

СИБИРСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК
ИНСТИТУТ СИСТЕМАТИКИ И ЭКОЛОГИИ ЖИВОТНЫХ
НОВОСИБИРСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

МУРАВЬИ И ЗАЩИТА ЛЕСА

**Материалы XII Всероссийского мирмекологического
симпозиума и сателлитного совещания
«Экология и поведение общественных перепончатокрылых:
теоретические проблемы и практическое использование»
в рамках Сибирской зоологической конференции
Новосибирск, 7-14 августа, 2005 г.**



Новосибирск, 2005

ANTS AND FOREST PROTECTION

Materials of the 12th All-Russian Myrmecological
Symposium,
Novosibirsk, 7-14 August 2005

Novosibirsk, 2005

**Симпозиум проводится при поддержке РФФИ
(проект 05-04-58043)**

© текст – авторы статей
© логотип и обложка – Полина Рябко
© рисунки – Жанна Резникова :)

XII ВСЕРОССИЙСКИЙ МИРМЕКОЛОГИЧЕСКИЙ СИМПОЗИУМ
«МУРАВЬИ И ЗАЩИТА ЛЕСА» с сателлитным совещанием
«Экология и поведение общественных перепончатокрылых: теоретические проблемы и практическое использование»

ОРГКОМИТЕТ:

- Ж.И. Резникова, доктор биологических наук, профессор,
ИСиЭЖ СО РАН, психологический факультет
и факультет естественных наук НГУ – *председатель*
- А.А. Захаров, доктор биологических наук, ИПЭЭ РАН
- А.Ю. Харитонов, доктор биологических наук, профессор,
ИСиЭЖ СО РАН
- А.П. Расницын, доктор биологических наук, профессор, ПИН РАН
- М.Г. Сергеев, доктор биологических наук, профессор,
ИСиЭЖ СО РАН и факультет естественных наук НГУ
- В.Г. Мордкович, доктор биологических наук, профессор,
ИСиЭЖ СО РАН
- Ф.А. Сейма, кандидат биологических наук, профессор,
Пермский государственный университет
- Т.А. Новгородова, кандидат биологических наук, ИСиЭЖ СО РАН –
ответственный секретарь конференции
- С.Н. Пантелеева, кандидат биологических наук, ИСиЭЖ СО РАН и НГУ –
ответственный секретарь конференции
- Н.М. Бугрова, ИСиЭЖ СО РАН и НГУ
- Е.В. Слепцова, кандидат биологических наук, ИСиЭЖ СО РАН
- Е.А. Дорошева, кандидат биологических наук, ИСиЭЖ СО РАН
- Л.В. Омельченко, НГУ
- В.В. Молодцов, НГУ
- О.Г. Березина, кандидат биологических наук, ИСиЭЖ СО РАН
- Студенты-дипломники НГУ: И. В. Ищенко, А. В. Черненко, И. К. Яковлев

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ:

- Ж.И. Резникова, д.б.н., проф. (ИСиЭЖ СО РАН и НГУ) –
ответственный редактор
- Т.А. Новгородова, к.б.н. (ИСиЭЖ СО РАН)
- С.Н. Пантелеева, к.б.н. (ИСиЭЖ СО РАН и НГУ)
- О.Г. Березина, к.б.н. (ИСиЭЖ СО РАН)
- Н.М. Бугрова (ИСиЭЖ СО РАН и НГУ)

ПРЕДИСЛОВИЕ

Стрелки часов российской мирмекологии совершили первый оборот. Созывается XII мирмекологический симпозиум, и уже во второй раз местом сбора мирмекологов становится Новосибирск.

Стало традицией включать в состав участников мирмекологических симпозиумов исследователей, занимающихся экологией, поведением и практическим использованием не только муравьев, но и других общественных перепончатокрылых. В этот раз было решено придать участию наших ближайших коллег официальный статус и организовать сателлитное совещание “Экология и поведение общественных перепончатокрылых: теоретические проблемы и практическое использование”. Как и ожидалось, большинство представленных докладов (63 из 74) посвящены муравьям, в 11 работах исследуются шмели, осы и пчелы.

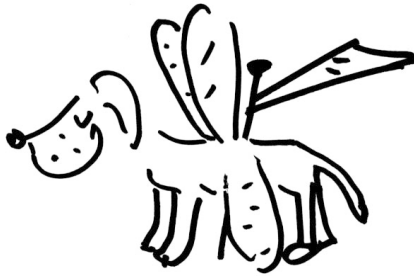
Разделы программы не изменились. По-прежнему, круг обсуждаемых вопросов охватывает систематику, филогению, ландшафтное распределение муравьев и других общественных перепончатокрылых, проблемы, связанные с функциональной организацией семей и надсемейных структур эусоциальных насекомых. Обсуждаются межвидовые отношения, поведение, коммуникация, роль общественных насекомых в нетронутых и антропогенных экосистемах, вопросы морфологии и физиологии, разработка новых, упорядочивание и модернизация классических методов исследований, проблемы использования муравьев и других общественных перепончатокрылых в биометодах.

Отрадно отметить, что число энтузиастов, занимающихся исследованием общественных перепончатокрылых, неуклонно расширяется. В сборнике материалов представлено 95 авторов, среди которых профессора и юннаты, сотрудники академических институтов и заповедников, школьные учителя, аспиранты и студенты. Явно прослеживается преемственность поколений, генеалогия исследовательских коллективов, возрастает вклад молодых участников.

Члены оргкомитета и редакционной коллегии надеются, что настоящий сборник окажется интересным и полезным для ученых и практиков, связанных с проблемами энтомологии, экологии и этологии, охраны природы и природопользования, преподавателей, студентов и старшеклассников, а также для всех любителей природы.

Ж.И. Резникова

**Систематика, фауна и
ландшафтное распределение**



**Problems of taxonomy, fauna
and landscape distribution**

МУРАВЬИ И ЗАЩИТА ЛЕСА

Материалы XII Всероссийского мирмекологического симпозиума,
Новосибирск, август 2005 г.

ANTS AND FOREST PROTECTION
Materials of the XII All-Russian Myrmecological Symposium,
Novosibirsk, August 2005

ЛАНДШАФТНО-ЗОНАЛЬНЫЕ ОСОБЕННОСТИ РАСПРОСТРАНЕНИЯ СУББОРЕАЛЬНЫХ ЭЛЕМЕНТОВ В ФАУНЕ МУРАВЬЁВ УДМУРТИИ

Д. А. Адаховский
Удмуртский государственный университет
whitemouse@udm.ru

Территория Удмуртии расположена на юге лесной зоны в системе переходных типов ландшафтов от бореальных к суббореальным – южнотаёжных и подтаёжных. Это выражается в широтном градиенте зональной растительности, обогащающейся с севера на юг неморальными элементами, усилении роли лесостепных видов и сообществ, смене почвенных провинций от Вятско-Камской дерново-подзолистых почв к Прикамской серых лесных (Глазовская, 1981). Богатство почв южной половины республики обусловило широкую степень антропогенной преобразованности ландшафтов, что с ботанико-географической точки зрения в настоящее время позволяет отнести крайний юг Удмуртии к Восточноевропейской лесостепной провинции (Баранова, 2002).

Цель данной работы – проанализировать зональные, общеландшафтные региональные и внутриландшафтные факторы, обуславливающие распространение на территории республики видов муравьёв, имеющих оптимальный ареал в пределах широколиственных лесов, лесостепной и степной зон. К настоящему времени на территории республики известно распространение 48 видов муравьёв (Адаховский, 2004) относящихся к 7 фауногенетическим типам. С севера на юг количество и видовая представленность типов растёт, что соответствует общим зональным параметрам изменения мирмекофауны европейской части (Арнольди, 1968). При этом если представленность полизональных мезо-ксерофильных видов существенно не меняется, то суббореальные элементы в значительной степени отражают закономерную смену климатических и биоценологических параметров, будучи распространёнными в большинстве своём в пределах южной половины республики. С другой стороны, важная роль в распространении муравьёв принадлежит аazonальным факторам (мезорельеф и почвообразующие породы), наиболее ярко влияющим на население герпетобия. Наибольшее распространение на тер-

ритории республики имеют группы возвышенных и низменных ландшафтов (Исаченко, 1985). Почвообразующими породами возвышенных ландшафтов являются карбонатные и бескарбонатные пермские пестроцветные отложения. Положение территории республики во внеледниковом секторе определяет высокую степень эрозионной освоенности рельефа возвышенностей, проявляющейся в первую очередь в асимметрии долин рек практически всех порядков. Преимущественное расположение возвышенных бортов долин по южным румбам определяет благоприятные термические режимы верхних почвенных горизонтов, что создаёт условия для поселения мезо-макро и макротермных видов. Низменные группы ландшафтов отличаются широким распространением песчаных отложений золовой и древнеаллювиальной аккумуляции. Выраженная дефляционная комплексность проявляется в чередовании гряд и междюнных понижений, что создаёт широкий гидротермический градиент, проявляющийся в характере растительности фаций. Кроме того, сосновые леса на песках характеризуются выраженной сукцессионной динамичностью, обусловленной их высокой пиропитностью. Сочетание данных факторов обуславливает специфичность населения муравьёв в борах, содержащего существенный процент ксерофильных видов.

Видовой состав комплекса суббореальных видов муравьёв и его зональная представленность на территории республики имеет следующий характер:

Подзона южной тайги. *Myrmica schencki* Em., *M. rugulosa* Nyl., *Camponotus saxatilis* Ruzs.

Полоса хвойно-широколиственных лесов. *Myrmica rugulosa* Nyl., *M. sabuleti* Mein., *M. schencki* Em., *Leptothorax tuberum* Fabr., *L. unifasciatus* Latr., *L. volgensis* Ruzs., *Camponotus saxatilis* Ruzs., *C. vagus* Scop., *C. fallax* Nyl., *Lasius fuliginosus* Latr., *Formica cinerea* Mayr, *F. pressilabris* Nyl., *Polyergus refescens* Latr.

Полоса широколиственно-хвойных лесов. *Myrmica rugulosa* Nyl., *M. gellieni* Bondr. (крайний юг республики), *M. slovacica* Sad. (крайний юг республики), *M. sabuleti* Mein., *M. schencki* Em., *Solenopsis fugax* Latr. (крайний юг республики), *Leptothorax tuberum* Fabr., *L. unifasciatus* Latr., *L. volgensis* Ruzs., *L. sp.*, *Strongylognathus testaceus* Sch., *Camponotus saxatilis* Ruzs., *C. vagus* Scop., *C. fallax* Nyl., *Lasius fuliginosus* Latr., *Formica cinerea* Mayr, *F. pressilabris* Nyl., *Polyergus rufescens* Latr.

Увеличение числа суббореальных видов от южной тайги к широколиственно-хвойным лесам обусловлено совокупным влиянием зональных и аazonальных факторов, однако роль последних существенно выше.

Для анализа внутриландшафтных особенностей распространения рассматриваемой группы было проведено выделение основных типов элементарных ландшафтов (ЭЛ), характерных для низменностей золовой аккумуляции и эрозионно освоенных возвышенностей, охватываю-

ших в совокупности все позиции региональной катены в пределах смешанных лесов. Данный ранг ландшафтной иерархии, выделяемый на основании типа мезорельефа, определяющего характер миграции химических веществ, использовался в качестве основного при выделении сообществ муравьёв.

А) Возвышенные ландшафты на пермских красноцветах и делювиально-солифлюкционных суглинках.

1. Элювиальные геохимически независимые ЭЛ (водораздельные).

а) коренные лесные биотопы (елово-липовые, липовые снытево-крупнотравные). *C. fallax* Nyl., *L. fuliginosus* Latr.

б) преобразованные суходольно-луговые и опушечные биотопы. *M. rugulosa* Nyl., *M. schencki* Em.

2. Элювиальные геохимически подчинённые ЭЛ (склоновые).

а) коренные лесные биотопы (сосновые и дубовые травянистые леса). *M. sabuleti* Mein., *C. saxatilis* Ruzs., *C. fallax* Nyl., *L. fuliginosus* Latr.

б) суходольные остепнённые луга. *M. rugulosa* Nyl., *M. gellieni* Bondr., *M. sabuleti* Mein., *M. schencki* Em., *S. fugax* Latr., *L. unifasciatus* Latr., *L. sp.*, *C. vagus* Scop. (редко), *F. cinerea* Mayr (редко), *F. pressilabris* Nyl., *P. rufescens* Latr. (редко).

3. Супераквальные геохимически подчинённые транзитно-аккумулятивные ЭЛ (пойм низкого и среднего уровня).

а) долинные леса. *C. fallax* Nyl. (редко), *L. fuliginosus* Latr (редко).

б) пойменные луга. Виды анализируемой группы отсутствуют.

4. Супераквальные геохимически подчинённые локально-элювиальные ЭЛ (пойм высокого уровня).

а) долинные леса. *C. fallax* Nyl., *L. fuliginosus* Latr.

б) краткопойменные луга на суглинистом аллювии. *M. rugulosa* Nyl., *M. slovacica* Sad., *M. schencki* Em., *C. vagus* Scop., *P. rufescens* Latr.

Б) Низменные ландшафты на четвертичных песчаных отложениях (водораздельные и долинные).

1. Элювиальные геохимически независимые ЭЛ.

а) коренные лесные биотопы (сосняки зеленомошного цикла). *C. saxatilis* Ruzs.

б) открытые лишайниково-сухотравные фацции и пустошные луга. *M. rugulosa* Nyl., *M. schencki* Em., *L. tuberum* Fabr., *L. unifasciatus* Latr., *L. volgensis* Ruzs., *S. testaceus* Sch., *C. saxatilis* Ruzs., *C. vagus* Scop., *F. cinerea* Mayr (редко), *F. pressilabris* Nyl., *P. rufescens* Latr.

2. Супераквальные геохимически независимые ЭЛ (верховых и переходных болот). Виды анализируемой группы отсутствуют.

3. Супераквальные геохимически подчинённые транзитно-аккумулятивные ЭЛ (пойм низкого и среднего уровня). Виды анализируемой группы отсутствуют.

4. Супераквальные геохимически подчинённые локально-элювиальные ЭЛ (пойм высокого уровня).

-
- а) долинные леса. Виды анализируемой группы отсутствуют.
б) короткопойменные псаммофитно-остепнённые и пустошные луга на песчаном аллювии. *M. rugulosa* Nyl., *M. schencki* Em., *C. vagus* Scop., *F. cinerea* Mayr.

Таким образом, термофильные суббореальные виды на внутриландшафтном и биотопическом уровнях в подавляющем большинстве связаны с наиболее теплообеспеченными открытыми местообитаниями. Общее количество видов максимально в долине р. Кама, где имеется наиболее широкий спектр экотопических и биотопических условий и ярко проявляется роль долин рек как эколого-географических межзональных желобов. Только здесь обнаружены такие южные виды как *M. gellieni* Bondr., *M. slovacica* Sad., *S. fugax* Latr., *S. testaceus* Sch., впервые отмечаемые в пределах лесной зоны Европейской части. На водоразделах наиболее специфична суббореальная группа эоловых песчаных ландшафтов, включающая такие характерные западные виды как *L. tuberosum* Fabr., *L. unifasciatus* Latr., *L. volgensis* Ruzs., *C. vagus* Scop., проникновение которых в лесную зону, по-видимому, происходило в термические фазы голоцена. Это подчёркивается современной изоляцией областей песчаных отложений зональным фоном растительности практически недоступным для проникновения данных видов. К региональным особенностям сообществ муравьёв можно отнести и современное сходство ландшафтных и биоценологических позиций таких различных в фауногенетическом отношении видов как *C. saxatilis* Ruzs. (азиатский лесостепной), *C. fallax* Nyl., *L. fuliginosus* Latr. (неморальнолесные виды европейского и амфипалеарктического распространения), связанных с коренными лесными фациями незонового облика. Наличие данных видов отражает особенности регионального фауногенеза, наиболее значительными историческими фазами которого были позднплейстоценовая лесостепная и среднеголоценовая неморальнолесная.

LANDSCAPE DISTRIBUTION OF SUBBOREAL MEMBERS OF THE ANT FAUNA OF UDMURTIA

D.A. Adahovsky
Udmurt State University
whitemouse@udm.ru

МУРАВЬИ И ЗАЩИТА ЛЕСА

Материалы XII Всероссийского мирмекологического симпозиума,
Новосибирск, август 2005 г.

ANTS AND FOREST PROTECTION

Materials of the XII All-Russian Myrmecological Symposium,
Novosibirsk, August 2005

МИРМЕКОКОМПЛЕКСЫ ТАЕЖНЫХ ЦЕНОЗОВ КУЗНЕЦКО-САЛАИРСКОГО НАГОРЬЯ

С.В. Блинова

Кемеровский государственный университет
bios@kemsu.ru

Муравьи (*Formicidae*, *Hymenoptera*) – одна из доминирующих групп в большинстве наземных биоценозов. Их роль сложна и многообразна: муравьи стимулируют почвообразовательные процессы, способствуют разрушению и переработке древесины (Длусский, 1974), расселению семян, а в ряде случаев – и опылению растений (Халифман, 1963), выступают важным фактором, регулирующим численность вредителей (Малоземова, 1998) и др.

Исследование мирмекокомплексов таежных ценозов Кузнецко-Салаирского нагорья, включающего 3 орографических района: Кузнецкий Алатау, Горную Шорию и Салаирский кряж, проводилось по стандартным методикам (Арнольди и др., 1979) в 1993-2003 годах.

Большинство изученных осиново-пихтовых лесов расположено в Горной Шории. Пихтово-березовые формации таежных лесов обследованы преимущественно в Кузнецком Алатау Пихтачи, главным образом, обследованы в высокогорных районах Кузнецкого Алатау.

Всего найдено 28 видов муравьев, принадлежащих 8 родам трех подсемейств. Анализ биотопического распределения показывает, что пихтово-березовые леса имеют наибольшее видовое богатство (21 вида), наименьшее – пихтачи (15).

Наиболее массовым видом таежных ценозов является *Myrmica ruginodis* Nyl. (с плотностью поселения от 0.1 гнезд/25 м² в пихтовых лесах до 1.17 гнезд./25 м² на отдельных участках в черневой тайге. *M. rubra* (0.27 гнезд/25 м²) является массовым видом черневой тайги южной части Горной Шории, подвергающейся заметному антропогенному воздействию.

Принадлежность большинства видов муравьев (58 %) к фотофилам и термофилам объясняет низкую плотность гнезд в относительно холодных таежных ценозах. Из представителей рода *Formica* по числу гнезд доминируют *F. aquilonia* и *F. lugubris* (умброфилы). Остальные виды

этого рода, более требовательные к свету и теплу, поселяются преимущественно на опушках либо вдоль тропинок и лесных дорог. Интересно, что *F. fusca*, являясь фотофилом и мезотермом, отмечен в большинстве исследованных биотопах с плотностью поселения от 0.01 до 0.25 гнезд / 25 м².

Следует отметить, что только на юге Кузнецкого Алатау в пихтово-березовом лесу обнаружено муравейники 4 подродов рода *Formica*, при этом муравьи *F. sanguinea* найдены только в березово-пихтовых лесах нагорья.

В пихтово-осиновых лесах зафиксировано поселение 18 видов муравьев, при этом *Dolichoderus sibiricus* отмечен только в осиново-пихтовом лесу Салаирского кряжа. В данном типе леса наблюдается обратная корреляция между количеством видов и плотностью поселения, например, на юге Горной Шории отмечено 12 видов, плотность поселений составляет 1.14 гнезд / 25 м², в центральной части этой горной системы, соответственно, 8 и 1.8 гнезд / 25 м².

Пихтовые леса характеризуются низкой плотностью гнезд (0.77 гнезд / 25 м²) и своеобразием видового состава муравьев по сравнению с другими таежными биогеоценозами: здесь обнаружены виды *Lasius umbratus*, *F. kozlovi* и *F. gagatoides*, не встречающиеся в других лесных ценозах Кузнецко-Салаирской горной области.

Исследования березово-пихтово-папоротниковых лесов показали, что количество видов и плотность поселения муравьев уменьшается с юга на север: с 7 до 6 видов и с 0.95 до 0.87 гнезд / 25 м². При этом фоновым видом на всем протяжении выступает *M. ruginodis*, плотность гнезд которого возрастает с юга (0.36 гнезд / 25 м²) на север (0.54 гнезд / 25 м²).

Изучение первичных и вторичных березово-пихтовых лесов центральной части Кузнецкого Алатау показало, что количество найденных видов во вторичных лесах меньше (10), чем в первичных (11). Однако плотность гнезд муравьев во вторичном лесу в 1.3 раза меньше, чем в первичном, что объясняется меньшей сомкнутостью крон и большим процентным содержанием берез, что делает лес более светлым и прогреваемым, позволяя заселять его мезомакротермам (9.1 % и 27.3 % видов соответственно).

В первичных лесах доминируют по численности гнезд *M. ruginodis* (0.16 гнезд / 25 м²), а во вторичных – *L. platythorax* (0.23 гнезд / 25 м²) и *M. rubra* (0.13 гнезд / 25 м²) – виды, по мнению ряда авторов и нашим наблюдениям, наиболее устойчивые к воздействию человека (Блинов, 1983; Бугрова, 1987а; Суворов, 1987б; Сорокина, 1998, Еремеева, Блинова, 2002 и др.).

Необходимо отметить, что на поляне вторичного березово-пихтового леса в поваленном дереве обнаружено гнездо *Leptothorax muscorum* с социальным паразитом из рода *Doronomyrmex*.

