *Psyche*, 34 : 40—41.
- 1929. Some ants from China and Manchuria.— *Amer. Museum. Novitates*, 361 : 1—11.
- 1930. A new parasitic *Crematogaster* from Indiana.— *Psyche*, 37 : 55—60.
- 1933. Colony founding among ants. Harvard Univ. Press.
- White F. B. 1883. *Ant's ways.*
- Wichmann H. E. 1953. Untersuchungen über *Ips typographus* L. und seine Umwelt. Die Ameisen.— *Z. ang. Entomol.*, 35 : 201—206.
- Williams R. E. 1961. An ecological note on the microclimate of three species of ants.— *Ohio J. Sci.*, 61, 5 : 279—282.
- Wilson E. O. 1955a. A monographic revision of the ant genus *Lasius*. *Bull. Museum Compar. Zool.*, 113, 1 : 1—200.
- 1963a. Pheromones.— *Scientific Amer.*, May, p. 1—11.
- 1963b. The social biology of ants.— *Annual Rev. Entomol.*, 8 : 345—368.
- 1964. The true army ants of the Indo-Australian area.— *Pacif. Insectes*, 6, 3 : 427—483.
- Wilson E. O., Brown W. L. Jr. 1955. Revisionary notes on the *sanguinea* and *neogagates* groups of the ant genus *Formica*.— *Psyche*, 62, 3 : 108—122.
- Wilson E. O., Eisner T. 1957. Quantitative studies of liquid food transmission in ants.— *Insectes Sociaux*, 4, 2 : 157—166.

- Wiśniewski J. 1959. Eliminowanie wrogów rmówki rudnicy przy sztucznym rozprzestrzenianiu jej gniazd.— Las polsky, 33, 19 : 6—7.
- 1961. Próba kompleksowej oceny składu fauny stawogonów mrowkolubnych u *Formica rufa* L. i *F. polyctena* Först.— Ecol. Polska, 7, 2 : 117—122.
- 1963. Analiza składu gatunkowego chrzaszczy występujących w mrowkach *Formica rufa* L. i *F. polyctena* Först.— Polskie pismo ent., 33, 9 : 183—193.
- 1965. Pajeczaki towarzyszące mrowiskom *Formica polyctena* Först. (*Hym.*, *Formicidae*) w nadleśnictwie doświadczalnym WSR Zielonka.— Prace komisji Nauk Rolniczych i komisji Nauk Leśnych (Poznan), 17, 3 : 537—584.
- Yarrow I. H. H. 1954a. Application for the reexamination and rephrasing of the decision taken by the International Commission regarding the name of the type species of «*Formica*» L., 1758.— Bull. Zool. Nom. (London), 9, 10 : 313—318.
- 1954b \*. *Formica exsecta* Nylander (*Hymenoptera*, *Formicidae*) in the British Isles.— Entomol. Monthly Mag., 90 : 183—185.
- 1954c \*. The British ants allied to *Formica fusca* L. (*Hymenoptera*, *Formicidae*).— Trans. Soc. Brit. Entomol., 11, 11 : 229—244.
- 1955 \*. The British ants allied to *Formica rufa* L.— Trans. Soc. Brit. Entomol., 12, 1 : 1—48.
- Yung. 1899. Dénombrement des nids de la Fourmi fauve (*Formica rufa* L.).— Arch. Zool. Expér., 7, 3 : 33—35.
- 1900. Combien y a-t-il des fourmis dans une fourmilière?— Arch. Sci. Phys. Nat. Genève, 10, 4 : 46—56.
- Zahn M. 1958. Temperatursinn, Wärmehaushalt und Bauweise der Rote Waldameise *Formica rufa* L.— Zool. Beitr., N. F., 3 : 127—194.
- Zimmerman S. 1930 \*. Beitrag zur Kenntnis der Ameisenfauna der Quarnerischen Inseln.— Verhandl. zool.-bot. Ges. Wien, 80, 1/2 : 45—66.
- 1934 \*. Beitrag zur Kenntnis der Ameisenfauna Süddalmatiens.— Verhandl. zool.-bot. Ges. Wien, 84, 1/2 : 5—65.
- Zobelc G. 1954. Versuche zur Feststellung des Honigtauertrags von Fichtenbeständen mit Hilfe von Waldameisen.— Z. ang. Entomol., 36, 3 : 358—362.
- 1955. Waldhonigtau als Insektennahrung.— Verhandl. Dtsch. Ges. ang. Ent., S. 70—73.
- 1956. Der Honigtau als Nahrung der Insekten.— Z. ang. Entomol., 38 : 369—416; 39, 129—167.
- 1957. Die Rolle des Waldhonigtau mit Nahrungshaushalt forstlich nützlicher Insekten.— Forstwiss. Zbl., 76 : 24—34.