Исследование высотного распределения муравьев показало, что при увеличении высот происходит уменьшение плотности поселения обычных для равнинных участков видов, увеличение доли видов, характер-

ных для высокогорных районов (*Leptothorax acervorum* F., *Formica uralensis* Ruzs., *F. lugubris* Zett. и *F. longiceps* Dluss.). Так, с увеличением высоты возрастает плотность поселения *L. acervorum* F. (с 0.03 до 0.10 гнезд / 25 м²). Плотность поселения и встречаемость остальных видов снижается. Только на высоте 1000 м и выше встречаются *F. lugubris* Zett. и *F. longiceps* Dluss. Общая плотность поселения муравьев пихтово-осиновых лесов уменьшается от 1.81 до 0.5 гнезд / м² при движении по трансекте с высоты 600 м над уровнем моря до 1000 м над уровнем моря.

Интересно отметить, что муравьи *F. exsecta* Nyl. и *F. pressilabris* Nyl. встречаются в лесных ценозах до высоты около 800 м над уровнем моря, поселяясь преимущественно в местах с меньшей сомкнутостью крон (вблизи тропинок, просек и пр.).

При изучении особенностей распределения муравейников *Formica s. str.* выявлено, что в пойменной тайге горных систем их плотность составляет 0.45 гнезд / 25 м², а с высотой лишь немного уменьшается – 0.38 гнезд / 25 м². Маршрутные учеты в южной части Кузнецкого Алатау показали обратное соотношение: плотность в долинах и на горных склонах существенно не различается (соответственно, 0.23 и 0.25 гнезд / 25 м²).

Проведенный математический анализ показал, что наибольшее сходство наблюдается между фаунами муравьев Кузнецкого Алатау и Горной Шории. Максимальное сходство выявлено как между видовыми составами муравьев из одноименных формаций леса, находящихся в одном орографическом районе (например, между пихтово-березовыми лесами центральной и южной частей Кузнецкого Алатау) или прилегающих (пихтово-березовые леса юга Кузнецкого Алатау и севера Горной Шории), так и различными биотопами одной точки исследования (пихтово-березовые и пихтово-осиновые леса юга Горной Шории).

Наиболее своеобразная фауна выявлена на Салаирском кряже, что можно связать с большей обособленностью от других горных районов и меньшими абсолютными высотами.

Необходимо отметить, что ряд видов отмечены только в горах Кузнецкого Алатау, при этом *M. angulinodis* найден только на высоте около 600 м над уровнем моря в березово-пихтовом лесу, *L. muscorum* и *Doronomyrmex sp.* – только во вторичном березово-пихтовом Кузнецкий Алатау, *Formicoxenus nitidulus* – в различных типах таежных ценозов в гнездах муравьев *Formica s.str.*

F. gagatoides, *F. kozlovi* и *L. umbratus* встречены только в пихтачах Кузнецкого Алатау, расположенных на высокогорье (необходимо отметить, что первый вид встречается и в условиях высокогорья Горной Шории, но только в мохово-кустарничковой тундре, а для последних – это единственное место обнаружения в таежных ценозах в границах Кузнецкого нагорья).

L. flavus – только на юге Горной Шории в различных типах таежных ценозов с плотностью в среднем 0.08 гнезд / 25 м².

Эвритопными и широко распространенными видами таежных биотопов являются *M. ruginodis*, *F. fusca* и *Lasius platythorax*. Редкими видами Кузнецко-Салаирского нагорья следует считать *M. angulinodis*, *L. muscorum*, *D. sibiricus*, *Doronomyrmex sp.*, *F. gagatoides*, *F. kozlovi*, *F. rufibarbis*, *L. umbratus*.

ANTS OF TAIGA OF KUZNETSKO-SALAIRSK HIGHLANDS

S.V.Blinova
Kemerovo State University
[*bios@kemsu.ru*](mailto:bios@kemsu.ru)

The research of ant fauna was carried out in 3 mountain systems: Kouznetsky Alatau, Gornaya Shoria and Salairsky Kryazh. The ant complexes of taiga forests is presented by 28 species of ants relating to 7 genera of 3 subfamilies.

МУРАВЬИ И ЗАЩИТА ЛЕСА

Материалы XII Всероссийского мирмекологического симпозиума,
Новосибирск, август 2005 г.

ANTS AND FOREST PROTECTION

Materials of the XII All-Russian Myrmecological Symposium,
Novosibirsk, August 2005

МИРМЕКОФАУНА ТЕРРИТОРИИ ЗАКАЗНИКА ЗБС МГУ И ЕГО ОКРЕСТНОСТЕЙ

*А.И. Бобылева, Н. А. Гревцова
Кружок Юных Исследователей Природы
Звенигородской биостанции МГУ
barbaduk@mtu-net.ru*

В настоящее время нет более или менее полного фаунистического списка муравьев Подмосковья. Подробные фаунистические обследования отдельных территорий проводились в основном на юге Московской области в Приокско-Тerrasном заповеднике (Милованова, 1963; Милованова, 1967). Также имеется ряд публикаций по фауне близлежащих областей: Тульской (Сейма, 1964), Вологодской (Рыбникова, Кузнецов, 1998) и некоторых других. Наиболее полный список видов муравьев Московской области, включающий 41 вид, составленный по данным литературных источников, представлен лишь в учебном пособии "Муравьи Подмосковья" (Дунаев, 2003).

Настоящая работа посвящена изучению фауны муравьев заказника Звенигородской биологической станции Московского Государственного Университета (ЗБС МГУ, Московская область, Одинцовский район) и его окрестностей. Биостанция расположена в 80 км на запад от Москвы. Территория заказника охватывает около 600 га елового массива и небольшой участок поймы на правом берегу р. Москва. В 2003-2004 гг. нами была обследована территория заказника, а также участки, прилегающие к его границам.

Сбор материала проводили маршрутным методом и на площадках. Маршруты охватывали всю территорию заказника и прилегающие участки. Для более детального обследования выбраны пять пробных площадей: еловый лес в квартале № 8 заказника (Е), участок поймы в квартале № 1 (П), безлесный склон северо-западной экспозиции второй надпойменной террасы – "Красная горка" (Т), обширный участок сплавнины на верховом болоте "Сима" (Б) и опушка сосново-елового леса, граничащего с этим болотом (О). На каждой пробной площади заложено по 25 площадок размером 5x5 кв. м. Площадки выбраны случайным образом. На каждой методом триангуляции картировали гнезда всех

видов. Определение муравьев проводили по “Определителю обычных видов муравьев Московской области”, специально составленному для проведения данных исследований Г.М. Длусским (не опубликован). При составлении списка мирмекофауны территории заказника и его окрестностей были использованы и материалы сборов Г.М. Длусского, представленные в коллекции Зоомузея МГУ.

В результате проведенных исследований зарегистрировано 27 видов муравьев, относящихся к 7 родам двух подсемейств: *Formicinae* и *Myrmicinae*. Наиболее широко представлены роды *Formica*, *Myrmica* и *Lasius* (10, 7 и 6 видов, соответственно).

Самым разнообразным оказался видовой состав муравьев опушки сосново-елового леса, где было обнаружено 10 видов муравьев (табл. 1). Среди них есть как умеренные ксерофилы: *Lasius flavus*, *Leptothorax acervorum*, *Formica sanguinea*, который паразитирует здесь на *F. fusca*; мезофилы: *F. fusca*, *L. niger*, *Myrmica scabrinodis*, так и мезогигрофилы: *M. lobicornis*, *M. rubra*, *M. ruginodis*. Встречается также дендробионт *Camponotus herculeanus*. Состав биоморф говорит о разнообразии микроусловий в данном местообитании.

Своеобразную мирмекофауну верхового болота, составляют 8 видов. Среди них есть типичные обитатели верховых болот европейской части России – *F. candida* и *F. uralensis*. Также здесь обитает *Myrmica limanica*. Интересно, что гнезда *F. uralensis*, редкого для Подмоскovieв вида (Длусский, 1967), ранее не находили ни на территории заказника, ни в его окрестностях. Известно лишь, что в середине 80-х гг. Г.М. Длусский единственный раз обнаружил представителя данного вида в желудке прыткой ящерицы, пойманной на “Симе”. Найденные нами 5 гнезд *F. uralensis*, с размерами куполов $d=35$ см и $h=25$ см, находились на краю болота и были построены из кусочков сфагнума и листьев багульника. Гнезда *F. candida* и *M. limanica* приурочены к пушицевым кочкам на сплавине. Иногда в кочках совместно с выше перечисленными встречаются гнезда других представителей рода *Myrmica*: *M. lobicornis*, *M. rubra*, *M. ruginodis* и *M. scabrinodis*. Последние два вида являются эврибионтами. Их гнезда мы нашли во всех изученных станциях.

На надпойменной террасе обнаружены гнезда 7-ми видов муравьев. Наименьшее число видов отмечено в пойме и в ельнике. Очевидно, это связано с однообразием условий микрорельефа и растительного покрова. По данным анализа сходства изученных местообитаний наиболее близки по составу муравьев дистанцированные друг от друга на расстояние в 5 км надпойменная терраса и опушка леса на краю болота.

Для каждой из описанных пробных площадей, за исключением надпойменной террасы, характерно численное преобладание гнезд какого-либо одного вида. На болоте таким видом является *F. candida* (58% от общего числа гнезд), в пойме – *Lasius niger* (53%). На лесных площадках (опушке сосново-елового леса и в ельнике) были обнаружены гнезда только одного

вида – *M. ruginodis*. В лесу на краю болота показатель плотности гнезд *M. ruginodis* максимален, 19,5 гн./100 м². Возможно, это связано с переселением семей в более благоприятную зону с лучшими условиями прогревания субстрата. Это явление описано в работах ряда авторов (Федосеева, Демченко, 1997), и часто наблюдается именно на верховых болотах как в северных, так и в южных частях ареала вида (Московская область). Однако, на открытых участках (пойма, надпойменная терраса, болото) значения показателей плотности гнезд *M. ruginodis* заметно снижаются.

Таблица 1. Видовой состав муравьев и плотность гнезд различных видов (гн./100 кв. м) в пяти типах местобитаний (Б-верховое болото, О-опушка леса, Т-надпойменная терраса, П – пойма р. Москвы, Е - ельник).

Вид	Б	О	Т	П	Е
Formicinae					
1. <i>Formica uralensis</i> Ruzsky	+	–	–	–	–
2. <i>F. candida</i> Smith	1.6	–	–	–	–
3. <i>F. cunicularia</i> Latr.					
4. <i>F. exsecta</i> Nyl.	–	–	0.8	–	–
5. <i>F. fusca</i> L.	–	+	0.6	–	–
6. <i>F. pratensis</i> Retz.	3М				
7. <i>F. pressilabris</i> Nyl.	3М				
8. <i>F. rufa</i> L.	–	–	–	–	+
9. <i>F. sanguinea</i> Latr.	–	+	–	–	–
10. <i>F. truncorum</i> Fabr.	3М				
11. <i>Lasius niger</i> L.	–	+	3.5	9.8	–
12. <i>L. fuliginosus</i> Latr.	–	–	+	–	–
13. <i>L. affinis</i> Forst.	3М				
14. <i>L. umbratus</i> Nyl.	3М				
15. <i>L. carnolicus</i> Mayr	3М				
16. <i>L. flavus</i> Fabr.	–	+	4.9	1.3	–
17. <i>Camponotus herculeanus</i> L.	–	+	–	–	–
Myrmicinae					
18. <i>Myrmica lobicornis</i> Nyl.	+	+	–	–	–
19. <i>M. rubra</i> L.	0.2	+	0.6	3.5	+
20. <i>M. rugulosa</i> Nyl.	3М				
21. <i>M. ruginodis</i> Nyl.	0.2	19.5	2.2	3.8	9.9
22. <i>M. scabrinodis</i> Nyl.	0.3	+	–	–	–
23. <i>M. limanica</i> K. Arnoldi	0.5	–	–	–	–
24. <i>M. subuleti</i> Mein.	3М				
25. <i>Leptothorax acervorum</i> Fabr.	–	+	–	–	+
26. <i>Tetramorium caespitum</i> L.	3М				
27. <i>Formicoxenus nitidulus</i> Nyl.	3М				

Примечание: «+» – гнезда найдены только при маршрутных учетах; «–» – не обнаружен в данном местобитании; 3М – в учетах не найден, но представлен в сборах Г.М. Длусского в коллекции Зоомузея МГУ.

Известно, что *M. ruginodis* в местах с различными условиями обитания может образовывать поселения разных типов (Брайен, 1986). Так на болоте, гнезда этого вида встречаются настолько редко (плотность не превышает 0.2 гн./100 м²), что их зоны фуражировки не перекрываются. Можно предположить что здесь семьи вида монокаличны. В пойме и на надпойменной террасе плотность гнезд *M. ruginodis* выше, чем на болоте (3.8 и 2.2 гн./100 м², соответственно). Здесь семьи *M. ruginodis* отселяют фуражиров (по данным дополнительных наблюдений), формируя кормовые почки, что соответствует поликалической форме существования. В лесных биотопах плотность гнезд *M. ruginodis* была настолько высока, что зоны фуражировки соседних гнезд значительно перекрывались. Это позволяет предположить, что в данных условиях вид может образовывать колонии, хотя непосредственных обменов между гнездами мы не наблюдали.

В заключение можно сказать, что фауна обследованной территории довольно разнообразна и отличается присутствием редких для данного региона видов. В представленном списке преобладают транспалеарктические виды, приуроченные к мезофитным, мезогигрофитным и умеренно ксерофитным местам обитания. Среди изученных видов можно выделить как стенобионтные, так и эврибионтные группы. Наиболее богата видами фауна открытых мест обитания, отличающихся многообразием микроусловий. Максимальные показатели плотности гнезд одного вида на единицу площади характерны для моновидовых поселений *M. ruginodis*.

Авторы выражают глубокую благодарность своему научному руководителю А.С. Хижняковой за неоценимую помощь и поддержку на всех этапах выполнения работы; всем членам кружка Юнных Исследователей Природы ЗБС, принявшим участие в сборе полевого материала; профессору кафедры теории эволюции биологического ф-та МГУ Г.М. Длусскому за помощь в определении муравьев, в освоении методов полевых мирмекологических исследований и привитии навыков добросовестной научной работы, а также сотруднику Зоомузея МГУ Е.Б. Федосеевой за критические замечания и консультативную помощь в ходе обработки полученных результатов.

ANTS ON RESERVE TERRITORY OF ZVENOGOROD BIOLOGICAL STATION

A.I. Bobileva, N.A. Grevtsova

*Study group of young nature researchers,
Zvenigorod research-base of Moscow State University*

barbaduk@mtu-net.ru

Ant species diversity was studied at a reserve territory of biological station located near Zvenigorod. The list of 27 species includes data on nest densities in 5 habitats. Three species of *Formica picea*, *F. uralensis* and *Myrmica limanica* being uncommon in populated region were registered in ant fauna of relict high bog.

МУРАВЬИ И ЗАЩИТА ЛЕСА

Материалы XII Всероссийского мирмекологического симпозиума,
Новосибирск, август 2005 г.

ANTS AND FOREST PROTECTION

Materials of the XII All-Russian Myrmecological Symposium,
Novosibirsk, August 2005

ПРОСТРАНСТВЕННО-ВРЕМЕННОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ШМЕЛЕЙ НА ТЕРРИТОРИИ КУРГАНСКОЙ ОБЛАСТИ

А. М. Бывальцев

Институт систематики и экологии животных СО РАН,
Новосибирск

byvam@yandex.ru

Данная работа основана на материалах исследований шмелей Курганской области в 2000-2003 гг. Курганская область очень удобна для сравнительно-экологических исследований многих систематических групп организмов, в частности, и шмелей, поскольку значительное разнообразие ландшафтов и биотопов области позволяет вести наблюдения почти одновременно за видами, обитающими в сильно различающихся биотопах, но, в то же время, находящимся по соседству. Наличие на территории региона биотопов в некоторых отношениях переходных, позволяет вскрыть не только дифференциацию видов по биотопам, но и различия в экологической пластичности тех или иных видов, иными словами, достаточно определенно выявить степень стенопности и эврипности видов.

Анализ зонального распределения шмелей на территории Курганской области дал следующие результаты. Наибольшее обилие видов отмечено для южной лесостепи – 17 видов: *B. terrestris*, *B. distinguendus*, *B. soroensis*, *B. muscorum*, *B. agrorum*, *B. lucorum*, *B. silvarum*, *B. hortorum*, *B. equestris*, *B. serrisquama*, *B. consobrinus*, *B. maculidorsis*, *B. solstitialis*, *B. subterraneus latreillellus*, *B. subbaicalensis*, *B. armeniacus*, *B. fragrans* (из них не попали в учеты, но отмечены для области в литературе 7 видов) (Панфилов, 1981; Молчанов, Кузмин, 1985; Молчанов, 1989; Уткин, 1999). В 1.5 раза меньше видов встречено в северной лесостепи: *B. hypnorum*, *B. solstitialis*, *B. agrorum* F., *B. muscorum* F., *B. distinguendus* F., *B. terrestris*, *B. silvarum*, *B. lucorum*, *B. serrisquama*, *B. soroensis*, *B. subterraneus latreillellus*, *B. equestris*. Всего 7 видов найдены в разнотравно-дерновинно-злаковой степи – *B. olstitialis*, *B. agrorum*, *B. muscorum*, *B. terrestris*, *B. maculidorsis*, *B. serrisquama*, *B. hypnorum*.

В наших сборах, а также в фонде коллекций кафедры зоологии и биоэкологии Курганского государственного университета нет экземпляров шмелей из подтайги. Однако, по нашему мнению, это не означает их полное там отсутствие, а объясняется, во-первых, недостаточностью сборов проведенных в этой зоне, во-вторых, ее значительной облесенностью, с преобладанием хвойно-сосновых лесов, вследствие чего встречается малое количество благоприятных для обитания шмелей биотопов. Относительная бедность видового состава 3-й подзоны также объясняется ее ландшафтно-биотопическими особенностями и, по всей видимости, меньшим разнообразием кормовых растений этих насекомых.

Показатель общности видового состава для южной и северной лесостепи оказался наиболее высоким, 0.67 (коэффициент Жаккара),. По-видимому это связано с близостью расположения этих подзон, наличием сходных биотопов и сходством природно-климатических условий. В районе исследований осиново-березовые колки и сосново-мелколиственные леса чередуются с разными типами лугов, поймами рек, озерами, зарослями кустарников. Все эти биотопы наиболее предпочитаемы для обитания шмелей, где отмечена их наибольшая численность и встречаемость. Показатель общности видового состава для разнотравно-дерновинно-злаковой степи и северной лесостепи оказался $K = 0.46$, еще меньше – для неё же и южной лесостепи, $K = 0.39$. Это объясняется, прежде всего, большим количеством общих видов между 1-й и 3-й подзонами, а также малым количеством видов, отмеченных для последней.

Ряд видов шмелей: *B. solstitialis*, *B. agrorum*, *B. hypnorum*, *B. muscorum*, *B. terrestris* и *B. serratissima*, встречены во всех подзонах. Поэтому данные виды являются наиболее экологически пластичными. Интересным представляется факт наличия в фауне разнотравно-дерновинно-злаковой степи первых 3-х видов, являющихся типично лесными, хотя следует отметить, что к югу их численность резко снижается. Что касается последних 3-х видов, то сколько-нибудь резких колебаний их численности в названных подзонах не наблюдается.

По ландшафтно-биотопической приуроченности шмели Курганской области могут быть подразделены на 3 экологические группы:

1. Обитатели лесов: *B. agrorum*, *B. hypnorum*, *B. consobrinus* и *B. solstitialis*.

Виды этой группы широко распространены в пределах исследуемой территории. По численности особей в северных районах *B. agrorum*, *B. hypnorum* – обычные, а часто и господствующие, а *B. consobrinus* и *B. solstitialis* везде являются малочисленными и редкими. Но в южных районах области все перечисленные виды встречаются довольно редко.

2. Обитатели лесных полян, кустарников и лугов: *B. equestris*, *B. subbaicalensis*, *B. hortorum*, *B. distinguendus*, *B. lucorum* и *B. soroensis*.

Виды шмелей 2-й экологической группы более разнообразны. В большинстве своем многочисленны и обычны в регионе (за исключением малочисленных *B. equestris* и *B. subbaicalensis*). Распределены довольно равномерно по всей области.

3. Обитатели лугов и полей: *B. maculidorsis*, *B. silvarum*, *B. muscorum*, *B. subterraneus latreillellus*, *B. fragrans*, *B. terrestris*, *B. serratigera* и *B. armeniacus*.

Третья группа наиболее богата по видовому составу. Большая часть видов распределена по области более менее равномерно, но они или повсюду редки и малочисленны, реже обычны, или же многочисленны только в южных районах, как *B. muscorum*. Единственный вид из широко распространенных в области, *B. terrestris*, везде является многочисленным. Встречаются редко и в основном в южных районах: *B. fragrans* и *B. armeniacus*.

Приуроченность шмелей к тем или иным биотопам определяется целым рядом их адаптивных свойств. Поэтому у видов, входящих в каждую из выделенных экологических групп, обнаруживается во многих отношениях сходный образ жизни.

Различие между видами шмелей выделенных экологических групп заключается, прежде всего, в сроках вылета перезимовавших самок с мест зимовки. В Курганской области в последних числах апреля и первой декаде мая летают немногие виды, большинство же видов покидают места зимовки лишь в середине и в конце мая, а некоторые – и в первых числах июня. Раньше всех встречаются обитатели 1-ой (*B. agrorum*, *B. hypnorum*) и – 2-ой (*B. lucorum*) экологических групп. Весной самки этих видов в массе посещают цветущие ивы. Отличия в фенологии появления в гнездах рабочих особей, самцов и молодых самок у разных видов шмелей, по-видимому, недостаточно четкие. В Курганской области рабочие шмели начинают встречаться во 2-й декаде июня, и их численность постоянно растёт, самцы появляются в массе в последних числах июля, молодые самки – в первой декаде августа.

Отношение разных видов шмелей к температуре воздуха во время сбора нектара и пыльцы на цветущих растениях неодинаково. Можно выделить две четко обособленные группы: холодолюбивые и теплолюбивые виды, а также виды, занимающие промежуточное положение между этими группировками (Панфилов, 1956). Шмели, самки которых фенологически наиболее рано покидают места зимовки, относятся к группе холодолюбивых, как *B. agrorum* и *B. hypnorum*, или к эвритермным, как *B. lucorum*. Весной самки этих видов летают в солнечную погоду при температуре воздуха 10-12°C. Летом самки и рабочие особи летают в пасмурную погоду при температуре около 20-22°C. В солнечную погоду холодолюбивые шмели наиболее деятельны при температуре воздуха от 16 до

20°C. В жаркие летние дни их активность в полдень резко снижается, отдельные продолжающие летать особи держатся в тени деревьев и кустарников. Таким образом, шмели являющиеся обитателями лесных биотопов, почти все относятся к группе холодолюбивых.

К группе умеренно теплолюбивых шмелей относятся: *B. solstitialis*, *B. hortorum*, *B. distinguendus*, *B. equestris*, *B. soroensis*. В полдень при жаркой погоде их численность на открытых участках местности значительно уменьшается, однако они продолжают интенсивно летать среди деревьев и кустарников.

Наконец, теплолюбивые виды – *B. maculidorsis*, *B. subterraneus latreillellus*, *B. silvarum* – обитают в основном на лугах и предпочитают хорошо прогреваемые участки. Наиболее оптимальная для их работы на цветущих растениях температура воздуха в солнечную погоду от 20 до 25°C. Лишь, когда температура воздуха поднимается выше 28-30°C, численность насекомых на цветущих растениях уменьшается.

Подробные данные динамики суточной активности 5 видов шмелей в разные дни наблюдений, а также, литературные данные (Панфилов, 1956; Березин, Березина, Захваткин, 1987), позволяют по пикам активности выделить 2 группы видов шмелей: 1 – *B. lucorum* и *B. hypnorum* которые имеют 1 пик активности, с 11 до 14 ч.; 2 – *B. terrestris*, *B. agrorum* и *B. muscorum*. Шмели 2-й группы имеют 2 пика активности: с 8 до 10 ч., и с 17 до 19 ч. Например, наблюдение за активностью в течение суток за близкородственными видами – *B. lucorum* и *B. terrestris* показали, что *B. lucorum* повышает свою активность в обеденные часы, когда температура воздуха самая высокая. В это время активность *B. terrestris* снижается.

Таким образом, выявляется достаточно ясная корреляция между степенью теплолюбивости, фенологией вылета самок с мест зимовки и характером обитаемых биотопов. Холодолюбивые шмели летают уже в апреле, тесно связаны с лесными биотопами и широко распространены в лесных частях северной половины Европы и в Сибири. Наоборот, наиболее теплолюбивые виды шмелей начинают летать лишь к концу мая, обитают на безлесных участках местности и географически связаны в основном со степью и лесостепью, лишь отчасти проникая на север в южные части лесной зоны. Взаимозависимость указанных сторон экологии и распространения шмелей несомненна и возникла исторически в процессе видового становления шмелей.

Работа поддержана грантом РФФИ 05-04-48104.

SPATIO-TEMPORAL ALLOCATION OF BUMBLEBEES ON THE TERRITORY OF KURGAN RIGION

A. M. Byvaltcev

Institute of Animal Systematics and Ecology, SB RAS, Novosibirsk

byvam@yandex.ru

This work is based on research materials of bumblebees of Kurgan region (one of the areas of Southern Zauralye) during the period of 2000-2003. The most number of species has been found in the southern forest-steppe (all 18). The species variety and the population of bumblebees decrease to the north and to the south (there are 12 species in the northern forest-steppe, 7 species in the motley grass- turf- cereal steppe). In the forest biotops there is a domination of *B agrorum* and *B hypnorum*, but in the open space biotops *B terrestris* and *B lucorum* prevail. *B lucorum* and *B hypnorum* have one peak of activity (11-14), but *B terrestris*, *B agrorum* and *B muscorum* have two peaks (1 – from 8 till 10 o'clock a.m. , 2 – from 5 till 7 o'clock p.m.). A mass of bumblebee queens going out from their places of hibernation falls on the end of May – the beginning of June. *B. lucorum*, *B. agrorum* and *B. hypnorum* are the earliest species you can see. The queens of these species appear already at the end of April. The most favorable temperature for foraging of these species is 13-20°C. (*B. lucorum* – everyterm). *B. maculidorsis*, *B. subterraneus latreinenus*, *B. silvarum* are able to forage at open places even at the temperature of 28-30 °C. The optimal temperature for the most species is 20-25 °C. Thus, there is a quite clear correlation between the degree of a heat-loving on the one hand, a phenology of queens going out of from their hibernation places on the other hand, and a character of inhabited sites.

МУРАВЬИ И ЗАЩИТА ЛЕСА

Материалы XII Всероссийского мирмекологического симпозиума,
Новосибирск, август 2005 г.

ANTS AND FOREST PROTECTION

Materials of the XII All-Russian Myrmecological Symposium,
Novosibirsk, August 2005

СОСТОЯНИЕ ПОСЕЛЕНИЙ РЫЖИХ ЛЕСНЫХ МУРАВЬЕВ В ЛЕСАХ РЕСПУБЛИКИ МАРИЙ ЭЛ В УСЛОВИЯХ СИЛЬНОГО АНТРОПОГЕННОГО ВЛИЯНИЯ

И.Г. Воробьева

*Марийский государственный университет, Йошкар-Ола
zooirg@marsu.ru*

Целью исследования было изучение особенностей распространения рыжих лесных муравьев в лесных биоценозах, а также изучение влияния антропогенной деятельности на общую и гнездостроительную активность муравьев.

Выполнение этой цели определило следующие задачи:

1. Провести картирование крупных гнезд рыжих лесных муравьев и определить основные размерные характеристики муравейников в данных биоценозах.
2. Определить общую активность муравьев в исследуемых биоценозах и изучить изменения активности муравьев в течение суток и сезона.
3. Выявить влияние деятельности человека на общую и гнездостроительную активность муравьев.

Район исследования расположен в центральной части РМЭ, южнее г. Йошкар-Ола на территории Куярского лесничества (квартал №51). Для исследования были взяты две пробные площадки, расположенные в березняке высокоствольном с примесью ели. Данные участки выбраны не случайно. Пробные площади вытянуты с севера на юг вдоль шоссейной дороги, соединяющей поселок Пемба с трассой Йошкар-Ола – Казань. Данная дорога интенсивно используется людьми. Биоценозы, расположенные по обе стороны дороги испытывают непосредственное антропогенное воздействие. Свидетельством этого является образование сети тропинок на участках и значительная захлапленность территории бытовым мусором. Пробные площадки отличаются друг от друга размером и плотностью поселений рыжих лесных муравьев. Разница между участками достоверна при 5% уровне значимости.

Пробная площадь №1 расположена слева от дороги. С севера участок ограничен территорией стекольного завода, а с юга сосновыми посадками.

Пробная площадь №2 расположена справа от дороги. С севера ограничена железной дорогой, а справа кварталной просекой и посадками сосны. Ширина пробных площадок была одинакова и составляла 50 м.

Картирование, измерение и описание основных показателей муравьиных гнезд проводилось в течение полевых сезонов 2003-2004 года.

На обоих участках отмечается довольно высокая плотность поселений рыжих лесных муравьев. На участке №1, площадью 1.7 га было выявлено 9 муравейников. Преобладают относительно крупные гнезда, с диаметром жилого купола в среднем 1.4 ± 0.13 м, высотой гнезда 1.16 ± 1.03 м, относящиеся к VII и VIII размерным классам. Общая площадь муравейников на этом участке составляет 17.54 м^2 или 10.34 м^2 на 1 га леса.

На участке №2 ($S=2.25$ га) было выявлено 28 гнезд с надземным куполом. Общая площадь поселений составляет 21.6 м^2 , что составляет 9.6 м^2 на 1 га леса. Муравейники на этой пробной площади имеют меньший диаметр (в среднем 0.9 ± 0.08 м) и высоту купола 0.46 ± 0.06 м и относятся в основном к V и VI размерным классам. По-видимому, основной причиной такого различия является возраст поселений и площадь участков.

Все муравьиные гнезда располагаются вдоль дороги. Примерно 65% всех муравейников расположены в пристволовой части деревьев (береза, ель) или связаны с пнями. Это связано с тем, что муравьи предпочитают открытые пространства, где больше света и более благоприятный температурный режим (Захаров, 1972). Наиболее крупные гнезда с диаметром купола более 90 см были огорожены в 2001 году.

Исследование строительного материала показало, что в первую очередь в гнездах преобладают иглы хвойных деревьев. А побочным материалом является мох, ветки и веточки, почки, листья и кора деревьев, лишайник, травянистые растения. В зависимости от места обитания для строительства гнезда применяются те или иные части соответствующих деревьев.

О степени развития гнезд можно судить по количеству дорог, отходящих от гнезда, которые соответствуют количеству колонн внутри семьи, а также по количеству завоеванных деревьев с колониями тлей (Захаров, 1978, 1991). Кормовые участки наиболее крупных гнезд содержат в среднем от 7 до 11 деревьев и 3-4 главных фуражировочных дороги. Изменения плотности и численности муравьев четко согласуется с гидротермическим режимом и сформированностью почвенного покрова, а также с развитием травяного яруса. По характеру структуры

муравейников можно сделать вывод о потенциальных возможностях к росту и развитию муравьиных гнезд, что наиболее характерно для поселений муравьев на участке №2. Участок имеет довольно большую протяженность, значительное расстояние между муравейниками, но связь между многими гнездами сохраняется. Об этом можно судить по наличию обменных дорог. В 2004 году было выявлено 6 молодых отводков, где активность муравьев была очень высокой.

Общая активность муравьев была исследована во всех муравейниках обоих участков. На активность муравьев большое влияние оказывают погодные условия (Захаров, 1972, Дьяченко, 2001) (температура, осадки), длина светового дня, рельеф и другие факторы. Наиболее высокие показатели активности муравьев наблюдались в солнечные теплые дни в начале вегетационного периода и при подготовке к зимовке. В дождливую пасмурную погоду активность снижалась, кормовые дороги уменьшались до 1 м., а большинство гнездовых окон закрыто. Так, в июне активность муравьев колебалась от 15 ± 1.57 до 19 ± 2.34 особей/мин. В гнездах, которые подвергались действию человека или животной активности муравьев не превышала 6 ± 0.57 особей/мин. Максимальная активность муравьев характерна для кормовых участков растущих гнезд. Высокая активность наблюдалась также и в сентябре, когда муравьи готовились к зимовке, и активность составляла $25.00 \pm 2.73 - 29.0 \pm 3.65$ особей/мин.

На обеих пробных площадках были выявлены гнезда с поврежденным куполом. Следует отметить, что на пробной площадке №2, где гнезда подвергались незначительным разрушениям, активность в этих муравейниках, как правило, не сильно снижалась. Противоположная картина наблюдалась на участке №1. Самое крупное гнездо (D-4.1 м; d-2.9 м; H-2.8 м; h-2м) практически заброшено и имеет значительные повреждения, вызванные тем, что для сбора муравьиного спирта жители поселка вкапывали пластиковые бутылки. В 2003 году в начале сезона, когда активность в гнезде была еще достаточно высокой, было обнаружено 5 бутылок, емкостью 1.5 л, наполовину заполненные муравьями. В течение сезона бутылки обнаруживались регулярно, и к весне 2004 года гнездо практически было брошено. Такая же ситуация характерна и еще для двух муравейников, которые находятся на расстоянии 10 и 20 м от первого муравейника. Активность в них резко снизилась к концу 2004 года. Скорее всего, восстановительная способность данных гнезд была нарушена в результате изъятия большого числа особей из гнезда.

SETTLEMENTS OF RED HILL ANTS IN CONDITIONS OF HUMAN IMPACTS IN FORESTS OF MARI EL REPUBLIC

I.G. Vorobieva
Mary El State University, Yoshkar-Ola
zooirq@marsu.ru

The purpose of this investigation was to study the peculiarities of spreading of red hill ants in the forest biocenosis and the human impacts on general and nestbuilding activity of ants.

The investigation was carried out in two land samples in tall-trunk birch wood. These two samples differ from each other by the area and the density of settlements of red hill ants. As for the density it was rather high. Two years of investigation showed 37 anthills with above- the – ground domes, total area of which was 39.14 m². On the basis of the structure of the anthills we can make a conclusion about their potentiality to grow and develop.

Some damaged domes where found on both land samples. The biggest anthills were used for taking ant alcohol. Thousands of ants were collected from the anthill. It led at first to the lower activity and then to the destruction of the anthill.

МУРАВЬИ И ЗАЩИТА ЛЕСА

Материалы XII Всероссийского мирмекологического симпозиума,
Новосибирск, август 2005 г.

ANTS AND FOREST PROTECTION

Materials of the XII All-Russian Myrmecological Symposium,
Novosibirsk, August 2005

ХАРАКТЕРИСТИКА ПОСЕЛЕНИЙ МУРАВЬЁВ FORMICA EXSECTA В ВЕРХОВЬЯХ Р. КОЛЫМЫ

Д.Н. Горюнов

*Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН,
Москва*

azoku@yandex.ru

Целью данной работы была характеристика поселений *Formica exsecta* в верховьях Колымы в сравнении с поселениями этого вида в других частях ареала.

Материал и методы. Работа проведена в августе 2004 г. в окрестностях стационара «Абориген» в Ольском р-не Магаданской обл. На 2-х сопках, расположенных между ручьями Озёрный и Сибит-Тызглах, зарисовали и описали 6 комплексов муравейников модельного вида, включающих 104 гнезда, и 5 одиночных гнёзд. Для установления связей между гнёздами поставили 6 экспериментов с углеводными и 2 с белковыми кормушками. Углеводные кормушки (кусочки белого хлеба, пропитанные сахарным сиропом) выставляли посередине между парами гнёзд сериями по 9 штук в три ряда. В течение 6-ти часов учитывали количество муравьёв на кормушках и регистрировали направления, в которых муравьи уходили с кормушек. Белковые кормушки (по 5 комаров на кормушку) выставляли между гнёздами сериями по 5 штук и в течение 4-х часов регистрировали, в какие гнёзда муравьи уносят комаров. Материал по поселениям в других частях ареала был собран в Московской, Костромской и Рязанской областях. При обработке данных использованы программы Excel и Statistica 6.0.

Результаты и обсуждение. Склоны исследованных сопкок покрыты листовичным редколесьем, постепенно исчезающим на плакоре. Второй ярус представлен в основном группировками кедрового стланика, занимающего на склонах большую часть, а на плакоре около половины поверхности. Одиночные муравейники *F. exsecta* или их агрегации встречаются практически на всех свободных от стланика участках включая северные склоны, где ранее они отмечены не были (Берман, Жигульская, Лейрих, 1984).

Все описанные нами комплексы муравейников моложе 10 лет и расположены на территории, где ранее *F. exsecta* не встречалась (Алфи-

мов, устное сообщение). Комплекс *МД-1* состоит из 9 жилых и 4 брошенных гнёзд (табл. 1) и расположен на Ю-3 склоне сопки на берегу р. Озёрный. Комплекс *МД-2*, состоящий из 17 жилых гнёзд (табл. 1), расположен на том же склоне в 20 м ниже по течению ручья. В сплошной полосе кустарниковой растительности, разделяющей эти два комплекса, на небольшой поляне расположено 3 крупных муравейника (60-90 см), отнесённых нами к комплексу *МД-2*. Комплекс *МД-4* из 12-ти жилых гнёзд (табл. 1) находится в 100-150 м выше по течению ручья, чем *МД-1* на вытянутой поперёк склона поляне.

Комплекс *МД-3*, самый многочисленный (табл. 1), расположен на южном склоне сопки по обе стороны вездеходной дороги, проходящей под ЛЭП. Комплекс *МД-5* расположен на плакоре сопки и состоит из 3-х гнёзд. Комплекс *МД-6* из 4-х муравейников находится на территории стационара «Абориген», на обочине вездеходной дороги. Гнёзда всех комплексов расположены в центральных частях свободных от кустарниковой растительности участков.

Большинство комплексов состоят из одиночных муравейников, прямых связей между которыми экспериментально установить не удалось. Территориальное взаимодействие удалось установить только в одной паре муравейников. Муравьи из соседних гнёзд *Я11* и *Я12* (комплекс *МД-3*) были отмечены на одних и тех же кормушках, но в разное время. Первым серию кормушек обнаружил разведчик из гнезда *Я12*, но был изгнан оттуда фуражирами *Camponotus herculeanus*, которые затем уступили кормушки фуражирам из гнезда *Я11*. Между остальными протестированными парами муравейников имелись чёткие нейтральные зоны, непосещаемые муравьями из соседних гнёзд. Только в самом молодом комплексе *МД-6* три из четырёх гнёзд были связаны потоками муравьёв.

Кроме тонкоголового муравья в районе исследований встречаются ещё два вида муравьёв, являющиеся облигатными доминантами в многовидовых сообществах – *Formica sanguinea* и *S. herculeanus*. Но ни один из них не может оказать существенного воздействия на поселения *F. exsecta*. Первый встречается крайне редко (Берман, Жигульская, Лейрих, 1984), а второй существенно уступает *F. exsecta* по численности гнёзд и избегает контактов с ней. Лиственничные редколесья не способны затенить поверхность и территории не занятые стлаником, хорошо освещаются. Таким образом, кроме температурных режимов биотопов,

Комп-лекс	Sn жилых гнёзд, м ²	Число жилых гнёзд	Число брошенных гнёзд	Общее число гнёзд	Средний диаметр жилых гнёзд, см
Мд-1	2.3	9	4	13	52
Мд-2	4.62	17	9	26	55
Мд-3	7.72	39	5	44	47
Мд-4	2.3	12	2	14	45
Мд-5	0.34	3	0	3	36
Мд-6	1.01	4	0	4	51

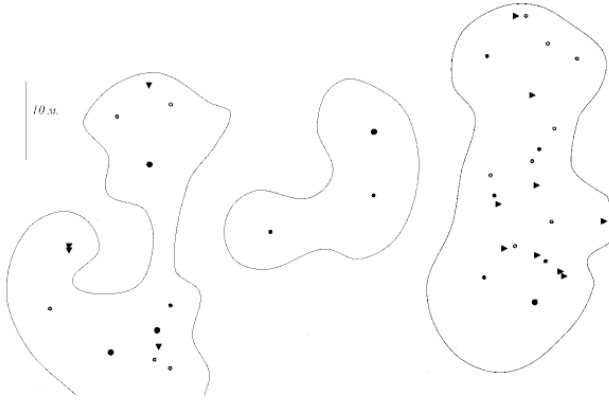


Рис. 1. Схема комплексов МД-1 и МД-2.

Треугольники – брошенные гнезда, круги – жилые гнезда. Линиями отмечены границы стланных группировок.

F. exsecta не встречает иных препятствий для расселения и заселяет практически все пригодные для гнездования территории (рис. 1).

Гнезда в модельных комплексах расположены значительно реже, чем в поселениях *F. exsecta* западной части ареала (рис. 2) и отделены друг от друга нейтральными зонами. Есть так же отличия в размерной структуре гнезд (рис. 3). Самые крупные гнезда из встреченных нами были одиночными и не превышали 110 см в диаметре основания купола (d). Среди гнезд в составе комплексов наиболее крупное имело $d=90$ см. В тоже время в модельных комплексах крайне мало небольших гнезд ($d < 20$ см), которые обычны для поселений в западной части ареала (Pisarski, 1972; Werner et al., 1979; Горюнов, 2004).

Ещё одной характерной чертой поселений *F. exsecta* в верховьях Колымы, являются брошенные гнезда больших размеров (d до 70 см). Многолетние исследования в Московской обл. показали, что материал брошенных гнезд растаскивается муравьями. Бросают, как правило, небольшие гнезда, не имеющие подземной части (Горюнов, 2003).

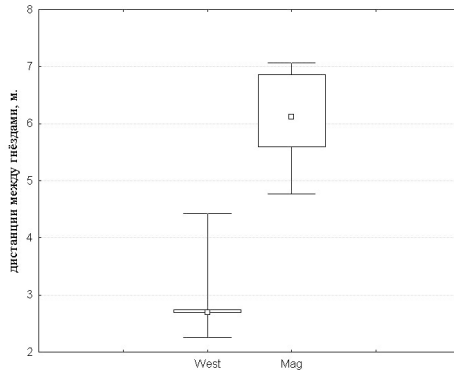


Рис. 2. Сравнение средних дистанций между гнездами в поселениях *F. exsecta* в верховьях р. Колымы (mag) и в западных частях ареала (West)

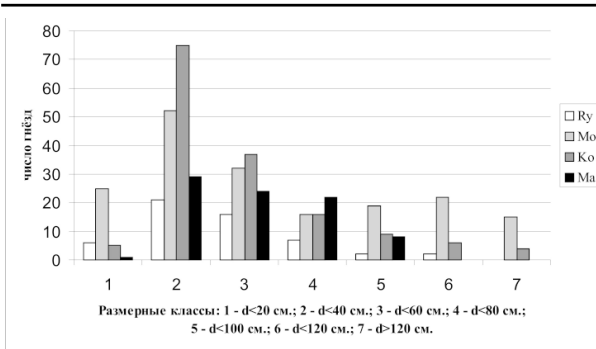


Рис. 3. Размерная структура поселений *F. exsecta* в Рязанской (Ry), Московской (Mo), Костромской (Ko) и Магаданской (Ma) областях

Таким образом, несмотря на широкое распространение, в условиях верховья р. Колымы муравейники *F. exsecta* не могут достичь размеров, необходимых для формирования устойчивых надсемейных структур.