#### Дополнение.

Обзор советской литературы в настоящей работе заканчивается 1965 годом, а зарубежной—1963—1964 гг. Когда книга уже находилась в Издательстве, вышел целый ряд работ, посвященных изучению *Formica*. Следует особо отметить 16-й том Collana Verde (Minist. del' Agricoltura e delle Foreste, Pavia) под общим названием «Studi ed esperienze pratiche di protezione biologica delle Foreste», вышедший в 1965 г. и содержащий около 20 статей, существенно дополняющих содержание настоящей книги.



## АЛФАВИТНЫЙ УКАЗАТЕЛЬ ВИДОВ РОДА *FORMICA*<sup>1</sup>

- alpina* 91  
*antiqua* 110, 113, 113  
*aquilonia* 10, 13, 25, 36, 46, 47, 49, 49, 90—91, 91, 117, 118, 119, 124, 126, 129, 135, 144, 152, 155, 157, 158, 161, 202  
*arenicola* 97, 98  
*armeniaca* 66  
*armenica* 26, 51, 65—69, 138, 139, 140  
  
*baltica* 110, 113, 113  
*berthoudi* 81  
*bipilosa* 70, 71  
*borea* 97  
*borealis* 60  
*brunneonitida* 30, 35, 42, 42, 44, 45, 101, 106, 112, 114, 115, 143  
  
*candida* 61  
*caucasica* 70, 71, 74, 75, 76  
*ciliata* 129  
*ciliata* 84  
*cinerea* 26, 27, 40, 50, 53, 56, 63, 65—69, 77, 100, 110, 112, 114, 117, 119, 121, 128, 141, 142, 154, 157, 158, 159, 161, 163, 170, 191, 194, 200, 209  
*cinereofusca* 51, 52, 53, 54, 56, 60—61, 64, 115  
*cinereo-rufibarbis* 66  
*clara* 52, 55, 56, 64, 69, 75, 77—78, 112, 114  
*clara* 71, 74, 75, 97  
*clarius* 70, 71, 97  
*clivia* 121, 121  
*clymene* 13, 113, 113  
*concosians* 127  
*congenerens* 84, 91  
*cordieri* 84  
*cunicularia* 14, 24, 25, 26, 27, 31, 51, 53, 55, 57, 63, 69, 73—77, 98, 99, 109, 114, 128, 131, 138, 139, 141, 151, 161, 162, 170, 197  
  
*dakotensis* 127  
*dalqui* 10  
*decipiens* 78, 112, 114, 115  
  
*etrusca* 100  
*exsecta* 27, 30, 31, 35, 36, 41, 42, 44, 45, 101, 100—102, 112, 114, 115, 117, 119, 124, 127, 129, 129, 131, 135, 143, 146, 148, 149, 149, 150, 151, 154, 157, 158, 160, 161, 162, 163, 164, 164, 166, 169, 187, 190, 194, 200  
*exsecta* 102  
*exsecta*, группа 30, 100—103, 128  
*exsectoides* 142, 147  
*exsectoides*, группа 28, 32, 34, 81, 100, 111, 129, 142 *exsecto-pressilabris* 104  
  