Выводы. При отсутствии других конкурентоспособных облигатных доминантов в сообществах редколесий *F. exsecta* заселяет все пригодные для гнездования территории.

В верховьях р. Колымы размер семей *F. exsecta* недостаточен для формирования устойчивых надсемейных структур.

Работа поддержана программой президиума РАН «Происхождение и эволюция Биосферы». Автор глубоко благодарен Д.И. Берману и А.В. Алфимову за помощь в проведении работы.

FORMICA EXSECTA ANT HABITATS IN HEADSTREAM OF KOLYMA RIVER

D.N. Goryunov

Severtsov Institut of Ecology and Evolution, RAS, Moscow

azoku@yandex.ru

Material was collected in August 2004 in headstream region of Kolyma river near the "Aborigin" biological station. The data were also collected in other parts of the species area including Moscow, Kostroma and Ryazan regions. We mapped and described 6 nest complexes including 104 formicaries. The nests in Kolyma complexes are separated by neutral zones and the distance between formicaries is significantly larger than in other studied parts of the species area. In contrast to the western populations, in Kolyma complexes we did not find nests with base diameter (d) less than 20 cm and larger than 95 cm. A few nests with larger base diameter did not belong to any complex, i.e. were solitary. We did not find any sign of direct relationships between nests in complexes. Ecological conditions in Kolyma region allow *F. exsecta* to inhabit almost all places suitable for nesting. However, the families do not reach the size sufficient for formation of superfamilia structures.

МУРАВЬИ И ЗАЩИТА ЛЕСА

Материалы XII Всероссийского мирмекологического симпозиума,
Новосибирск, август 2005 г.

ANTS AND FOREST PROTECTION

Materials of the XII All-Russian Myrmecological Symposium,
Novosibirsk, August 2005

РЕДКИЕ ВИДЫ ШМЕЛЕЙ В ФАУНЕ КУЗНЕЦКО-САЛАИРСКОЙ ГОРНОЙ ОБЛАСТИ

Н.И. Еремеева, С. Л. Лузянин
Кемеровский государственный университет
neremeeva@mail.ru

Шмели как антофильные насекомые развивались параллельно с цветковыми растениями и приспособились к питанию высшими (покрытосеменными) растениями. Собирая пыльцу и нектар, они принимают активное участие в опылении цветковых растений, влияя на продуктивность, видовое и генетическое разнообразие фитоценозов. Однако в условиях густонаселенной и промышленно развитой в масштабах всей Сибири Кемеровской области, административные границы которой захватывают примерно три четверти Кузнецко-Салаирской горной области, наблюдается значительное антропогенное воздействие на различные звенья естественных экосистем, в том числе и на шмелей. Под влиянием антропогенных факторов уменьшается общее количество видов шмелей, растет вклад массовых и обычных видов, уменьшается число редких видов и их численность, либо эти виды исчезают из экосистемы (Еремеева, 2002). В то же время редкие виды в экосистемах создают видовое богатство, увеличивают разнообразие биоценологических связей, служат резервом для пополнения и замещения доминантов, тем самым придают экосистеме устойчивость. Они очень чувствительны к изменению условий обитания и могут использоваться для мониторинга состояния среды. Поэтому постоянное слежение за состоянием редких видов шмелей является важной задачей энтомологов.

На территории Кузнецко-Салаирской горной области отмечено 8 видов шмелей, включенных в Красные книги разных рангов: *Bombus armeniacus* Rad., *B. modestus* Eversm., *B. muscorum* (L.), *B. paradoxus* D.-T., *B. schrencki* F.Mor., *B. serratissima* F.Mor., *B. sporadicus* Nyl., *B. subbaicalensis* Vogt. Из них в основную часть Красной книги Кемеровской области (2000) внесены *B. armeniacus*, *B. modestus*, *B. paradoxus*, *B. sporadicus*, а в Приложение – *B. muscorum*. Не включены в Красную книгу виды: *B. schrencki*, *B. serratissima*, *B. subbaicalensis*. Из них

B. schrencki широко распространен на территории области, относится к числу обычных видов, встречается в большом количестве. Специальные меры охраны этого вида не требуются.

Достаточно многочисленные популяции *B. serrisquama* ранее были отмечены непосредственно на территории крупного промышленного центра г. Кемерово и в его окрестностях (Еремеева, 2002). Возможно в связи с изменением многолетней динамики численности, *B. serrisquama* в настоящее время стал редок. Требуется постоянное наблюдение за состоянием популяций этого вида и, возможно, включение его в Красную книгу Кемеровской области.

Шмель *B. subbaicalensis* отмечен в различных районах Кузнецко-Салаирской горной области: в Кузнецкой котловине (Кемеровский, Ленинск-Кузнецкий, Прокопьевский, Новокузнецкий районы), в Кузнецком Алатау (Крапивинский район), на Салаирском кряже (Гурьевский район). Но везде встречается в небольшом количестве. Этот вид необходимо было внести в основную часть Красной книги как редкий вид (категория III).

Кроме указанных выше видов, занесенных в Красные книги разных рангов, в основную часть Красной книги Кемеровской области внесены *B. patagiatus* Nyl., *B. pratorum* L., а в Приложение – *B. sichelii* Rad.

По степени редкости животные Красной книги Кемеровской области разделены на 6 категорий, но шмели отнесены к двум категориям: категория II – сокращающиеся в численности; в нее включены таксоны и популяции с неуклонно сокращающейся численностью, которые при дальнейшем воздействии факторов, снижающих численность, могут в короткие сроки попасть в I категорию (исчезающих видов); категория III – редкие; в нее включены таксоны и популяции, которые имеют малую численность и обитают на ограниченной территории или спорадически распространены на значительных территориях; они еще не находятся под угрозой, но рискуют оказаться в первых трех категориях при изменении условий их обитания.

Наблюдения за редкими видами шмелей в различных орографических областях Кузнецко-Салаирской горной области позволили нам сделать новые находки этих видов.

Bombus patagiatus Nylander, 1848.

Статус. Категория II. Сокращающиеся в численности.

Новые находки в области. Кузнецкая котловина: единичные экземпляры (самки) отмечены на территории и в окрестностях г. Кемерово, на закустаренных разнотравно-злаковых лугах.

Bombus sporadicus Nylander, 1848.

Статус. Категория II. Сокращающиеся в численности. Внесен в Красную Книгу СССР (II категория).

Новые находки в области. В Промышленновском районе возле деревни Журавлево на разнотравно-злаковом лугу. Кузнецкий Алатау: на восточном макросклоне на опушке в черневой тайге и на разнотравно-злаковых лугах по сторонам дороги через черневую тайгу в окрестнос-

тях п. Балыксу. Горная Шория: на высоте 1300-1500 м над у.м. на высокогорных разнотравных заболоченных и субальпийских лугах на горе Мустаг; на территории Шорского национального природного парка на разнотравно-злаковых лугах, на полянах в черневой тайге.

Bombus modestus Eversmann, 1852.

Статус. Категория III. Редкий вид. Внесен в Красную книгу СССР (II категория).

Новые находки в области. Кузнецкая котловина: обнаружен в Кемеровском районе, возле с. Мазурово на опушке березового леса, а также на разнотравно-злаковом лугу. Горная Шория: в Таштагольском районе на г. Мустаг на разнотравно-злаковых лугах; в окрестностях п. Тельбес на злаково-разнотравном лугу; на территории Шорского национального природного парка на разнотравно-злаковых лугах. Кузнецкий Алатау: на восточном макросклоне Кузнецкого Алатау в окрестностях п. Балыксу на разнотравно-злаковых лугах по обочинам дороги через черневую тайгу.

Bombus paradoxus Dalla Torre, 1882.

Статус. Категория III. Редкий вид. Внесен в Красную Книгу СССР (II категория), в Красную Книгу РСФСР (I категория).

Новые находки в области. Обнаружен только в Кузнецкой котловине: в окрестностях г. Кемерово на берегу озера Красное, расположенном возле д. Сухово, на разнотравно-злаковом лугу. Популяции *B. paradoxus* были найдены в Ленинск-Кузнецком районе, в окрестностях сел Красное и Шабаново на разнотравно-злаковых лугах, в луговой и каменистой степях. В окрестностях этих сел сохранились участки с типичной степной растительностью. Однако шмели испытывают здесь сильное антропогенное воздействие в ходе интенсивного выпаса скота – уничтожается кормовая база и места для гнездовая шмелей.

Отмечен в Промышленновском районе, в окрестностях с. Журавлево на тех же биотопах, что и возле сел Красное и Шабаново.

Bombus armeniacus Radoszkowski, 1877.

Статус. Категория III. Редкий вид. Внесен в Красную Книгу СССР (II категория), в Красную Книгу РСФСР (II категория).

Новые находки в области. Обнаружен только в Кузнецкой котловине: в Беловском районе в окрестностях с. Беково на луговых и каменистых степях; в Ленинск-Кузнецком районе в окрестностях с. Шабаново в деградированной луговой степи, на разнотравных лугах; в Промышленновском районе, в окрестностях с. Журавлево, в луговой степи.

Шмель *B. armeniacus* тяготеет к остепненным участкам, площадь которых в Кузнецко-Салаирской горной области постоянно сокращается из-за увеличения поголовья и интенсификации выпаса крупного и мелкого скота.

Bombus pratorum (Linnaeus, 1761).

Статус. Категория III. Редкий вид.

Новые находки в области. Кузнецкий Алатау: на высокогорных разнотравных заболоченных лугах на высоте 1300 м над у.м. на г. Зеленая

(600–650 м над у.м.) на разнотравных лугах; на опушке в черневой тайге, а также на выходах скальных пород на коренном берегу р. Теренсуг на восточном макросклоне Кузнецкого Алатау в окрестностях п. Балыксу. Кузнецкая котловина: в Ленинск-Кузнецком районе, в окрестностях с. Красное на участке луговой степи, примыкающей к смешанному хвойно-лиственному лесу, и на разнотравно-злаковом лугу. Горная Шория: окрестности п. Тельбес Таштагольского района, на злаково-разнотравном лугу, каменистой насыпи, в осиново-березовом лесу, на – границе высокотравного разнотравного луга и пихтово-березового леса; на территории Шорского национального природного парка на разнотравно-злаковых лугах, на полянах в черневой тайге.

На территории Кузнецкой котловины редок. В условиях черневой тайги в Горной Шории и Кузнецком Алатау встречается значительно чаще. Так, на восточном макросклоне Алатау относительное обилие *B. pratorum* достигает 2,4 % от общих сборов шмелей. В окрестностях п. Тельбес Таштагольского района число особей этого вида составляет более 20% от общих сборов шмелей. Это единственная известная в настоящее время точка массовой численности *B. pratorum* в Кузнецко-Салаирской горной области. Вероятно, необходимо пересмотреть статус этого вида с учетом новых находок.

Помимо шмелей, занесенных в основную часть Красной Книги Кемеровской области, 2 вида были включены в Приложение:

Для животных – кандидатов в Красную Книгу, которые занесены в Приложение к Красной книге Кемеровской области, были выделены три категории, к одной из которых были отнесены шмели: категория В – стабильные виды, виды, которые по причинам антропогенного характера сократили свою численность, но положение их в настоящее время относительно стабильно и непосредственной угрозы включения в число «краснокнижников» пока нет.

Bombus muscorum (Linnaeus, 1758).

Статус. Категория В. Внесен в Красную Книгу СССР (II категория).

Новые находки в области. Кузнецкая котловина: Ленинск-Кузнецкий район: окр. с. Красное, полынно-мелкодерновинная степь; Промышленновский р-н, с. Журавлево – на разнотравно-злаковых лугах, на каменистых, в луговых и типчаковых степях. Салаирский кряж: п. Барит Гурьевского района, на разнотравном лугу.

Bombus sichelii Radoszkowski, 1859.

Статус. Категория В.

Новые находки в области. Кузнецкая котловина – на территории промзоны Заводского района в долине р. Искитимка, в сосновом бору и в окрестностях г. Кемерово на разнотравно-злаковых лугах; Кемеровский район, окр. д. Подьяково, разнотравно-злаковые луга и в окр. д. Балахонка, каменистая степь; Ленинск-Кузнецкий район: окр. сел Шабаново и Красное, полынно-мелкодерновинная степь, луговая степь,

разнотравно-злаковые луга; Беловский район, окр. с. Беково, разнотравно-злаковые луга. Кузнецкий Алатау: в предгорьях, возле озера Большой Берчикуль, на разнотравных лугах; на восточном макросклоне Кузнецкого Алатау, в окрестностях п. Балыксу, на разнотравных лугах в черневой тайге. Горная Шория: окрестности гор Мустаг и Зеленая, разнотравно-злаковые и субальпийские луга; окрестности п. Тельбес Таштагольского района, на злаково-разнотравном лугу, каменистой насыпи, в осиново-березовом лесу, на границе высокотравного разнотравного луга и пихтово-березового леса; на территории Шорского национального природного парка на разнотравно-злаковых лугах, в черневой тайге. Салаирский кряж: Промышленновский район, окр. с. Журавлево, луговая степь. В окрестностях п. Тельбес этот вид составляет почти 10 % от общих сборов.

На территории Кузнецко-Салаирской горной области отмечено 8 видов шмелей, включенных в Красные книги СССР и РСФСР: *B. armeniacus* Rad., *B. modestus* Eversm., *B. muscorum* (L.), *B. paradoxus* D.-T., *B. schrencki* F. Mor., *B. serrisquama* F. Mor., *B. sporadicus* Nyl., *B. subbaicalensis* Vogt. Кроме этих видов в Красную книгу Кемеровской области внесены *B. patagiatus* Nyl., *B. pratorum* L., *B. sichelii* Rad. Приведены данные о новых находках редких видов. Установлено, что численность некоторых видов шмелей (*B. serrisquama*, *B. subbaicalensis*) находится на низком уровне. Они могут рассматриваться как кандидаты в Красную Книгу Кемеровской области. Обнаружены местообитания с высокой численностью видов *B. pratorum* и *B. sichelii*, что вызывает необходимость пересмотра статуса этих видов.

RARE SPECIES OF BUMBLE-BEES IN FAUNA OF THE KUZNETSKO-SALAIRSKY MOUNTAIN REGION

N. I. Ereemeeva, S.L. Luzjanin
Kemerovo State University
neremeeva@mail.ru

There are 8 species of bumble-bees living in the territory of the Kuznetsko-Salairsky mountain region included in Red Book of USSR and Soviet Republic: *Bombus armeniacus* Rad., *B. modestus* Eversm., *B. muscorum* (L.), *B. paradoxus* D.-T., *B. schrencki* F.Mor., *B. serrisquama* F.Mor., *B. sporadicus* Nyl., *B. subbaicalensis* Vogt. Moreover, species *B. patagiatus* Nyl., *B. pratorum* L., *B. sichelii* Rad. are included in the Red Book of Kemerovo region. The data on new rare species are resulted. The quantity of some bumble-bees (*B. serrisquama*, *B. subbaicalensis*) has reduced, they require a special attention. These species are candidates to the Red Book of Kemerovo region. Places of dwelling with high number of *B. pratorum* and *B. sichelii* that causes of revision of the status of these species are found out.

МУРАВЬИ И ЗАЩИТА ЛЕСА

Материалы XII Всероссийского мирмекологического симпозиума,
Новосибирск, август 2005 г.

ANTS AND FOREST PROTECTION

Materials of the XII All-Russian Myrmecological Symposium,
Novosibirsk, August 2005

МАТЕРИАЛЫ ПО ФАУНЕ АНТОФОРИД (HYMENOPTERA, ANTHOPHORIDAE) КУЗНЕЦКО- САЛАИРСКОЙ ГОРНОЙ ОБЛАСТИ

Н.И. Еремеева¹, Д.А. Сидоров²

Кемеровский государственный университет

¹neremeeva@mail.ru, ²Raddimus@mail.ru

Территория бывшего Советского Союза в отношении пчел может считаться относительно хорошо изученной (Радченко, Песенко, 1994). Наибольшее количество видов (527) приводится для семейства Anthophoridae. Представители этого семейства известны как активные опылители многих цветковых растений, а также паразиты гнезд пчел как своего семейства, так и неродственных пчел из различных семейств. При этом из всех пчел именно в сем. Anthophoridae больше всего паразитических родов – 77. Несмотря на большую значимость антофорид в природе, эта группа в некоторых районах нашей страны совершенно не исследована. Изучение фауны антофорид в Кузнецко-Салаирской горной области представляется перспективным по следующим причинам: 1) фауна этой группы на территории области не изучена и полученные материалы имеют значение для выяснения энтомофауны малоизученных территорий Сибири; 2) по территории области проходит Кузнецкий долготный рубеж, роль которого в Сибири уже была показана на примере распространения некоторых насекомых, в частности, булавоусых чешуекрылых и прямокрылых (Стебаев, 1980; Сергеев, 1980, 1986), а в отношении пчелиных остается неизвестной; 3) собранные материалы могут быть использованы для составления Кадастра животных Кузнецко-Салаирской горной области и стать основой для включения ряда видов в Красную Книгу Кемеровской области.

Представляемые материалы – результат первичных исследований видового состава антофорид в Кузнецко-Салаирской горной области, которые, несомненно требуют дальнейшего продолжения. Полевые работы проводили во всех орографических областях Кузнецко-Салаирской горной области: в Кузнецкой котловине, Кузнецком Алатау, Горной Шории, Салаирском кряже в последние 10 лет. Отлов насекомых проводили с мая по сентябрь в ходе маршрутов и на цветущих растениях.

Авторы приносят особую благодарность О.Л. Конусовой (Томский государственный университет) за помощь в определении видовой принадлежности пчел.

При рассмотрении видового состава антофорид использованы система и номенклатура, принятые в определителе, составленном А.З. Осычнюк, Д.В. Панфиловым, А.А. Пономаревой (1978).

В результате исследований на территории Кузнецко-Салаирской горной области были обнаружены следующие рода и виды сем. Anthophoridae:

P. Nomada F. Паразитические виды. Представители рода обнаружены во всех орографических областях Кузнецко-Салаирской горной области. Отмечено около 20 видов. Видовая принадлежность не установлена. Таксономия рода в России не разработана.

P. Ammobatooides Rad. Паразитические формы. Обнаружен *A. abdominalis* Eversm. На территории области отмечен в луговой степи и разнотравно-злаковых лугах. Большая часть находок относится к степной зоне Кузнецко-Салаирской горной области (окрестности сел Красное, Шабаново, совхоза Чкаловский Ленинск-Кузнецкого района), где это вид отмечен в солончаковых и луговых степях, на разнотравно-злаковых лугах. Один экземпляр отловлен на территории г. Кемерово на остепненном разнотравно-злаковом лугу на правом берегу р. Томь.

P. Biastes Pz. Паразитические пчелиные. Отмечен 1 вид – *B. emarginatus* Schenck в Кузнецкой котловине – в г. Кемерово и Кемеровском районе (с. Подьяково), на Салаирском кряже.

P. Epeolus Latr. Паразитические виды. Обнаружен 1 вид – *E. variegatus* L. возле нор в коренном берегу р. Касьма в окр. с. Шабаново Ленинск-Кузнецкого района, а также на глинисто-каменистом склоне на берегу пруда в окрестностях п. Барит Гурьевского района.

P. Tetralonia Spin. На территории Кузнецкой котловины отмечен 1 вид – *T. dufourii* Pйrez. Самцы этого вида роились возле нор в глинистом берегу р. Косьма в окрестностях с. Шабаново Ленинск-Кузнецкого района.

P. Eucera Latr. Определен 1 вид – *E. longicornis* L. Очень многочислен. Встречен во всех орографических областях Кузнецко-Салаирской горной области. В Кузнецком Алатау отмечен на обоих макросклонах. Кормится и гнездится в земле на разнотравно-злаковых лугах, в луговых и каменистых степях.

P. Clisodon Patton. Обнаружен *C. furcatus* Pz. в трех орографических областях Кузнецко-Салаирской горной области: в Кузнецкой котловине, Кузнецком Алатау (на западном и восточном макросклонах), Горной Шории. Большинство находок этого вида сделано в зоне черневой тайги, где этот вид встречается на разнотравно-злаковых лугах. Многочислен.

P. Anthophora Latr. Обнаружено 5 видов рода: *A. monacha* Erichson, *A. aestivalis* Pz., *A. fulvitaris* Brullй, *A. acervorum* L., *A. borealis* F. Mor.

A. monacha зафиксирован в степной зоне Кузнецкой котловины (окрестности с. Шабаново Ленинск-Кузнецкого района) в полынно-мелкодерновинных и луговых степях, а также на правом возвышенном берегу р. Томь на остепненных разнотравно-злаковых лугах на территории г. Кемерово и в окрестностях д. Журавли Кемеровского района.

A. aestivalis обнаружен в Горной Шории, в окрестностях п. Тельбес Ташатагольского района на разнотравно-злаковом лугу, а также на правом возвышенном берегу р. Томь на скальных выходах, глинисто-песчаных откосах, остепненных разнотравно-злаковых лугах на территории г. Кемерово.

A. fulvitorsis отмечен в Кузнецкой котловине на правом возвышенном берегу р. Томь на остепненных разнотравно-злаковых лугах на территории г. Кемерово и с. Силино Кемеровского района.