*fallax* 70, 71  
*flavorubra* 97  
*flori* 109, 113, 113  
*foreli* 35, 42, 43, 103, 104, 114, 119, 143, 160, 161, 163  
*forsslundi* 35, 42, 44, 45, 46, 105—106, 105, 112, 114, 115, 119, 127, 143, 161, 169  
*forsslundi*, группа 30, 35, 36, 105—106, 129  
*fossiceps* 121, 121  
*fossilabris* 35, 100, 108  
*fukaii* 101  
*fusca* 7, 9, 10, 17, 19, 24, 28, 38, 51, 52, 55, 56, 57, 58—60, 63, 69, 77, 98, 99, 100, 102, 109, 111, 113, 114, 117, 121, 122, 127, 128, 128, 131, 135, 136, 138, 139, 142, 146, 150, 151, 152, 155, 156, 157, 158, 159, 160, 161, 162, 164, 178, 185, 195, 197  
  
*fusca* 60  
*fusca*, группа 33, 58—65, 109, 110, 111, 113  
*fusca-picea* 61  
*fuscipes* 97, 98  
*fuscocinerea* 65—69  
*fuscoides* 25, 26, 27, 74—77  
*fusco-rufibarbis* 73  
  
*gagates* 9, 29, 32, 33, 51, 52, 54, 61, 64, 79, 99, 99, 110, 111, 113, 113, 127, 128, 131, 138  
*gagates* 61  
*gagatoiges* 14, 50, 51, 54, 54, 56, 57, 63—64, 64, 112, 114, 115  
*gagagoides* 61, 64  
*glabra* 61  
*glabridorsis* 74—75  
*glacialis* 142  
*glaucia* 25, 26, 27, 63, 73, 74—77, 99, 122, 142, 146, 147, 150, 154, 156, 158, 160  
*glebaria* 58, 73  
*griseopubescens* 97  
  
*horrida* 110, 113, 113  
  
*imitans* 26, 27, 54, 65—69, 128, 145, 146, 150, 157, 158, 161, 185  
*incerta* 127  
*inplana* 61  
  
*japonica* 52, 53, 57, 64, 78, 109, 112, 114, 115, 122  
  
*Kantuniemii* 100  
*katuniensis* 74—75  
*kozlovi* 51, 54, 64, 64—65, 112, 114, 115  
  
*Lachmatteri* 61  
*lemani* 24, 51, 52, 55, 57, 58, 59, 60, 61, 64, 99, 109, 112, 114, 128  
*leninei* 97  
*litoralis* 27, 56, 63, 70—73  
*longiceps* 30, 35, 36, 41,

<sup>1</sup> Курсивом даны синонимы, полужирным шрифтом — ссылки на рисунки.