A. acervorum известен лишь с территории г. Кемерово, где отмечен вдоль правого берега р. Томь на выходах скальных пород и остепненных разнотравно-злаковых лугах.

A. borealis обнаружен в Кузнецкой котловине на остепненных разнотравно-злаковых лугах в окрестностях г. Киселевска, сел Шабаново и Красное Ленинск-Кузнецкого района, с. Журавлево Промышленновского района.

P. Melecta Latr. Паразитические формы. Отмечен 1 вид – *M. luctuosa* Scop. на территории г. Кемерово на разнотравно-злаковых лугах, расположенных на правом возвышенном берегу р. Томь.

P. Thyreus Pz. Паразитические виды. Обнаружен 1 вид – *T. scutellaris* F. на правом возвышенном берегу р. Томь на остепненных разнотравно-злаковых лугах на территории г. Кемерово.

P. Ceratina Latr. В Кузнецкой котловине отмечен 1 вид – *C. cyanea* Kirby на разнотравно-злаковом лугу в окрестностях с. Беково Беловского района.

P. Xylocopa Latr. За все годы исследований обнаружен 1 экземпляр *X. valga* Gerst в березовых колках возле садового общества «Азотовец» в Кемеровском районе. Очень редок в Кузнецко-Салаирской горной области. Вид необходимо рекомендовать к включению в Красную книгу Кемеровской области.

Среди указанных видов на прилегающей территории (в Новосибирской области) отмечено лишь 4 вида: *A. abdominalis*, *C. furcatus*, *A. monacha*, *A. borealis* (Шумакова, Бабенко, Золотаренко, 1982).

Таким образом, по предварительным данным семейство Anthophoridae в Кузнецко-Салаирской горной области представлено 12 родами: *Nomada*, *Ammobatoides*, *Biastes*, *Epeolus*, *Tetralonia*, *Eucera*, *Clisodon*, *Anthophora*, *Melecta*, *Thyreus*, *Ceratina*, *Xylocopa*, из которых 5 – паразитические. Определено 15 видов. Видовая принадлежность представителей р. *Nomada* не установлена. Вид *Xylocopa valga* Gerst предложен для включения в Красную книгу Кемеровской области.

**PRELIMINARY DATA ON FAUNA OF BEES
ANTHOPHORIDAE (HYMENOPTERA,
ANTHOPHORIDAE) KUZNETSKO-SALAIRSKOJ
MOUNTAIN REGION**

*N. I. Eremeeva*¹, *D.A. Sidorov*²

Kemerovo State University

¹neremeeva@mail.ru, ²Raddimus@mail.ru

According to the preliminary data the family of Anthophoridae in Kuznetsko-Salairskoj mountain area is submitted to 12 genera: *Nomada*, *Ammobatoides*, *Biastes*, *Epeolus*, *Tetralonia*, *Eucera*, *Clisodon*, *Anthophora*, *Melecta*, *Thyreus*, *Ceratina*, *Xylocopa*. 5 of them are parasites, 15 species are bees. The specific accessory of *Nomada* representatives is not established. Species of *Xylocopa valga* Gerst is offered for inclusion in the Red Book of the Kemerovo region.

МУРАВЬИ И ЗАЩИТА ЛЕСА

Материалы XII Всероссийского мирмекологического симпозиума,
Новосибирск, август 2005 г.

ANTS AND FOREST PROTECTION

Materials of the XII All-Russian Myrmecological Symposium,
Novosibirsk, August 2005

МАТЕРИАЛЫ К ФАУНЕ МУРАВЬЕВ (HYMENOPTERA, FORMICIDAE) СРЕДНЕГО ПОВОЛЖЬЯ

Т.А. Зрянина¹, В.А. Зрянин²

¹Нижегородский государственный педагогический университет
им. М. Горького

²Нижегородский государственный университет им. Н. И.
Лобачевского

¹zoology@nnsppu.ru, ²zryanin@list.ru

Среднее Поволжье занимает площадь 524.5 тыс.км² и включает несколько природных зон от тайги до черноземных степей (Мильков, 1953). Разнообразие природных условий определяет разнообразие мирмекофауны данной территории. Однако, обобщающих работ по этой теме до сих пор практически не было. Нам известна только одна подобная работа, посвященная мирмекофауне лесостепной и степной зон Среднего Поволжья (Астафьев, 1971), в которой указано 46 видов из 3 подсемейств. Остальные литературные сведения касаются фауны муравьев отдельных территорий Среднего Поволжья: Кировской (Леви и др., 1974; Бурсаков, 1978; Юферев и др., 2001), Нижегородской (Зрянин, 1994; Зрянина, 2002; Зрянин, Сидоренко, 2004; Зрянин, Зрянина, 2005), Ульяновской (Буганин, 1994а, 1994б; Буганин, Перепелкин, 1990; Буганин, Исаев, 1998), Самарской областей (Астафьев, 1970, 1974, 1987, 1988; Краснобаев и др., 1995) и Чувашии (Красильников, 1987, 1997, 1999, 2001; Чанова, Зрянин, 2003). Последние ревизии крупных родов муравьев, представленных в мирмекофауне Среднего Поволжья, требуют пересмотра данных более ранних работ. На основе собственных сборов и анализа литературных источников мы составили аннотированный список муравьев Среднего Поволжья, включающий 72 вида из 19 родов и 4 подсемейств. Ниже приводится краткий обзор этого списка с комментариями по экологии и зоогеографии (по Арнольди, 1968).

Основу мирмекофауны образуют широко распространенные транспалеарктические и западнопалеарктические виды: *Myrmica rubra* L., *M. ruginodis* Nyl., *M. schencki* Em., *M. scabrinodis* Nyl., *Tetramorium caespitum* L., *Formica fusca* L. (голаркт), *F. sanguinea* Latr., *F. pratensis* Retz., *Lasius niger* L., *L. flavus* F. Многие из них являются эврибионтами

и встречаются в различных природных и антропогенных экосистемах по всему Среднему Поволжью. Из бореальных видов в лесной зоне обычны *M. lobicornis* Nyl., *Leptothorax acervorum* F., *Camponotus herculeanus* L., *F. exsecta* Nyl., *F. rufa* L., *F. polyctena* Foerst., *F. aquilonia* Yarrow, *F. truncorum* F., *L. mixtus* Nyl.; из европейско-западносибирских – *M. rugulosa* Nyl., *F. pressilabris* Nyl., *F. cinerea* Mayr, *F. rufibarbis* F., тяготеющие к открытым биотопам; из амфипалеарктов – *L. fuliginosus* Latr.; из европейско-кавказских видов – *C. vagus* Scop. Перечисленные виды составляют 35% от мирмекофауны всего региона. Остальные виды отличаются значительно меньшей экологической пластичностью и (или) трудно выявляемы, поэтому отмечены в характерных биотопах, иногда по единичным находкам.

Транспалеаркты. К ксерофитным биотопам тяготеют *L. alienus* Foerster и *F. glauca* Ruzs. (= *F. cunicularia glauca* Ruzs.), отмеченные во всех областях Среднего Поволжья. Второй вид, недавно получивший свой новый статус, отличается большой изменчивостью и часто смешивался с *F. cunicularia* Latr. и *F. rufibarbis*. Вероятно, большинство указаний *F. cunicularia* для Среднего Поволжья относятся к *F. glauca*, однако мы решили включить в список оба вида. Локально встречается *L. umbratus* Nyl., поселяющийся в гнездах *Lasius* s.str. и *L. fuliginosus*. Единичные находки *M. sulcinodis* Nyl. сделаны в сосняках Кировской и Нижегородской областей. В этих же областях на крупных торфяниках обнаружен *F. uralensis* Ruzs.

Бореальные виды. Сравнительно часто выявляются *Lp. muscorum* Nyl. и *Formicoxenus nitidulus* Nyl. Второй вид является сожителем в гнездах *Formica* s.str. и *Coptoformica*. Только в Кировской и Нижегородской областях по единичным находкам отмечен *Harpagoxenus sublaevis* Nyl., известный как «рабовладелец» в гнездах *Lp. acervorum*. К торфяникам и влажным местообитаниям приурочен *F. candida* F. Smith (= *F. picea* Nyl.), найденный во многих областях Среднего Поволжья. Недавно на верховом болоте Керженского заповедника (Нижегородская обл.) отмечен *F. forsslundi* Lohmander. В лесах Ульяновской и Самарской областей спорадически встречается *C. saxatilis* Ruzs., тяготея к нагорным остепненным соснякам (Жигулевский заповедник). Обитание *F. lugubris* Zett. на территории Среднего Поволжья установлено в Кировской области, для Ульяновской и Нижегородской областей требуется подтверждение (см. работу по изменчивости *Formica* s.str. в настоящем сборнике).

Европейско-западносибирские виды. К стенотопам относятся *M. gallieni* Bondr. и *M. sabuleti* Meinert. Первый вид указан для Нижегородской области и Чувашии, где приурочен преимущественно к увлажненным открытым стациям; второй локально встречается почти по всему Среднему Поволжью, но тяготеет, наоборот, к сухим лесным биотопам, особенно на севере региона. В южной половине региона изредка встречаются *Lp. tuberosum* F. и *Strongylognathus testaceus* Schenck., кото-

рый связан с *T. caespitum*, являясь для него «рабовладельцем». Представляет интерес находка самки *S. testaceus* в Чувашии (Чанова, Зряннин, 2003). Только в Ульяновской области отмечен *Anergates atratulus* Schenck, также связанный с *T. caespitum*. В лесных биотопах и на болотах обычен *L. platythorax* Seifert, который ранее смешивался с *L. niger*.

Амфипалеаркты (в смысле К.В. Арнольди) представлены преимущественно дендробионтами *C. ligniperdus* Latr., *C. fallax* Nyl. и *Dolichoderus quadripunctatus* L. (перечислены в порядке убывания числа находок). Последний вид – единственный представитель п/сем. *Dolichoderinae* на территории Среднего Поволжья – в естественных условиях отмечался только на юге Ульяновской и Самарской областей, а ранее приводился для Татарстана. Из окрестностей Казани указывался типичный стратобионт *Stenammina westwoodi* Westw. (Арнольди, Длусский, 1978). Все виды этой группы тяготеют к широколиственным лесам, площадь которых не превышает 20% территории региона.

Группа средиземноморских, европейско-кавказских и южно-европейских видов в Среднем Поволжье по литературным данным включает 8 представителей. Особый интерес представляют находки *Lp. unifasciatus* Latr., *Lp. nylanderi* Foerster и *C. piceus* Leach. (= *C. atricolor* Nyl.), первый и третий виды отмечены для Ульяновской, а второй и третий – для Самарской области. Достаточно часто в ксерофитных станциях по всему региону встречается *Polyergus rufescens* Latr., по остепненным склонам южной экспозиции – *Solenopsis fugax* Latr. Трудности в выявлении этих видов связаны со спецификой их биологии. Для Татарстана и Чувашии отмечен *L. brunneus* Latr., для Жигулевского заповедника – *L. affinis* Schenck.

Группа лесостепных, степных и туранско-степных видов составляет 1/5 наиболее интересную часть мирмекофауны региона. По старым данным М.Д. Рузского (1905) из Татарстана, Самарской и Симбирской губерний известны *Lp. melnikovi* Ruzs., *Lp. nassonovi* Ruzs., *T. ferox* Ruzs. и *F. rufomaculata* Ruzs. Последний вид недавно указан также для Кировской области, но это вызывает сомнение. Более поздние и достоверные данные имеются по обитанию *M. lacustris* Ruzs. (= *M. deplanata* Ruzs.), *Messor structor* Latr. (= *M. clivorum* Ruzs.), *Lp. volgensis* Ruzs., *S. christophi* Em., *Plagiolepis tauricus* Santschi (= *P. vindobonensis* Lomn.), *F. imitans* Ruzs., *Cataglyphis aenescens* Nyl. в Ульяновской и Самарской областях. В Самарской области обнаружены *M. slovacica* Sadii, *T. forte* Forel и *L. carnolicus* Maug. Последний вид обнаружен также на степном склоне на юге Нижегородской области (первоначально был ошибочно указан как *L. jensi longiceps* Seifert). Для Нижегородской, Самарской областей и Чувашии нами зарегистрирован *L. psammophilus* Seifert, приуроченный к ксерофитным станциям на песчаных почвах. Этот вид раньше смешивался с *L. alienus*.

Синантропный компонент мирмекофауны Среднего Поволжья представляют два вида: *Monomorium pharaonis* L. и *Hyroponea punctatissima* Roger. Фараонов муравей давно стал неотъемлемым компонентом городской застройки. Второй вид из п/сем. *Ponerinae* выявляется у нас преимущественно в оранжереях и пока найден в Ульяновске (Буганин, 1994а) и Нижнем Новгороде (Зрянин, Мокроусов, 1999).

Таким образом, мирмекофауна Среднего Поволжья достаточно разнообразна, хотя и уступает фауне муравьев Нижнего Поволжья, в которой насчитывается около 80 видов. Преобладают виды с западнопалеарктическим распространением. Ряд указаний требует подтверждения.

MATERIALS TO ANTS FAUNA (*HYMENOPTERA*, *FORMICIDAE*) OF MIDDLE VOLGA

T. A. Zryanina¹, V. A. Zryanin²

¹Nizhni Novgorod Pedagogical State University

²Nizhni Novgorod State University

¹zoology@nnspsu.ru, ²zryanin@list.ru

According to the results of processing own collections and literary data for the territory of Middle Volga 72 species of ants from 19 genus and 4 subfamilies are indicated. A brief ecological and zoogeographical review of ant fauna of the region is given.

МУРАВЬИ И ЗАЩИТА ЛЕСА

Материалы XII Всероссийского мирмекологического симпозиума,
Новосибирск, август 2005 г.

ANTS AND FOREST PROTECTION

Materials of the XII All-Russian Myrmecological Symposium,
Novosibirsk, August 2005

ЛАНДШАФТНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ШМЕЛЕЙ (*HYMENOPTERA: APIDAE, BOMBINI*) ТОМСКОЙ ОБЛАСТИ

О.Л. Конусова, Е.М. Гришина, Е.Р. Вежнина
Томский государственный университет
nsect@bio.tsu.ru

Изучение фауны шмелей Томской области проводилось в 1970-е гг., в 1990-е гг. и в начале 2000-х гг. На первом этапе исследованиями были охвачены территории Александровского, Каргасокского, Парабельского, Колпашевского, Бакчарского, Чаинского, Молчановского, Кривошеинского, Шегарского, Кожевниковского, Томского, Асиновского административных районов. Во второй период систематические сборы насекомых проводились только в южных районах (Кожевниковском, Томском, Асиновском). Общий объем коллекции составил 10008 экземпляров.

Для характеристики ландшафтного распределения шмелей использована система районирования области, детально разработанная А.Г. Дюкаревым с соавторами (Дюкарев и др. 1997). Основной единицей данного районирования является специфическая целостная в природном отношении территория – природно-ресурсный район. По размерности природно-ресурсный район соответствует ландшафту в геосистемном анализе территории. Всего выделено 35 районов, объединенных в шесть ресурсных округов, последние распределяются по трем природным подзонам. В целом Томская область по природно-географическому районированию относится к бореальному умеренно-холодному поясу, таежно-лесной области, Западно-Сибирской провинции и лесо-болотной зоне. Рассматриваемая схема районирования может стать основой дальнейших исследований шмелей и пчелиных в целом как одной из важнейших групп насекомых в системе мониторинга биоразнообразия на региональном уровне.

В пределах Томского подтаежного и Кожевниковского пойменного районов, с целью выявления возможных изменений видового состава и структуры фауны шмелей в течение достаточно длительного промежутка времени, было выделено три ключевых участка. Каждый участок представляет собой группу биотопов, пригодных как для фуражировки,

так и для гнездования шмелей. Участок №1 расположен на водоразделе Томь-Яя и объединяет биотопы, связанные с зональными коренными растительными сообществами – пихтовыми крупнотравными лесами. Участок №2 входит в зеленую зону г. Томска, где преобладает надпойменно-террасовый тип местности, развиты злаково-разнотравно-бобовые, злаково-разнотравные слабоостепенные луга, березняки кустарниково-мелкотравные и крупнотравные, заросли караганы. Участок №3 расположен в пойме р. Оби (9 км севернее с. Кожевниково), включает злаково-разнотравные луга, ивовые и березово-осиново-тополевые леса, растительные ассоциации прирусловой поймы.

Относительное обилие шмелей оценивалось по пятибалльной логарифмической шкале (Песенко, 1982): виды с четвертым и пятым классами обилия – доминирующие, с третьим классом обычные, со вторым и первым – редкие и очень редкие (Болотов, Подболоцкая, 2003).

На территории Томской области выявлено 30 видов шмелей десяти подродов: *Bombus (s.str.) lucorum* Linnaeus, 1761, *B.(s.str.) patagiatus* Nylander, 1848, *B.(s.str.) sporadicus* Nylander, 1848, *B.(Confusibombus) confusus* Schenck, 1859, *B. (Cullumanobombus) semenoviellus* Skorikov, 1910, *B.(Kallobombus) soroensis* (Fabricius 1869), *B. (Megabombus) consobrinus* Dahlbom, 1832, *B.(Mg.) hortorum* Linnaeus, 1761, *B.(Melanobombus) lapidarius* (Linnaeus, 1758), *B. (Ml.) sichelii* Radoszkowski, 1859, *B. (Pyrobombus) hypnorum* Linnaeus, 1758, *B. (Pr.) modestus* Eversmann, 1852, *B.(Pr) pratorum* (Linnaeus, 1761), *B.(Pr.) jonellus* (Kirby, 1802), *B.(Subterraneobombus) subterraneus* (Linnaeus, 1758), *B.(St.) distinguendus* Morawitz, 1869, *B.(Thoracobombus) ruderarius* (Muller, 1776), *B.(Th) muscorum* (Linnaeus, 1758), *B.(Th) pseudobaicalensis* Vogt, 1911, *B.(Th.) veteranus* (Fabricius, 1793), *B. (Th.) humilis* Illiger, 1806, *B. (Th.) schrencki* Morawitz, 1881, *B.(Th.) pascuorum* (Scopoli, 1763), *B.(Psithyrus) bohemicus* Seidl, 1837, *B. (Ps.) campestris* Panzer, 1801, *B.(Ps.) sylvestris* Lepeletier, 1832, *B.(Ps.) barbutellus* Kirby, 1802, *B.(Ps.) rupestris* Fabricius, 1793, *B.(Ps.) norvegicus* (Sparre-Schneider, 1918), *B.(Ps.) quadricolor* (Lepeletier, 1832). Видовая структура фауны шмелей наиболее полно изучена в одиннадцати природно-ресурсных районах, в том числе в двух на территории средне-таежной подзоны, трех – в подзоне южной тайги, трех – в подтайге. Три района относятся к внезональной пойменной области (Таблица 1).

В ландшафтах средне-таежной подзоны зарегистрировано 19 видов, южно-таежной – 17, на территории лиственно- лесной подзоны (подтайги) – 27. Основу фауны почти во всех внепойменных районах составляют эвритопные политрофные виды *Bombus lucorum* и *B. pascuorum*, исключение составляет расположенный на крайнем юге территории Кожевниковский подтаежный район, где массовым, наряду с *B. pascuorum*, является *B. subterraneus*. В средне-таежных районах массовыми или обычными являются лесные *B. sporadicus*, *B. schrencki* и «указатель северных лесов», по А.С. Скорикову (1922) – *B. jonellus*.

Последний, как и шмель Шренка, входит в состав доминантов в двух южно-таежных районах. В подтайге *B. jonellus* и *B. sporadicus* перемещаются в группу редких видов, *B. shrencki* обычен в Обь-Томском и Томском подтаежных районах.

Обращают на себя внимание данные по распространению *B. lapidarius* и *B. pratorum*. Первый отмечен только в Привасюганском средне-таежном районе, где в 1970-е гг. был обычен; восточнее этот европейско-сибирский вид на территории Западной Сибири не известен. Обитатель темнохвойных и темнохвойно-лиственных лесов *B. pratorum* встречается в северной и южной тайге, где распространен очень неравномерно. Неясны и требуют дальнейшего изучения причины отсутствия этого вида в подзоне подтайги, где подходящие для него биотопы имеются.

Представляет интерес изучение фауны шмелей лиственно-лесной подзоны как своеобразной полосы коренных мелколиственных лесов, отличающейся высокой неоднородностью растительного покрова и динамичностью границ (Дюкарев и др. 1997). Многолетние исследования на ключевых участках № 1 и 2 позволили выявить тенденцию изменения за последние 30 лет обилия таких видов, как *B. shrencki*, *B. hypnorum* (увеличение) и *B. patagiatus*, *B. muscorum* (снижение).

Пойма р.Оби характеризуется огромными размерами, исключительными по продолжительности и величине весенне-летними паводками, сложным по структуре и динамическим свойствам растительным покровом. В пределах исследуемой территории лежит отрезок Оби общей протяженностью 1080 км. Выявлено 26 видов шмелей, количество их увеличивается по мере продвижения с севера на юг. Смене ландшафтов, происходящей под влиянием климата и гидрологического режима, соответствуют перестройки в составе массовых, обычных и редких видов. При этом *B. lucorum* остается в составе доминантов на протяжении всего изучаемого отрезка поймы. Другой широко распространенный вид – *B. pascuorum* – в Александровском (северном) районе редок. Высоким обилием здесь отличается *B. jonellus*, в районе с. Александровское составивший почти половину сборов. Южнее, в окрестностях пос. Каргасок и Нарым, как массовые отмечены также *B. sporadicus*, *B. distinguendus*, *B. muscorum*. В Колпашевском пойменном районе, при сохранении в составе доминантов *B. lucorum* и *B. distinguendus*, наиболее обильны *B. shrencki* (Инкинский подрайон), *B. patagiatus*, *B. sichelii*, *B. pascuorum* (Молчановский подрайон). В Кожевниковском (южном) подрайоне во всех исследованных пунктах преобладает обитатель обширных луговых пространств *B. sichelii*. Многолетние исследования на ключевом участке № 3 показали, что обилие этого вида остается в условиях данного пойменного ландшафта стабильным во времени, а состав других доминантов изменчив. Значительное количество видов шмелей в Кожевниковском пойменном районе обусловлено присутствием здесь как типичных обитателей лесной зоны, так и лесостепи. Особого внимания заслуживает *B. confusus*–европейско-сибирский лесо-

степной «краснокнижный» вид. Обычный на территории Кожевниковского района, он проникает по пойме Оби далеко на север и зарегистрирован как редкий в Колпашевском и Александровском пойменных районах. Данные о распространении на территории области редких видов (*B. semenoviellus*, *B. modestus*, *B. pseudobaicalensis* и других) частично взяты за основу для написания очерков региональной Красной книги и будут использованы в дальнейшем при обновлении списков нуждающихся в охране насекомых.

Таблица 1. Характеристика фауны шмелей природных районов Томской области (Д- доминанты, о- обычные, р- редкие виды)

Природные районы и подрайоны	Растительность	Кол-во видов	Видовая структура	Виды доминанты
<p>Область: Таежно-лесная Подзона: Кедрово-болотная (средне-таежная) Округ: Александровский продуктивных темнохвойных лесов, низкобонитетных почв и очагового заболачивания</p>				
1. Привасюганский	Олиготрофные болота, елово-кедровые зеленомошные, сосново-кустарниково-сфагновые заболоченные леса	14	2д4о8р	<i>B. lucorum</i> , <i>B. pascuorum</i>
<p>Округ: Кеть-Тымский продуктивных светлохвойных и темнохвойных лесов, высокой очаговой заболоченности и низкобонитетных почв</p>				
2. Кеть-Чулымский	Кедровые, березово-кедровые, сосновые леса; олиготрофные и мезотрофные болота	17	6д4о7р	<i>B. lucorum</i> , <i>B. sporadicus</i> , <i>B. sichelii</i> , <i>B. jonellus</i> , <i>B. pascuorum</i> , <i>Ps. bogemicus</i>
<p>Подзона: Урманно-болотная (южно-таежная) Округ: Васюганских продуктивных темнохвойных лесов, высокой заболоченности и активности болотообразования</p>				
3. Васюганский левобережный	Открытые олиготрофные болота, сосновый рям, кедровые с пихтой и елью, кедрово-осиновые леса	16	5д1о10р	<i>B. lucorum</i> , <i>B. sporadicus</i> , <i>B. jonellus</i> , <i>B. schrencki</i> , <i>B. pascuorum</i>
4. Васюганский (Пудинский подрайон)	Темнохвойные, темнохвойно-осиновые хвойно-зеленомошные леса, олиготрофные болота	10	4д1о5р	<i>B. pratorum</i> , <i>B. jonellus</i> , <i>B. schrencki</i> , <i>B. pascuorum</i>
5. Бакчарский (Бакчарский и Коломенский подрайоны)	Пихтово-елово-кедровые, пихтово-елово-осиновые, сосновые сфагновые, темнохвойно-березовые леса, олиготрофные болота	13	3д3о7р	<i>B. lucorum</i> , <i>B. sichelii</i> , <i>B. pascuorum</i>

продолжение таблицы 1

Подзона: Подтайги (лиственно-лесная) Округ: Томский вторичных мелкотравных и высокопродуктивных хвойных лесов, высоко- и среднебонитетных почв, мелкоочагового болотообразования				
6. Кожевниковский	Березовое редколесье и березово-осиновые колки	14	2д6о6р	<i>B. subterraneus</i> , <i>B. pascuorum</i>
7. Обь-Томский	Сосновые, сосново-березово-осиновые, березово-осиновые травяные, мелкотравные леса.	19	2д5о12р	<i>B. lucorum</i> , <i>B. pascuorum</i>
8. Томский (Томский подрайон)	Разреженные березово-осиновые травяные леса с островами темнохвойной тайги на водоразделах	26	5д9о12р	<i>B. lucorum</i> , <i>B. hortorum</i> , <i>B. veteranus</i> , <i>B. schrencki</i> , <i>B. pascuorum</i>
(Асиновский подрайон)	Березово-осиновые, сосново-березовые травяные леса	14	4д2о8р	<i>B. lucorum</i> , <i>B. distinguendus</i> , <i>B. veteranus</i> , <i>B. pascuorum</i>
Область: Пойменная внезональная луговых сообществ Округ: Пойменный продуктивных луговых сообществ и слабой затархованности				
9. Александровский пойменный	Осоковые, вейниково-осоковые, канареечниковые сырые луга с ивовыми зарослями и фрагментами ивово-тополевых лесов	20	5д2о13р	<i>B. lucorum</i> , <i>B. sporadicus</i> , <i>B. jonellus</i> , <i>B. distinguendus</i> , <i>B. muscorum</i>
10. Колпашевский пойменный (Чаинский подрайон)	Серии крупнозлаковых и мелкозлаковых лугов, ивовых, местами березово-сосновых пойменных лесов	23	3д4о16р	<i>B. lucorum</i> , <i>B. distinguendus</i> , <i>B. schrencki</i>

Работа выполнена при частичной поддержке гранта программы «Университеты России».

LANDSCAPING DISTRIBUTION OF BUMBLEBEES (HYMENOPTERA: APIDAE, BOMBINI) OF TOMSK REGION

O.L.Konusova, E.M. Grishina, E.R. Vezhnina
Tomsk State University
nsect@bio.tsu.ru

Fauna and landscaping distribution of the bumblebees in the three subzones of forest zone and in the river Ob floodplain in territory of Tomsk region were investigated. The results of long-term observations of the bumblebee populations in permanent points are represented.

МУРАВЬИ И ЗАЩИТА ЛЕСА

Материалы XII Всероссийского мирмекологического симпозиума,
Новосибирск, август 2005 г.

ANTS AND FOREST PROTECTION

Materials of the XII All-Russian Myrmecological Symposium,
Novosibirsk, August 2005

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКАЯ ИСТОРИЯ МУРАВЬЕВ.

Г.М. Длусский¹, А.П. Расницын²

¹Московский государственный университет

²Палеонтологический ин-т РАН

¹dlusksye@mail.ru, ²rasna@online.ru

В палеонтологической истории муравьев можно выделить четыре этапа:

1. *Древнейшая фауна (конец нижнего мела – верхний мел, 100-70 млн. лет).*

Муравьи известны в палеонтологической летописи с конца нижнего мела (Хетана, средний альб, около 100 млн. лет назад). Но они явно появились несколько раньше, поскольку к концу нижнего мела уже наблюдается некоторая адаптивная радиация (Длусский, 1999а). Эти насекомые, отнесенные нами к подсемейству *Armaniinae*, обладали основными признаками семейства (типичное жилкование крыльев, наличие петиолюса и метаплевральных желез), но их самки имели нитевидные усики и сфекоидные двузубые мандибулы.

В начале верхнего мела появляется второе подсемейство – *Sphesomyrminae*. Самки этих муравьев, как и *Armaniinae*, имели сфекоидное строение усиков и мандибул, но у них был хорошо обособленный петиолюс (Wilson, Carpenter, Brown, 1967; Длусский, 1983, 1988, 1996; Grimaldi, Agosti, Carpenter, 1997). Крайне интересны муравьи бирманского янтаря (поздний альб: самый конец раннего мела, 95 млн. лет). В нем найдены специализированный *Haidomyrmex cerberus* (*Sphesomyrminae*) и самка муравья *Burtonomyrma rossi* с одночлениковым стебельком и хорошо развитым жалом, возможно относящаяся к подсемейству *Aneuretinae* (Длусский, 1996). Все найденные до сих пор самки сфекомирмин бескрылы и интерпретируются многими авторами как рабочие особи. У нас имеются серьезные сомнения, что *Armaniinae* и *Sphesomyrminae* были высоко социальными насекомыми, однако не исключено, что у *Sphesomyrminae* могла быть развита забота о потомстве и примитивная социальность (Длусский, 1983, Длусский, Федосеева, 1988). К концу мела оба эти семейства вымерли.

В туроне (90 млн. лет назад) наряду с представителями выше упомянутых подсемейств на разных континентах появляются виды других

подсемейств. Среди туронских находок наибольший интерес представляют янтари Нью-Джерси (США) и осадочные отложения Орапы (ЮАР) (Grimaldi, Agosti, Carpenter, 1997; Grimaldi, Agosti, 2000; Dlussky, Brothers, Rasnitsyn, 2004). В Нью-Джерси были найдены несколько видов Sphecomyrminae, а вместе с ними *Kyromyrma neffi* – типичный представитель ныне живущего подсемейства Formicinae, и *Brownimecia clavata*, которую теперь относят к особому подсемейству Brownimeciinae. В Орапе одновременно найдены три вида рода *Orapia* (Armaniinae), два вида *Afropone* (Ponerinae) и *Afropone petrosa* – древнейший представитель подсемейства Myrmicinae. У *Afropone* наблюдается комбинация плезиоморфных признаков, сближающих их с Armaniinae (некоторые особенности жилкования, строение кранио-мандибулярной системы) и явно ароморфных признаков: хорошо обособленный петиолюс, глубокая перетяжка между первым и вторым брюшными сегментами (признаки Ponerinae), треугольная ячейка m (характерна для некоторых Myrmicinae и Dolichoderinae), огромные глаза самки (признак рода). В отложениях того же возраста из Казахстана (Кзыл-Жар) одновременно найдены несколько видов Armaniinae и плохо сохранившиеся отпечатки двух видов, скорее всего относящихся к Ponerinae (Длусский, 1983).

В наиболее поздних отложениях верхнего мела (канадский янтарь, кампан, 75 млн. лет; Байкура, Россия, маастрихт, 70 млн. лет) найдены представители Sphecomyrminae, Ponerinae и примитивных Dolichoderinae (Wilson, 1985; Длусский, 1987, 1999б)

Таким образом, к концу мела сформировались все основные подсемейства муравьев. Характерно, что муравьи в течение мелового периода были весьма редкими насекомыми. Как правило, их доля от всех найденных насекомых составляет в среднем 0.6%, а описанные виды представлены единичными экземплярами.

2. Древняя фауна (палеоцен – ранний эоцен, 60-50 млн. лет).

Этот период пока представлен в палеонтологической летописи довольно плохо. Доля муравьев среди насекомых несколько возрастает. В сахалинском янтаре (палеоцен, 60 млн. лет) они составляют 1.2% от найденных насекомых. Обнаружены представители ныне живущих подсемейств Aneuretinae, Dolichoderinae, Formicinae и Ponerinae, но вымерших родов (Длусский, 1988). Строение этих муравьев в ряде случаев свидетельствует о начавшейся адаптивной радиации. Некоторые из них (*Protopone*, *Aneuretillus*) явно были обитателями почвы или подстилки, а виды рода *Zherichinius* – обитателями древесных крон (Длусский, Федосеева, 1988). В формации Тадуши (Дальний Восток России, палеоцен) найдены два крыла муравьев, относящихся к подсемейству Formicinae (Длусский, Федосеева, 1988), а в формации Фур (Дания, граница палеоцена и эоцена) – *Pachycondyla rebecca* (Ponerinae), древнейший представитель ныне существующего рода (Rust, Andersen, 1999). В нижнем и среднем эоцене существовало также вымершее подсемей-

ство Formiciinae, к которому относятся самые крупные муравьи за всю историю Земли: длина тела самки *Formicium giganteum* достигала 7 см (Lutz, 1990). Как и в предыдущем периоде, почти все найденные виды представлены единичными экземплярами, что свидетельствует не только о редкости муравьев, но и о малочисленности их семей. Единственным исключением является находка в формации Фур, где было найдено более 100 отпечатков *Pachycondyla rebeccaе*. Однако, поскольку вместе с ними не найдены отпечатки других муравьев, можно предполагать, что это был рой, попавший в воду во время брачного лёта. Скудность материала не позволяет оценить соотношение подсемейств, но в сахалинском янтаре явно доминировали Dolichoderinae (4 из 7 описанных видов и 5 из 8 найденных экземпляров).

3. *Формирование современной фауны (средний эоцен – средний олигоцен, 45-30 млн. лет).*

Этот период хорошо представлен как отпечатками в осадочных отложениях (Грин-Ривер, США, средний эоцен, 45 млн. ; Мессель, Германия, средний эоцен, 45 млн. ; Бембридж, Великобритания, и Флориссант, США, конец эоцена или начало олигоцена, 30-35 млн.), так и инклюзами в ископаемых смолах (арканзасский янтарь, средний эоцен, 45 млн.; балтийский, ровенский, саксонский и скандинавский янтари, поздний эоцен, 40 млн. лет, сицилийский янтарь, ранний олигоцен, 30 млн. лет). Однако сравнение данных из разных отложений не всегда легко, поскольку по отпечаткам часто невозможно точно определить родовую принадлежность муравьев и они описываются в формальных родах.

В целом со среднего эоцена ситуация кардинально меняется. Появляются виды, относящиеся к современным родам (*Dolichoderus* в Грин-Ривер и *Iridomyrmex* s.l. [возможно, *Linepithema*] в арканзасском янтаре). Муравьи становятся заметной группой – в эоцене они составляют в среднем около 5%, а в олигоцене – около 12% от всех найденных насекомых. При этом основную массу особей всегда составляют несколько видов: в Грин-Ривер – *Eoformica pinguis* (40%) и *Dolichoderus kohlsi* (25%); в Месселе – три вида *Formicium* (75%); в янтарях Европы – *Ctenobethylus goepperti* (26-46%) и *Lasius schiefferdeckeri* (16-28%); в Флориссанте – *Protacteca elongata* (27%), *Liometopum miocenicum* (27%) и *Lasius peritulus* (25%); в Бембридже – *Oecophylla atavina* (65%) и *Leucotaphus gumetensis* (20% от всех определенных муравьев). Это означает, что появились виды с очень высокой численностью семей, т.е. с высоким уровнем развития социальности. Часто эти муравьи принадлежат к ныне вымершим родам, но в целом уже к позднему эоцену доля видов ныне живущих родов становится существенной.

Показательны в этом отношении позднеэоценовые янтари Европы (балтийский, ровенский, саксонский, скандинавский). Судя по тому, что основную массу инклюзов в них составляют одни и те же виды, их возраст сходен. Некоторые различия в соотношении видов скорее всего

определяются либо различиями в экологических условиях в местах захоронения, либо незначительными различиями во времени. Во всех этих янтарях доминирует *Ctenobethylus goepperti* (26-46% всех особей), относящийся к вымершему роду, сходному с современным *Liometopum*. Если исключить этот вид, то оказывается, что среди остальных муравьев виды ныне живущих родов составляют 57-88% особей и 60-77% видов, тогда как виды вымерших родов – лишь 11-36% особей и 23-40% видов. Интересно также отметить, что в фауне этих янтарей наблюдается парадоксальное сочетание типично голарктических родов (*Formica*, *Lasius*, *Myrmica*) и родов, ныне встречающихся исключительно (*Gesomyrmex*, *Gnamptogenys*, *Oecophylla*, *Pseudolasius*) или почти исключительно (*Paratrechina*, *Tetraponera*, *Amblyopone*, *Cerapachys*) в тропиках. Представители первой группы в янтарях составляют (без учета *Ctenobethylus*) 32-49% особей и 10-14% видов, а второй – 4-14% особей, но 17-27% описанных видов. В отложениях Бембриджа 65% особей составляют представители тропического рода *Oecophylla*, а 20% – формального рода *Leucotaphus*, который, скорее всего, соответствует голарктическому *Lasius*.

Еще одна характерная особенность фаун этого периода – большая редкость представителей подсемейства *Murmicinae* и, напротив, высокая доля *Dolichoderinae*. В современных экосистемах Палеарктики доля *Murmicinae* составляет 17-85% особей, и они делят первое место с представителями *Formicinae*. В то же время доля *Dolichoderinae* редко превышает 1%. К сожалению, имеющиеся данные по среднему эоцену ненадежны (в Грин Ривер доминирующие виды не удается определить до подсемейства, а в европейском среднем эоцене муравьи надежно не определены), но среди определенных до подсемейства муравьев в Грин Ривер доля *Dolichoderinae* составляет 60%, *Murmicinae* – 11%. В позднем эоцене картина более определенная: в янтарях Европы доли подсемейств составляют: *Aneuretinae*, *Cerapachyinae* и *Murmeiinae* – <1%, *Pseudomyrmicinae* <4%, *Ponerinae* – <3%, *Dolichoderinae* – 37-56%, *Formicinae* – 34-44%, *Murmicinae* – 4-13%. При этом, однако, видовое разнообразие *Murmicinae* довольно велико – 26-29% описанных видов (для сравнения *Dolichoderinae* – 23-35%, *Formicinae* – 26-30%)

Та же тенденция сохраняется и в олигоцене. В Флориссанте доли *Dolichoderinae* (62.6%), *Formicinae* (32.5%) и *Murmicinae* (4.8%) примерно совпадают с европейскими эоценовыми янтарями, *Pseudomyrmecinae* и *Ponerinae* известны только по двум экземплярам каждый, а *Aneuretinae* – по одному экземпляру. В Бембридже доминируют *Formicinae* (86.3%), доля *Dolichoderinae* падает по сравнению с позднеэоценовыми янтарями (10.8%), доля *Ponerinae* остается такой же (2.5%), а *Murmicinae* представлены лишь 13 из 685 отпечатков (0.4%).

4. Современная фауна (миоцен – современность, менее 25 млн. лет).

Муравьи по-прежнему многочисленны (3.6-36%, среднее без доминиканского янтара – 6.9%). Соотношение подсемейств приближается к современному. На территории Европы исчезают или становятся очень редкими тропические элементы. Доминиканский янтарь – типичная неотропическая фауна.

Позднеолигоценовые и миоценовые насекомые Европы, в том числе муравьи, многочисленны в коллекциях, но, к сожалению, очень плохо изучены. Можно лишь отметить значительный, по сравнению с эоценом, рост участия Formicinae и особенно Myrmicinae и падение роли Dolichoderinae. Лучше известна фауна Вишневой балки (средний миоцен (чокрак) Ставрополя), соответствующая современной теплоумеренной фауне Европы (Длусский, 1981): Formicinae составляют 55.3% муравьев, Myrmicinae – 40%, Dolichoderinae – 4%, Ponerinae – 3.7%. Определить состав фауны на родовом уровне трудно из-за недостаточной сохранности материала. Богатая среднемиоценовая фауна муравьев известна также в Шаньване (Шаньдун, Китай; Zhang, 1989; Zhang et al., 1994). К сожалению, не весь материал здесь описан, а полный состав фауны не указан, но существенно, что 13 из 21 указанного рода современные и включают 49 из 60 (82%) описанных видов. Состав позднемиоценовых и плиоценовых фаун муравьев практически не изучен.

Работа частично поддержана грантом ИНТАС № 03-4367, для ГМД также РФФИ 05-04-49419а.

PALEONTOLOGICAL HISTORY OF ANTS

G.M. Dlussky¹, A.P. Rasnitsyn²

¹*Moscow Lomonosov State University*

²*Paleontological Institute of RAS*

¹*dluskye@mail.ru*, ²*rasna@online.ru*

Four stages could be identified in the paleontological history of ants: the ancient (latest Early and Late Cretaceous), the old (Palaeocene and Early Eocene), stage of formation of the modern fauna (Middle Eocene through Middle Oligocene), and the modern stage (now Miocene). During the ancient stage the ants were rare and the extinct subfamilies were dominating, although main extant subfamilies were appearing during the Late Cretaceous as well. The old stage is the least known; the ants were still rare but represented mainly by the extant subfamilies and occasionally by the living genera. At the third stage ants became numerous, species belonging to the living genera were common, and those with highly populated colonies are recorded for all the best known ant faunas. The modern stage shows essentially modern structure of ant assemblages, although the majority of the species were still extinct.

МУРАВЬИ И ЗАЩИТА ЛЕСА

Материалы XII Всероссийского мирмекологического симпозиума,
Новосибирск, август 2005 г.

ANTS AND FOREST PROTECTION

Materials of the XII All-Russian Myrmecological Symposium,
Novosibirsk, August 2005

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ МУРАВЬЕВ РОДА *FORMICA* (HYMENOPTERA, FORMICIDAE) СЕВЕРО-ВОСТОЧНОГО АЛТАЯ

С.В. Чеснокова, Л.В. Омельченко

Институт систематики и экологии животных СО РАН,
Новосибирск

Новосибирский государственный университет

zm@eco.nsc.ru

Подрод *Formica* s. str

Formica rufa Linnaeus, 1761. Преимущественно очень редкий вид, который встречается от предгорий до среднегорий. Больше всего гнезд отмечено в низкогорных сосняках (0.2)¹, вдвое меньше – в предгорных лугах с перелесками, где гнезда расположены обычно по окраине лесных участков (0.1). Наименее плотно этот вид населяет прителецкие сосново-березовые леса (0.001). В прочих лесных местообитаниях низкогорий и отчасти среднегорий встречается очень редко (0.01 – 0.08). Не обнаружен в мелколиственных предгорных и низкогорных по гарям, низкогорных парковых сосново-березовых и среднегорных таежных лесах и за пределами лесных местообитаний.