- 42, 44, 45, 101, 107,  
 114 128, 143  
*lugubris* 18, 46, 47, 48, 49,  
 49, 90, 91—93, 92, 112,  
 117, 119, 126, 147, 155,  
 156, 157, 158, 190  
*major* 90, 93, 94  
*manchu* 101  
*melanotica* 121  
*menozzii* 81  
*meredionalis* 93  
*mesasiatica* 30, 35, 36, 41,  
 42, 44, 45, 101, 102—103,  
 112, 114, 115, 138, 139,  
 143, 200, 201  
*microgyna* 127  
*microgyna*, группа 32, 35,  
 81, 111, 129  
*minor* 74, 75, 93, 94  
*minuta* 97  
*mollesonae* 97, 98  
*montana* 74, 75, 76, 91, 92  
*montanoides* 74, 75  
*monticola* 97  
*montivaga* 74, 75  
*munda* 142  
*muralewiczii* 61, 79  
*naefi* 35, 100, 108, 114, 128  
*nemoralis* 104, 105  
*neogagates*, группа 28, 32,  
 35, 81, 110, 111, 113  
*nepticula* 128  
*nigricans* 27, 84—89, 85,  
 86, 88, 91, 149  
*nipponensis* 78  
*nuda* 93  
*nylanderii* 91  
*obscuripes* 121  
*obsoleta* 73  
*obtusopilosa*, группа 28,  
 35, 111  
*ochracea* 65, 66  
*opaciventris* 142  
*orientalis* 29, 61  
*pallipes* 58  
*pamirica* 56, 63, 70—73  
*phaethusa* 13, 110, 113, 113  
*picea* 11, 24, 28, 32, 50,  
 51, 54, 54, 56, 57, 61—  
 63, 64, 80, 99, 100, 109,  
 112, 114, 125, 126, 128,  
 138, 139, 145, 151, 197,  
 198  
*piceo-inplana* 61  
*piceo-orientalis* 61  
*pilicornis* 33, 110, 111  
*piniphila* 92, 94  
*pisarskii* 18, 30, 35, 42,  
 44, 45, 101, 106, 114,  
 128, 128, 135, 143  
*polyctena* 6, 9, 16, 18, 19,  
 22, 24, 25, 27, 30, 31,  
 36, 47, 48, 49, 86, 90,  
 91, 93—96, 95, 117, 118,  
 119, 120, 124, 125, 126,  
 128, 128, 129, 135, 135,  
 136, 141, 144, 147, 149,  
 154, 155, 157, 158, 159,  
 160, 161, 162, 164, 165,  
 165, 166, 166, 167, 169,  
 171, 172, 173, 182, 183,  
 184, 185, 186, 187, 188,  
 189, 190, 194, 197, 202,  
 210  
*pratensis* 18, 19, 22, 27,  
 31, 34, 46, 47, 48, 49, 49,  
 80, 84—89, 85, 86, 87,  
 88, 112, 117, 118, 119,  
 120, 120, 121, 124,  
 126, 128, 135, 136, 138,  
 139, 144, 148, 149, 151,  
 154, 157, 158, 159, 160,  
 161, 162, 163, 166, 167, 168,  
 168, 169, 170, 171, 173,  
 178, 180, 182, 185, 188,  
 190, 201  
*pratensis* 91, 92  
*pratensoides* 84  
*pressilabris* 12, 13, 30, 35,  
 42, 43, 44, 102, 103, 103,  
 114, 119, 128, 143, 151,  
 154, 160, 163  
*pressilabris* 104, 106  
*pressilabris*, группа 30, 35,  
 43, 44, 46, 103—104, 129  
*proformicoides* 13, 38, 109—  
 110, 113, 113  
*rotundata* 97  
*rubens* 100  
*rubescens* 73  
*rufa* 8, 9, 18, 20, 24, 25,  
 26, 29, 30, 31, 36, 47,  
 48, 49, 49, 91, 93—96,  
 94, 112, 118, 119, 120,  
 124, 126, 128, 129, 135,  
 135, 136, 138, 141, 144,  
 145, 147, 148, 149, 149,  
 150, 151, 153, 154, 155,  
 157, 158, 160, 161, 162,  
 163, 164, 166, 167, 169,  
 171, 175, 178, 179, 180,  
 183, 183, 185, 188, 190,  
 192, 194, 202, 210  
*rufa* 81, 90, 91, 93  
*rufa*, группа 6, 22, 32, 34,  
 89—96, 90, 99, 117, 121,  
 126, 141, 143, 145, 146,  
 152, 153, 156, 170, 181,  
 200  
*rufibarbis* 9, 15, 24, 25, 31,  
 51, 53, 55, 56, 57, 63,  
 72, 73, 74—75, 98, 99,  
 100, 114, 121, 122, 128,  
 138, 139, 153, 155, 160,  
 162, 170, 197, 210  
*rufibarbis* 73, 74—75, 76, 77  
*rufibarbis*, группа 22, 33,  
 65—78, 109, 110, 111,  
 113, 127  
*rufipes* 58  
*rufolucida* 111  
*rufomaculata* 35, 43, 44,  
 101, 105, 107, 108, 112  
*rufo-pratensis* 84, 90, 91,  
 92, 93, 147  
*rufo-truncicola* 81  
*ruzskyi* 56, 63, 70—73  
*sabulosa* 65, 66  
*sanguinea* 7, 9, 10, 11, 12,  
 14, 18, 21, 22, 31, 35,  
 39—41, 96—100, 97, 98,  
 111, 112, 113, 115, 119, 120,  
 121—123, 129, 131, 133,  
 135, 136, 141, 145, 151,  
 154, 155, 161, 170, 174,  
 176, 175—177, 178, 181,  
 206  
*santschii* 65, 66  
*schaufussi* 142  
*schmidti* 90  
*sentschuensis* 35, 96, 97,  
 111, 113, 113, 115  
*siniae* 74, 75  
*staegeri* 81  
*stennua* 97  
*stenoptera* 73  
*stitzi* 81  
*strangulata* 110, 113, 113  
*strawinskii* 104, 105  
*subnitens* 166, 190  
*subnuda* 115  
*subpilosa* 27, 51, 55, 56,  
 63, 70—73, 77, 112, 114, 142  
*subpilosa* 73  
*subpiloso-clara* 70  
*subpolita* 28, 33, 142  
*subrufa* 33, 111  
*subrufa* 65, 66, 69, 71  
*subsericea* 142  
*sudetica* 100  
*suecica* 24, 35, 41, 42, 43,  
 44, 107, 107, 114  
*tamarae* 30, 35, 42, 103, 104,  
 114  
*transcaucasica* 61  
*transcaucasico-gagates* 61  
*transversa* 77  
*tristis* 97  
*truncicola* 81, 82, 93  
*truncicolo-pratensis* 81, 84,  
 90, 93  
*truncorum* 7, 34, 46, 47,  
 48, 49, 81—84, 82, 92,  
 110, 112, 115, 119, 121,  
 125, 127, 128, 135, 138,  
 139, 144, 145, 146, 150,  
 154, 155, 156, 157, 157,  
 158, 160, 161, 162, 163,  
 170, 200, 201  
*ulkei* 142, 147, 148, 150—  
 151, 154  
*unicolor* 91, 92  
*uralensis* 24, 50, 53, 57, 79—  
 81, 111, 112, 113, 113,  
 144, 145  
*volgensis* 74, 75, 76  
*wheeleri* 100  
*yessensis* 82, 91, 92, 147

## ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие . . . . .	3
Введение . . . . .	5
<b>Глава первая. Строение муравьев рода <i>Formica</i></b> . . . . .	<b>7</b>
1. Состав семьи и строение ранних стадий развития . . . . .	7
2. Морфология взрослых муравьев . . . . .	11
3. Основные сведения по анатомии взрослых муравьев . . . . .	16
<b>Глава вторая. Классификация муравьев рода <i>Formica</i></b> . . . . .	<b>24</b>
1. Общий подход . . . . .	24
2. Сравнительное значение различных признаков для систематики рода <i>Formica</i> . . . . .	28
3. Таксономическая структура рода <i>Formica</i> . . . . .	32
<b>Глава третья. Таблицы для определения и характеристики видов</b> . . . . .	<b>36</b>
1. Таблица для определения подсемейств муравьев, обитающих в СССР . . . . .	36
2. Таблица для определения основных родов подсемейства Formicinae, встречающихся в СССР . . . . .	37
3. Таблица для определения подродов рода <i>Formica</i> . . . . .	39
4. Таблицы для определения видов подрода <i>Raptiformica</i> . . . . .	39
5. Таблицы для определения видов подрода <i>Coptiformica</i> . . . . .	41
6. Таблицы для определения видов подрода <i>Formica</i> s. str . . . . .	46
7. Таблицы для определения видов подрода <i>Serviformica</i> . . . . .	50
8. Характеристики видов . . . . .	58
<b>Глава четвертая. Формирование фауны рода <i>Formica</i> Советского Союза</b> . . . . .	<b>109</b>
1. Палеонтологические свидетельства . . . . .	109
2. Зоогеографические свидетельства . . . . .	111
3. Заключение . . . . .	113
<b>Глава пятая. Состав семьи, разделение функций, образование новых семей</b> . . . . .	<b>116</b>
1. Семья и колония . . . . .	116
2. Разделение функций . . . . .	119
3. Муравьи— «рабовладельцы» . . . . .	121
4. Регуляция состава семьи и разделения функций . . . . .	123
5. Появление молодых самок и самцов . . . . .	123
6. Брачный лёт . . . . .	125
7. Образование новых семей . . . . .	127
<b>Глава шестая. Мирмекофилы и болезни <i>Formica</i></b> . . . . .	<b>130</b>
1. Мирмекофилы . . . . .	130
2. Гельминты <i>Formica</i> . . . . .	136
3. Болезни <i>Formica</i> . . . . .	140
<b>Глава седьмая. Гнезда <i>Formica</i></b> . . . . .	<b>141</b>
1. Типы гнезд . . . . .	141
2. Регуляция микроклимата в гнезде . . . . .	145
3. Почвообразующая деятельность муравьев . . . . .	152
<b>Глава восьмая. Стациональное распределение и межвидовые отношения</b> . . . . .	<b>156</b>
1. Некоторые закономерности стационального распределения . . . . .	156
2. Межвидовая конкуренция . . . . .	159