В целом, *F. rufa* предпочитает низкогорные сосновые леса и их производные с примесью березы и пихты. По участкам мелколиственных лесов с примесью хвойных пород этот вид проникает в предгорный лесостепной пояс и нижнюю часть среднегорного таежного.

Formica polyctena Förster, 1850. Наряду с *F. rufa* широко распространен в лесах низкогорий и заходит в нижнюю часть таежных среднегорий. Плотность гнезд в целом сравнительно невысока, наибольшая – в черневой тайге (0.2), где гнезда *F. polyctena* строго приурочены к разреженным лесным участкам и обочинам дорог. Вдвое реже они попадают в сосново-березовых лесах (0.1). Очень редко гнезда этого вида встречаются в светлохвойно-мелколиственных лесах по берегам Телецкого озера (0.01 и 0.08) и в пихтово-сосново-березовых лесах долины реки Бии (0.01), чрезвычайно редко – в сосновых (0.0005). В среднегорьях

¹ В повидовых очерках использованы данные тех же учетов, что и в сообщении о распределении муравьев подсемейства Мутисинае; в скобках приведены показатели обилия гнезд в пересчете на 25 м².

этот вид отмечен лишь в долинных березово-еловых лесах (0.02).

Таким образом, *F. polycтена* предпочитает хвойно-лиственные леса низкогорной части лесного пояса. В нижнюю часть среднегорья проникает по таким же долинным лесам.

Formica lugubris Zetterstedt, 1838. Всюду на исследуемой территории редок. Почти повсеместно встречается в среднегорных лесах, за исключением кедровой тайги. Кроме того, единичные гнезда зарегистрированы в низкогорных пихтово-сосново-березовых (0.002). В среднегорье гнезд этого вида больше в березово-осиновых лесах по склонам (0.2), очень редок *F. lugubris* в березово-еловых и елово-кедрово-пихтовых лесах (0.01 и 0.08), весьма редок – в пихтово-кедровой тайге и на вырубках (0.005 и 0.009).

Formica aquilonia Yarrow, 1955. Редкий вид, чьи гнезда обнаружены только в низкогорных пихтово-сосново-березовых лесах (0.7).

Formica truncorum Fabricius, 1804. Гнезда этого вида отмечены только в низкогорьях: в сосновых и пихтово-сосново-березовых лесах (0.1 и 0.003), а также на окраине поселков (0.09).

Formica pratensis Retzius, 1783. Очень редкий вид, зарегистрированный только в предгорных лугах чередующихся с перелесками (0.09).

Подрод ***Serviformica*** Forel, 1913

Formica fusca Linnaeus, 1758. Преимущественно редкий вид, гнезда которого встречаются на протяжении всего лесного пояса: от предгорий до среднегорных редколесий, граничащих с высокогорными каменистыми тундрами. Предпочитает низкогорные мелколиственные и листовнично-березовые леса по берегам Телецкого озера, где этот вид обычен (по 1). В прочих местообитаниях *F. fusca* встречается изредка (0.1 – 0.9) и чрезвычайно редок в предгорных лугах чередующихся с перелесками (0,009). Не обнаружены гнезда этого вида на закустаренных болотах, в лугах с ивняками и поселках предгорий, а также на низкогорных лугах-залежах и низинных болотах, в пойменных ивняках, сосново-пихтово-березовых, черневых и мелколиственных по гарям лесах, таежном среднегорье и высокогорных каменистых тундрах.

Таким образом, наиболее высока плотность гнезд *F. fusca* в различных вариантах низкогорных лесов с участием березы. В целом, обилие гнезд с увеличением абсолютных высот местности снижается.

Formica lemmani Bondroit, 1917. Также как и *F. fusca* приурочен к лесному поясу, но в отличие от последнего шире встречается в среднегорной тайге и не отмечен в лесах предгорий. Предпочитает низкогорные облесенные болота и среднегорные мелколиственные леса (по 1). Из прочих местообитаний изредка встречается в низкогорных мелколиственных по гарям и прителецких сосново-березовых лесах (по 0.6), на среднегорных вырубках, в пихтово-кедровых и березово-еловых лесах (0.6, 0.3 и 0.2). Очень редок в елово-пихтово-кедровой тайге (0.04).

Formica candida Smith, 1878 (= *F. picea* Nylander, 1846). Гнезда этого вида встречаются от предгорий до высокогорий. Предпочитает *F. candida* предгорные закустаренные болота (1), вдвое меньше гнезд найдено на низкогорных низинных болотах (0.4), еще вдвое – в среднегорных редколесьях с ерниками по скалам (0.2). Единичные гнезда этого муравья зарегистрированы в среднегорных березово-еловых лесах и высокогорных каменистых тундрах (по 0.1).

В целом, *F. candida* предпочитает заболоченные местообитания, с увеличением абсолютных высот местности плотность его гнезд снижается.

Formica gagatoides Ruzsky, 1904. Встречается только в гольцово-подгольцовых ландшафтах. Обычен в среднегорных редколесьях с ерниками по скалам (3) и высокогорных каменистых тундрах (2). В три раза меньше гнезд в редколесьях с лугами и ерниками (0.7), единичные встречи зарегистрированы у верхней границы кедровой тайги (0.1).

Таким образом, *F. gagatoides* предпочитает подгольцовые редколесья и гольцы высокогорий.

Formica kozlovi Ruzsky, 1965. Изредка встречается в высокогорных каменистых тундрах (0.4).

Formica cinerea Mayr, 1853. Редкий вид, гнезда которого обнаружены исключительно в низкогорных пойменных ивняках (0.2).

Formica cunicularia Latreille, 1798. Редкий вид, гнезда которого обнаружены только в предгорно-низкогорной части провинции. Чаще всего встречается в предгорных лугах с перелесками (0.8). Единичные гнезда обнаружены на окраинах предгорных поселков (0.1). Из прочих местообитаний очень редок в предгорных лугах с ивняками (0.04) и низкогорных лугах-залежах (0.07).

В целом, *F. cunicularia* предпочитает луговые местообитания.

Formica uralensis Ruzsky, 1895. Очень редкий вид. Несколько гнезд обнаружено на предгорных закустаренных болотах (0.06).

Formica subpilosa Ruzsky, 1902. Весьма редкий вид, отмеченный только в предгорных лугах-перелесках (0.009).

Подрод ***Raptiformica*** Forel, 1913

Formica sanguinea Latreille, 1798. Очень редок в низкогорных сосновых (0.01) и среднегорных мелколиственных (0.04) лесах, а также на вырубках по среднегорной пихтово-кедровой тайге (0.08).

Подрод ***Coptoformica*** Myller, 1923

Formica exsecta Nylander, 1846. Изредка встречается в низкогорных мелколиственных лесах по горям (0.1).

Formica forsslundi Lohmander, 1949. Редкий вид, обнаруженный исключительно на предгорных и низкогорных болотах (0.3 и 0.2).

Formica pisarsckii Dlussky, 1964. Редок в низкогорных сосново-березовых лесах по берегам Телецкого озера (0.2) и очень редко встреча-

ется в прителецких лиственнично-березовых (0.09), а также среднегорных березово-еловых лесах речных долин (0.02).

Formica rufomaculata Ruzsky, 1895. Весьма редкий вид. Единичные гнезда обнаружены в низкогорных пихтово-сосново-березовых лесах (0.002).

Таким образом, на территории Северо-Восточного Алтая установлено пребывание двадцати видов рода *Formica*. Большинство из них, как и муравьи подсемейства *Myrmicinae* населяют низкогорную или предгорно-низкогорную части провинции. В отличие отпоследних, их видовой состав в среднегорных ландшафтах разнообразнее.

Доля гнезд муравьев рода *Formica* в суммарной плотности населения, как правило, незначительна, и наибольшая доля в ней принадлежит гнездам муравьев *Myrmicinae*. В низкогорье чуть заметнее доля *F. fusca* (4%) и *F. polycytena* (2%), в среднегорье – *F. lemani* (5%). Среди всех представителей исследуемого рода наиболее заметно участие *F. gagatooides*, гнезда которого отмечены только в подгольцовые и гольцах (31 и 50%). Кроме того, сравнительно высока доля в населении гольцов гнезд *F. kozlovi* (11%).

Таблица 1. Обилие муравьев рода *Formica* Северо-Восточного Алтая (гнезд / 25м²), 2002 г*.

Местообитание, уровень высот	<i>F. rufa</i>	<i>F. polycytena</i>	<i>F. lugubris</i>	<i>F. truncorum</i>	<i>F. fusca</i>	<i>F. lemani</i>	<i>F. candida</i>	<i>F. cunicularia</i>	<i>F. sunquinea</i>	<i>F. forsslundi</i>	<i>F. pisarskii</i>
Предгорья											
Луга с ивняками	0	0	0	0	0	0	0	0.04	0	0	0
Луга с перелесками	0.1	0	0	0	+	0	0	0.8	0	0	0
Закустаренные болота	0	0	0	0	0	0	1.1	0	0	0.3	0
Березово-осиновые леса	0	0	0	0	0.9	0	0	0	0	0	0
Поселки	0	0	0	0	0	0	0	0.1	0	0	0
Низкогорья											
Березово-сосновые леса	0.01	0	0	0	0.7	0	0	0	0	0	0
Сосново-березовые леса	0.08	0.1	0	0	0.8	0	0	0	0	0	0
Парковые сосново-березовые леса	0	0	0	0	0.2	0	0	0	0	0	0
Березово-осиновые леса	0.04	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0

продолжение таблицы 1

Сосняки	0.2	+	0	0.1	0.5	0	0	0	0.01	0	0
Пойменные ивняки	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Луга-залежи	0	0	0	0	0	0	0	0.07	0	0	0
Сосново-пихтово-березовые леса	0.07	0.01	+	+	0	0	0	0	0	0	0
Низинные болота	0	0	0	0	0	1	0.4	0	0	0.2	0
Осиново-пихтовая чернь	0.06	0.2	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Березово-осиновые леса по гарям	0	0	0	0	0	0.6	0	0	0	0	0
Прителецкие сосново-березовые леса	+	0.01	0	0	0.2	0.6	0	0	0	0	0.2
Прителецкие лиственнично-березовые леса	0.03	0.08	0	0	1.1	0	0	0	0	0	0.09
Поселки	0	0	0	0.09	0.2	0	0	0	0	0	0
Среднегорья											
Березово-осиновые леса	0.04	0	0.2	0	0.2	1.3	0	0	0.04	0	0
Березово-еловые леса	0	0.02	0.01	0	0.3	0.2	0.1	0	0	0	0.02
Пихтово-кедровая тайга	0	0	+	0	0	0.3	0	0	0	0	0
Вырубки по пихтово-кедровой тайге	0	0	+	0	0.6	0.6	0	0	0.08	0	0
Елово-пихтово-кедровая тайга	0	0	0.08	0	0	0.04	0	0	0	0	0
Кедровая тайга	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Редколесья с лугами и ерниками	0	0	0	0	0.1	0	0	0	0	0	0
Редколесья с ерниками по скалам	0	0	0	0	0.1	0	0.2	0	0	0	0
Высокогорья											
Каменные тундры	0	0	0	0	0	0	0.1	0	0	0	0

* В таблице не приводятся данные учетов на прегорных полях и в высокогорных ерниковых тундрах, где гнезда муравьев рода *Formica* не обнаружены. Кроме того, не приводятся данные об обилии муравьев встреченных только в одном местобитании. Знаком «+» обозначено обилие менее 0. 01 гнезд / 25 м² (данные об обилии приведены в тексте).

**DISTRIBUTION OF ANTS OF THE GENUS FORMICA
(HYMENOPTERA, FORMICIDAE) ALONG
NORTH-EASTERN ALTAY**

S.V.Chesnokova, L.V.Omelchenko
Institute of Animal Systematics and Ecology, SB RAS, Novosibirsk
Novosibirsk State University
zm@eco.nsc.ru

The distribution and abundance of nest number is given in the subspecies notes of fifteen ants species of genus *Formica* on the territory of North-Eastern Altay.

МУРАВЬИ И ЗАЩИТА ЛЕСА

Материалы XII Всероссийского мирмекологического симпозиума,
Новосибирск, август 2005 г.

ANTS AND FOREST PROTECTION

Materials of the XII All-Russian Myrmecological Symposium,
Novosibirsk, August 2005

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ МУРАВЬЕВ ПОДСЕМЕЙСТВА MYRMICINAE (HYMENOPTERA, FORMICIDAE) СЕВЕРО-ВОСТОЧНОГО АЛТАЯ

С.В. Чеснокова, Л.В. Омельченко

Институт систематики и экологии животных СО РАН,
Новосибирск

Новосибирский государственный университет

zm@eco.nsc.ru

Учеты муравьев проведены летом 2002 г. в 30 местообитаниях. В каждом из них заложено по 10 учетных площадок размером 5 \times 5 м². В скобках приведены данные по средней численности гнезд на площадке. Употребляемый нами в повидовых очерках термин «предпочитающие» следует понимать как «имеющие максимальное обилие в местообитаниях из числа доступных». Вслед за А.П. Кузьякиным (1962) мы считаем многочисленными виды, у которых отмечено на площадке от 10 гнезд и более, обычными – от 1 до 9,9, редкими – от 0.1 до 0.99, очень редкими – менее 0.1.

Род *Myrmica* Latreille, 1804

Myrmica rubra (Linnaeus, 1758). Преимущественно обычный вид, почти повсеместно распространенный в предгорно-низкогорной части провинции. Предпочитает низкогорные облесенные болота (12). Чуть реже его гнезда встречаются в низкогорных мелколиственных лесах по гарям (10). В большинстве прочих местообитаний предгорий, низкогорий и, отчасти, среднегорий обычен (1 – 5). Изредка этот вид встречается в предгорных поселках (0.7), а также в низкогорных пихтово-сосново-березовых лесах (0.3) и на лугах-залежах (0.2).

В целом, наибольшее количество гнезд *M. rubra* характерно для увлажненных (болота, пойменные ивняки) и лесных местообитаний с преобладанием мелколиственных пород. Не встречен этот вид в низкогорных лиственнично-березовых лесах по берегам Телецкого озера, а также выше нижней границы среднегорного таежного пояса.

Myrmica ruginodis Nylander, 1846. Как и *M. rubra*, преимущественно обычный вид, встречающийся от предгорий до верхней границы среднегорий. Наиболее плотно населяет нижнюю часть таежных средне-

рий, где многочислен на вырубках по пихтово-кедровой тайге (14) и близок к многочисленному в березово-осиновых лесах (9). Кроме перечисленных местообитаний гнезда *M. ruginodis* изредка встречаются в мелколиственных лесах и лугах-ивняках предгорий (0.3 и 0.1), столь же редки они в низкогорных сосново-березовых лесах – нормальной полноты и разреженных (0.4 и 0.1). В прочих низкогорных местообитаниях, а также на протяжении всего таежного среднегорья этот вид обычен (1 – 5). Исключение составляет среднегорная кедровая тайга, где *M. ruginodis* встречается лишь изредка (0.2). Не обнаружены гнезда этого вида в предгорных лугах с перелесками, предгорно-низкогорных болотах и в поселках, низкогорных пойменных ивняках и на лугах-залежах. Кроме того, они не зарегистрированы в среднегорных редколесьях с ерниками по скалам и высокогорных каменистых тундрах.

Таким образом, в отличие от *M. rubra*, с увеличением абсолютных высот местности обилие гнезд *M. ruginodis* увеличивается, достигая наибольшего значения в таежном среднегорье, где этот вид отдает предпочтение вырубкам.

Myrmica sulcinodis Nylander, 1846. Изредка встречается в подгольцовых редколесьях и высокогорных каменистых тундрах (по 0.2).

Myrmica lobicornis Nylander, 1846. Редкий вид, встречающийся только в низкогорных лесах – сосновых (0.2), сосново-березовых и березово-сосновых (по 0.1) и очень редкий в прителецких лиственнично-березовых (0.09).

Myrmica gallienii Bondroit, 1920. Изредка встречается в предгорных лугах-ивняках (0.3).

Myrmica taediosa Bolton, 1995 (= *M. carinata* Kupianskaya, 1990). Этот вид встречен только в низкогорных прителецких лиственнично-березовых лесах (0.5).

Myrmica scabrinodis Nylander, 1846. Преимущественно редкий вид, встречающийся в предгорно-низкогорной части провинции. Обычен только в предгорьях, где предпочитает луга с ивняками (6.5). Почти в два раза меньше гнезд *M. scabrinodis* на предгорных болотах и еще вдвое – в лугах с перелесками (3 и 1.5). Среди прочих предгорных местообитаний изредка встречается в мелколиственных лесах (0.2) и не отмечен в поселках. В низкогорьях характерен для большинства урочищ (в сумме составляющих 64% от числа всех низкогорных местообитаний), хотя обилие гнезд *M. scabrinodis* здесь сравнительно невысоко (0.1 – 0.6). Не обнаружен он только на облесенных болотах, в пойменных ивняках, черневой тайге, мелколиственных по гарям и прителецких сосново-березовых лесах. Кроме того, гнезда этого вида отсутствуют в среднегорных и высокогорных местообитаниях.

Таким образом, *M. scabrinodis* предпочитает урочища предгорной лесостепи, где плотность его гнезд почти в 8 раз выше, чем в низкогорных лесах.

Myrmica lonae Finzi, 1926. Встречен только в низкогорных прителецких лиственнично-березовых лесах (4).

Myrmica slovaca Sadil, 1951. Редок, по одному гнезду найдено в предгорных поселках и лугах чередующихся с перелесками, а также низкогорных лугах-залежах.

Myrmica schencki Emery, 1895. Изредка встречается в низкогорных поселках (0.2), а также сосново-березовых разреженных лесах долины Бии (0.2). Очень редок в прителецких лиственнично-березовых (0.09).

Род *Leptothorax* Mayr, 1855

Leptothorax acervorum (Fabricius, 1793). Встречается от предгорий до высокогорий. Предпочитает среднегорные вырубki по пихтово-кедровой тайге (2). Помимо названного местообитания обычен в среднегорных мелколиственных лесах, редколесьях и высокогорных каменистых тундрах (по 1). Во всех прочих местообитаниях встречается изредка (0.6 – 0.1). При этом в предгорьях *Lept. acervorum* не отмечен в лугах с перелесками, мелколиственных лесах и поселках. В низкогорьях гнезда этого вида не обнаружены в черневых, березово-сосновых, мелколиственных по гарям, сосново-пихтово-березовых и парковых сосново-березовых лесах, в пойменных ивняках и на лугах-залежах. В среднегорьях *Lept. acervorum* распространен повсеместно.

Таким образом, *Lept. acervorum* – характерный вид таежного и редколесного среднегорья и высокогорных каменистых тундр.

Leptothorax muscorum (Nylander, 1846). Одно гнездо этого вида найдено в низкогорных березово-осиновых лесах.

Таблица 1. Обилие муравьев подсемейства *Myrmicinae* Северо-Восточного Алтая (гнезд / 25м²), 2002 г*.

Местообитание, уровень высот															
	<i>M rubra</i>	<i>M ruginodis</i>	<i>M sulcinodis</i>	<i>M lobicornis</i>	<i>M gallienii</i>	<i>M taediosa</i>	<i>M scabrinodis</i>	<i>M lonae</i>	<i>M slovaca</i>	<i>M schencki</i>	<i>M sp</i>	<i>L acervorum</i>	<i>L muscorum</i>	<i>T caespitum</i>	<i>H sublaevis</i>
Предгорья															
Луга с ивняками	3	0.1	0	0	0.3	0	6.5	0	0	0	0	0.1	0	0	0
Луга с перелесками	4.7	0	0	0	0	0	1.5	0	0.1	0	0	0	0	0.1	0
Закустаренные болота	2.6	0	0	0	0	0	3.3	0	0	0	0	0.1	0	0	0
Березово-осиновые леса	7.4	0.3	0	0	0	0	0.2	0	0	0	0	0	0	0	0
Поселки	0.7	0	0	0	0	0	0	0	0.1	0	0	0	0	0	0
Низкогорья															
Березово-сосновые леса	1.4	3.4	0	0.1	0	0	0.4	0	0	0	0	0	0	0	0

Сосново-березовые леса	3.4	0.4	0	0.1	0	0	0.2	0	0	0	0	0.1	0	0.1	0
Парковые сосново-березовые леса	2.3	0.1	0	0	0	0	0.2	0	0	0.2	0	0	0	0	0
Березово-осиновые леса	1.8	0.7	0	0	0	0	0.3	0	0	0	0	0.1	0.1	0	0
Сосняки	2.1	2.4	0	0.2	0	0	0.6	0	0	0	0	0.2	0	0.1	0
Пойменные ивняки	5.1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Луга-залежи	0.2	0	0	0	0	0	0.1	0	0.1	0	0	0	0	0	0.4
Сосново-пихтово-березовые леса	0.3	1.2	0	0	0	0	0.6	0	0	0	0	0	0	0	0
Низинные болота	12	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.1	0	0	0
Осиново-пихтовая чернь	3.6	1.6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Березово-осиновые леса по гарям	9.7	2.2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Прителецкие сосново-березовые леса	1.7	2.7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.2	0	0	0
Прителецкие лиственнично-березовые леса	0	3.5	0	0.1	0	0.5	0.5	3.6	0	0.1	0	0.2	0	0	0
Поселки	1	0	0	0	0	0	0.5	0	0	0.2	0	0.1	0	0	0
Среднегорья															
Березово-осиновые леса	0	8.8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1.2	0	0	0
Березово-еловые леса	1.4	4.8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.6	0	0	0
Пихтово-кедровая тайга	0	4.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.2	0	0	0
Вырубки по пихтово-кедровой тайге	0	14	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2.1	0	0	+
Елово-пихтово-кедровая тайга	0	2.6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5	0	0	0
Кедровая тайга	0	0.2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.1	0	0	0
Редколесья с лугами и ерниками	0	1	0.2	0	0	0	0	0	0	0	0.1	1	0	0	0
Редколесья с ерниками по скалам	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1.2	0	0	0
Высокогорья															
Каменистые тундры	0	0	0.2	0	0	0	0	0	0	0	0	1.1	0	0	0

* В таблице не приводятся данные учетов на предгорных полях и в высокогорных ерниковых тундрах, где гнезда муравьев *Murmicinae* не обнаружены. Знаком «+» обозначена встреча единичного экземпляра.