<b>Глава девятая. Питание муравьев рода <i>Formica</i> и их роль в биоценозах как регуляторов численности вредных насекомых</b> . . . . .	165
1. Состав пищи <i>Formica</i> и динамика питания . . . . .	165
2. Кормовой участок . . . . .	169
3. Реактивность муравьев на пищу . . . . .	170
4. Обнаружение пищи . . . . .	172
5. Ориентация . . . . .	173
6. Обмен информацией . . . . .	177
7. Транспортировка пищи в гнездо . . . . .	181
8. Распределение пищи в гнезде . . . . .	182
9. Смена стимулов . . . . .	184
10. Охота муравьев рода <i>Formica</i> и их роль в истреблении вредителей леса . . . . .	184
11. Трофобиоз муравьев с тлями и его практическое значение . . . . .	192
12. Другие источники пищи . . . . .	197
<b>Глава десятая. Экономическое значение муравьев рода <i>Formica</i> и возможности направленного воздействия на их численность</b> . . . . .	199
1. Экономическое значение . . . . .	199
2. Охрана полезных видов муравьев . . . . .	201
3. Искусственное расселение полезных видов муравьев . . . . .	204
4. Действие ядов на муравьев и борьба с вредными видами . . . . .	210
<b>Литература</b> . . . . .	212
<b>Алфавитный указатель видов рода <i>Formica</i></b> . . . . .	233

*Геннадий Михайлович Длусский*

**МУРАВЬИ РОДА ФОРМИКА**

Утверждено к печати Институтом морфологии животных им. А. Н. Северцова Академии наук СССР

Редактор *Б. М. Мамаев*. Редактор издательства *Э. А. Фролова*  
Художник *В. Дмитривади*. Технический редактор *Л. И. Матюхина*.

Сдано в набор 29/XII-1966 г. Подписано к печати 14/III-1967 г. Формат 70×108<sup>1/16</sup>.  
Усл. печ. л. 20,65. Уч.-изд. л. 20,8. Тираж 2300. Т-03369. Тип. зак. 1758.  
Типографская бумага № 1

Цена 1 р. 31 к.

Издательство «Наука». Москва, К-62, Подсосенский пер., 21

2-я типография издательства «Наука». Москва, Г-99, Шубинский пер., 10