Род *Narpagoxenus* Forel, 1893

***Narpagoxenus sublaevis* (Nylander, 1849).** Чрезвычайно редкий вид. Встречен один раз на вырубках по среднегорной пихтово-кедровой тайге, в гнезде *Lept. acervorum* (0.0005).

Вне учетов обнаружен в среднегорных редколесьях с лугами и ерниками, также в гнезде *Lept. acervorum*.

Род *Tetramorium* Mayr, 1855

Tetramorium caespitum (Linnaeus, 1758). Редкий вид предгорно-низкогорной части провинции. В предгорьях отмечен только в лугах с перелесками (0.1). В низкогорьях изредка встречается в лугах-залежах (0.4) и сосновых лесах (0.1), очень редок в сосново-березовых лесах (0.09) и пойменных ивняках (0.04).

В целом, *Tetr. caespitum* предпочитает луга, в том числе чередующиеся с перелесками. Не встречен в среднегорьях и высокогорьях.

Таким образом, на территории Северо-Восточного Алтая установлено пребывание 15 видов подсемейства *Myrmicinae*. Наиболее широко распространены *Lept. acervorum*, гнезда которого встречаются от предгорий до высокогорий и *M. ruginodis*, чьи гнезда не обнаружены только в высокогорной части провинции. В предгорьях и низкогорьях почти повсеместно встречается *M. rubra* и несколько реже *M. scabrinodis*. Прочие виды распространены менее широко и в основном приурочены к предгорно-низкогорной части провинции. Только в среднегорных редколесьях и высокогорных тундрах встречается *M. sulcinodis*. Кроме указанных видов в среднегорных редколесьях найдено гнездо муравьев рода *Myrmica*, определить которых до вида не удалось.

DISTRIBUTION OF MYRMICINAE (HYMENOPTERA, FORMICIDAE) ALONG NORTH-EASTERN ALTAI

S.V.Chesnokova, L.V.Omelchenko
Institute of Animal Systematics and Ecology, SB RAS, Novosibirsk
Novosibirsk State University
zm@eco.nsc.ru

The distribution and abundance of ants' populations of subfamily Myrmicinae on the territory of North-Eastern Altai is described.

Общественные насекомые в антропогенных экосистемах



Role of social insects in anthropogenic ecosystems

МУРАВЬИ И ЗАЩИТА ЛЕСА

Материалы XII Всероссийского мирмекологического симпозиума,
Новосибирск, август 2005 г.

ANTS AND FOREST PROTECTION

Materials of the XII All-Russian Myrmecological Symposium,
Novosibirsk, August 2005

ИЗМЕНЕНИЯ В ИЕРАРХИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЕ МИРМЕКОКОМПЛЕКСА ПОД ВЛИЯНИЕМ АВТОДОРОГИ

О. Б. Бирюкова

Нижегородский государственный университет

Olya-bir@mail.ru

В 2003-2004 гг. изучали влияние автодорог на мирмекокомплексы урбоценозов. Задачами данной работы было изучение распределения по отношению к автодорогам гнезд отдельных видов муравьев и иерархической структуры мирмекокомплексов.

Исследование проводилось на придорожных территориях в березняке на окраине г. Бор Нижегородской области (2 полосы движения), в насаждениях университетского городка (6 полос движения) и парка им. Пушкина (4 полосы движения + 2 трамвайные линии) г. Нижний Новгород. В каждом пункте исследования было заложено по 9 пробных площадок (ПП) каждая размером 25 м², которые располагались по три на разном удалении от автодороги: площадки г. Бор – БА на расстоянии 5 м, БВ – 50 м, БС – 100 м; площадки университетского городка УА – 5 м, УВ – 50 м, УС – 100 м; площадки парк им. Пушкина ПА – 5 м, ПВ – 50 м, ПС – 100 м. Степень уплотнения почвы и сомкнутость крон на разных площадках практически постоянны.

На площадках проведено картирование гнезд муравьев. Проведен учёт числа активных фуражиров и убитых особей на кормушках с сахарным сиропом, размещенных через каждый метр. На каждой площадке учёт проводили в течение одного дня с 8⁰⁰ до 9⁰⁰ каждые 15 минут, потом до 15⁰⁰ каждый час. Муравьи рода *Myrmica* на кормушках до вида не определяли, т.к. изъятие муравьев могло повлиять на конечный результат исследования.

Методом спектрофотометрии во всех пунктах исследования было измерено содержание некоторых тяжелых металлов в почве: Cr, Ni, Pb. Для этого собирали с каждой площадки по три пробы почвы. Почву взятую с площадок, расположенных на одном удалении от автодорог, тщательно перемешивали с помощью метода конверта. Таким образом, было получено 9 образцов почвы. Данные анализа представлены в таблице 1.

Таблица 1. Содержание некоторых тяжелых металлов в почве пробных площадок. (мг/кг)

Название элемента	пдк	одк	г. Бор			Н. Новгород					
			БА	БВ	БС	университ. городок			парк им. Пушкина		
						УА	УВ	УС	ПА	ПВ	ПС
Pb	-	130	35	30	30	70	45	40	45	35	30
Ni	-	80	15	15	15	50	50	50	90	90	90
Cr	90	-	20	20	20	80	80	80	180	100	100

Примечание: ПДК и ОДК приведены по ГОСТу 17.4.1.02-83 Охрана природы, почвы. Классификация химических веществ для конт-х. загрязнений. Госстандарт. М. 1983.

Из табл. 1 видно, что на площадках г. Бор самое низкое содержание Pb, Ni, Cr. Самое высокое содержание Pb на площадках линии УА в университетском городке – 5 м от автодороги, а самое высокое содержание Cr и Ni на площадках в парке им. Пушкина. Как следствие, максимальное число видов муравьев было обнаружено на площадках г. Бор – 7 видов на территории 225 м²: *L. niger* L., *M. ruginodis* Nyl., *M. rugulosa* Nyl., *M. rubra* L., *M. scabrinodis* Nyl. и *T. caespitum* L. – инфлюент, а также зафиксирован единичный фуражир *F. fusca* L.. На площадках парка им. Пушкина обнаружено 3 вида *L. niger*, *M. rubra*, *M. rugulosa*; а на площадках в университетском городке – 2 вида *L. niger* и *M. rubra*. В предыдущем нашем исследовании в условиях подзоны смешанных лесов Нижегородской области в березняке было отмечено 8 видов на площади 100 м² (Бирюкова, 2003).

По количеству гнезд отдельных видов муравьев и по поведению на кормушках были сделаны выводы об иерархическом положении каждого отмеченного вида. На всех изучаемых участках доминантом выступает *L. niger*, субдоминантами – муравьи р. *Myrmica*, инфлюентом – *T. caespitum*, причем на площадках Н. Новгорода уровень инфлюентов исчезает.

В г. Бор с удалением от автодороги число видов муравьев увеличивается. На площадках БА отмечен только *L. niger* L., причём его численность здесь крайне низкая; на площадках БВ – 3 вида: *L. niger* L., *M. ruginodis* Nyl., *M. rugulosa* Nyl.; на БС – 6 видов: *L. niger* L., *M. ruginodis* Nyl., *M. rubra* L., *M. scabrinodis* Nyl. и *T. caespitum* L., а также зафиксирован единичный фуражир *F. fusca* L. На основе этих данных был проведён кластерный анализ (по коэффициенту Серенсена), который показал, что наиболее сходны между собой видовые составы муравьев площадок, находящихся на одном удалении от дороги, причём это сходство уменьшается при удалении от автодороги.

В Нижнем Новгороде с удалением от автодорог изменение числа видов не прослеживается, поэтому мы сравниваем площадки, находя-

щиеся на разном удалении от автодороги по плотности гнезд. Рассчитана средняя плотность гнезд для доминанта, субдоминантов и инфлюентов на площадках, находящихся на одном расстоянии от автодорог. Данные представлены в табл. 2.

Таблица 2. Средняя плотность гнезд на на пробных площадках.

Линия ПП и удаление от автодороги	ПП в г. Бор			ПП университет. городка		ПП парка им. Пушкина	
	Домин.	Субдом.	Инфл.	Домин.	Субдом.	Домин.	Субдом.
Линия А – 5м	0.24	0.00	0.00	0.13	0.09	0.13	0.03
Линия В – 50м	0.21	0.04	0.00	0.15	0.09	0.09	1.82
Линия С – 100м	0.20	0.11	0.09	0.15	0.15	0.12	0.11

По этим данным можно заключить, что влияние автодорог максимально сказывается на уровнях субдоминанта и инфлюентов. Доминант городских мирмекокомплексов *L. niger* имеет сходную плотность гнезд на разном удалении от автодороги.

Учёт муравьёв на кормушках позволил нам провести корреляционный анализ между числом убитых муравьёв одного вида и общим числом фуражиров другого вида. В г. Бор, университетском городке и в парке им Пушкина корреляция между общим числом *L. niger* и убитых муравьёв р. *Myrmica* составила 0.58, 0.64, 0.85 соответственно. А Корреляция между убитыми *L. niger* и общим числом муравьёв р. *Myrmica* равно в г.Бор 0.9, в университетском городке – 0.66, в парке им. Пушкина– 0.79. Сравнивая эти коэффициенты можно утверждать, что подчинённый вид, может нападать только при высокой собственной численности. К такому выводу приходили и другие авторы (Резникова, 1983; Сейма, 1998).

По нашим данным можно заключить, что под воздействием автодорог происходит снижение видового богатства муравьёв и сокращение плотности гнезд для видов субдоминантов и инфлюентов. При максимальной автодорожной нагрузке на мирмекокомплекс уровень инфлюентов может исчезать.

CHANGES IN HIERARCHIC STRUCTURE OF ANT COMMUNITIES UNDER THE AUTOROAD INFLUENCE

O. B. Birjukova
Nizhni Novgorod State University
Olya-bir@mail.ru

During 2003-2004 the influence of autoroads on ant communities in cities conditions was studied. Under the influence of autoroads nest density of species of subdominant species are reduced.

МУРАВЬИ И ЗАЩИТА ЛЕСА

Материалы XII Всероссийского мирмекологического симпозиума,
Новосибирск, август 2005 г.

ANTS AND FOREST PROTECTION

Materials of the XII All-Russian Myrmecological Symposium,
Novosibirsk, August 2005

ВЛИЯНИЕ ТВЕРДЫХ ВЫБРОСОВ ПРЕДПРИЯТИЙ НА МУРАВЬЕВ (HYMENOPTERA, FORMICIDAE)

С.В. Блинова

Кемеровский государственный университет

bios@kemsu.ru

Муравьи – это общественные насекомые, обитающие практически во всех наземных ценозах. По мнению ряда авторов (Длусский, Захаров, 1965; Дмитриенко, 1985 и др.), муравьи из-за своего обилия, высокого видового разнообразия, сложной структуры образуемых сообществ, постоянного обитания на одном и том же участке являются информативным компонентом биоценоза и способны служить индикаторами определенных условий обитания.

Поэтому целью нашей работы является изучение влияния твердых выбросов на муравьев и возможности использовать происходящие изменения в качестве индикационных.

Исследования проводились на разнотравных и разнотравно-злаковых лугах с 1995 по 2004 гг. на территории городов Топки и Прокопьевск Кемеровской области и в их окрестностях стандартными методами. Было выделено по 4 участка, на каждом заложено 5–10 пробных площадок (5x5)м², которые располагались по трансекте, проходящей по градиенту уменьшения загрязнения твердыми выбросами промышленных предприятий (в г. Прокопьевске – угольная пыль, в г. Топки – выбросы цементного завода). Необходимо отметить, что луга на участках П1 и Т1 характеризуются высокой степенью деградации, в частности 50 % территории покрыто слоем до 5 см, соответственно, угольной и известковой пыли. В качестве контроля использовали аналогичные биотопы, расположенные в 30–35 км от черты города против розы ветров.

В результате исследований выявлено 10 видов муравьев, принадлежащих 4 родам.

Наименьшее количество видов отмечено на участках, расположенных вблизи источников выбросов (П1, Т1). Здесь встречаются *Lasius niger* и *L. platythorax*. При этом в зоне влияния цементного завода зафиксированы оба вида с общей плотностью поселения 1.3 гнезда

/25 м², а вблизи шахтовых выработок – только *L. niger* с плотностью гнезд в 4 раза ниже (0,3 гнезда/25 м²).

Высота гнездового холмика в зоне влияния шахт прямо пропорциональна расстоянию от забоев и спусков в шахту, от подземных гнезд до земляных холмиков, имеющих высоту, Н= 60 см, и диаметр, d= 20 см. В зоне влияния цементного завода муравьи поселяются только в гнездах в виде земляного холмика (Н= 30-35 см, d= 20 см). Кроме этого, у административных корпусов шахт отмечены муравейник *Formica rufa* (с размерами наземного купола: Н= 210 см, d= 70 см) и подземное гнездо *L. flavus*.

Проведенные через 5 лет исследования территорий, прилегающих к шахтовым стволам, показали незначительное уменьшение плотности поселения муравьев (до 0.26 гнезд/ 25 м²) на фоне увеличения числа подземных гнезд (на отдельных участках – до 5 гнезд/ 25 м²) и появления гнезд *L. flavus* с земляными холмиками (Н= 10 см, d= 20 см). В то же время уменьшились размеры муравейника *F. rufa*: высоты – на 10 см, диаметра – на 20 см.

На удаленных до 1-1.5 км от источника твердых выбросов участках ПЗ и Т2 наблюдается увеличение плотности поселения муравьев (для г. Прокопьевска и Топки, соответственно, 1.00 и 1.8 гнезд /25м²). Сохраняется моновидовое поселение в зоне влияния шахтовых выбросов. В зоне цементного завода отмечено увеличение представленности рода *Lasius* до 3 видов: численно доминируют виды *L. niger* и *L. platythorax* (по 0.8 гнезд /25 м²) и отмечено единственное гнездо *L. flavus*.

На участках ПЗ и Т2 муравьи обитают как в подземных гнездах (около 60 % от общего числа гнезд), так и в гнездах с земляными холмиками высотой до 30 см. Все обнаруженные гнезда заросшие злаками и подорожниками.

При повторных исследованиях (через 5 лет) на территории г. Прокопьевска отмечено увеличение плотности моновидового поселения *L. niger* в среднем до 1.28 гнезд/25м², на части пробных площадок плотность поселения достигает 3.00 гнезда/25м², при этом доля подземных гнезд возрастает до 80 % .

На расстоянии 5 – 5.5 км от источников выбросов (участки П4 и Т4) прослеживается дальнейшее возрастание плотности поселения муравьев (соответственно, 5.6 и 2 гнезда / 25 м²) на фоне увеличения видового состава (до 3 видов) в зоне шахтовых выбросов и постоянства видового состава в зоне влияния цементного завода.

Таким образом, на расстоянии 5.5 км от источника твердых выбросов отмечено обитание 3 видов муравьев. При этом в г. Топки найдены только представители рода *Lasius* в гнездах в виде земляных холмиков высотой до 10 см. В зоне воздействия угольной пыли зафиксированы виды *Tetramorium caespitum*, *F. fusca* и *L. niger* в подземных гнездах и агрегированные в местах с высоким проективным покрытием травостоя.

Повторные исследования, проведенные через 5 лет в г. Прокопьевске, показали увеличение в общем составе доли гнезд *Formica* за счет появления вида *F. cunicularia* (0.2 гнезда / 25 м²), возрастания числа гнезд *F. fusca* (с 0.43 до 0.5 гнезда / 25 м²). В то же время отмечено уменьшение плотности поселения *T. caespitum* (с 0.85 до 0.4 гнезд / 25 м²). На наш взгляд, это связано с уменьшением твердых выбросов за счет постройки котельной нового поколения и закрытия старых. Необходимо подчеркнуть, что на всей исследованной территории муравьи *F. fusca* найдены только на участке П4.

На расстоянии 10 км от источников угольной пыли (участок П5/1) зафиксировано дальнейшее увеличение плотности поселения (16.69 гнезд / 25 м²), видового состава (4 вида) муравьев и увеличения до 80 % доли гнезд с земляными холмиками. Доминирующими по плотности гнезд на этом участке выступают муравьи *T. caespitum* (9.35 гнезд / 25 м²). В пределах Прокопьевска и его окрестностей только на участке П5/1 найдены муравьи *L. platythorax*.

В контрольной зоне Прокопьевска зафиксировано 6 видов сем. *Formicidae* (*M. scabrinodis*, *T. caespitum*, *F. cunicularia*, *F. polycetena*, *L. flavus* и *L. niger*) с плотностью поселения 7.18 гнезд / 25 м², все гнезда муравьев имели хорошо выраженные наземные постройки (земляные холмики или – из растительных остатков).

В контроле г. Топки отмечено 5 видов муравьев (*M. scabrinodis*, *L. flavus*, *L. niger*, *L. platythorax*, *F. pratensis*) с плотностью поселения 4.4 гнезда / 25 м², но в отличие от Прокопьевска, наблюдалось увеличение доли подземных муравейников до 90 %, гнезда в виде земляных холмиков отмечены только для *F. pratensis* и *L. flavus*.

Анализируя данные по влиянию угольной промышленности, собранные в течение 6 лет, можно отметить некоторые закономерности. Например, после закрытия в 1998 г шахты отмечено незначительное увеличение плотности моновидовых поселений *L. niger* от 0.30 до 0.34 гнезд / 25 м². Уменьшение суммарного объема шахтовых выбросов вследствие закрытия ряда шахт и модернизации системы отопления города, вероятно, повлияло и на незначительное повышение плотности гнезд на части исследованных участках (П3 – от 1.00 до 1.28 гнезд / 25 м², П4 – от 5.56 до 5.62 гнезд / 25 м²).

На пробном участке вблизи шахтовых выработок (П1) на фоне уменьшения плотности поселения наблюдается переход от моновидового к поливидовому сообществу (увеличивается доля других видов муравьев).

В целом отмечено снижение видового состава и плотности поселения муравьев в результате воздействия твердых выбросов.

Наиболее устойчивыми к антропогенному воздействию являются муравьи рода *Lasius*, встречающиеся при любой степени воздействия промышленных выбросов, численно доминируя на всех исследованных участках. Не отмечены только на отвалах шахтовых выработок возрас-

том 25 – 30 лет, на отвалах образованных 35 – 40 лет назад зафиксировано моновидовое поселение *L. niger* (0.3 гнезда / 25 м²). На участках с высокой концентрацией загрязнения выбросами цементного завода окрас конечностей муравьев *L. platythorax* изменяется от полностью черных до рыжих.

Муравьи рода *Formica* встречаются только в относительно чистой зоне, при этом *F. pratensis* – в г. Топки, а *F. cunicularia*, *F. polyctena* и *F. fusca* – в Прокопьевске (последний отмечен только на 4-ом участке на расстоянии 5 км от шахт). Исключение составляет найденный муравейник *F. rufa* вблизи шахтовых стволов.

M. rubra отмечена только в 5 км от цементного завода, а *M. scabrinodis* – на контрольных площадках.

В биотопах, подвергающихся воздействию угольной пыли (г. Прокопьевск) отмечены преимущественно подземные секционные гнезда. Большинство отмеченных гнезд в контрольной зоне были капсульными с земляными холмиками или с холмиками из растительных остатков.

Адаптация муравьев к воздействию цементной пыли выражается в том, что на техногенных территориях гнезда имеют чаще куполообразную форму, меньший диаметр и значительно выше гнезд расположенных в контрольной зоне (на загрязненных участках высота гнезд 35 см, в чистой зоне 15 см).

Таким образом, в качестве универсальных индикационных критериев воздействия твердых выбросов можно использовать только видовое разнообразие и вклад каждого рода (*Formica*, *Lasius* и *Myrmica*) в микрорегион.

THE INFLUENCE OF HARD INDUSTRIAL EMISSIONS ON THE ANTS (HYMENOPTERA, FORMICIDAE)

S.V. Blinova

Kemerovo State University

bios@kemsu.ru

The research of ant fauna and density of nests was carried out in the places with different degrees of hard industrial influence on the ground. *L. niger* and *L. platythorax* are most stable to this influence. Only in the control zone the number of species and their density increase. New genera of *Formica* s.str., *Myrmica* are reported to appear.

МУРАВЬИ И ЗАЩИТА ЛЕСА

Материалы XII Всероссийского мирмекологического симпозиума,
Новосибирск, август 2005 г.

ANTS AND FOREST PROTECTION

Materials of the XII All-Russian Myrmecological Symposium,
Novosibirsk, August 2005

СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА МИКРОБИОЛОГИЧЕСКОЙ АКТИВНОСТИ СЕРЫХ ЛЕСНЫХ ПОЧВ ПОД МУРАВЕЙНИКАМИ *LASIUS NIGER*

*М.В. Голиченков, А.Л. Нейматов, Ю.В. Закалюкина,
А.В. Кирюшин, А.С. Терехов*

*Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова,
факультет почвоведения
affen@mail.ru*

Муравьи, как типичные почвообитающие представители полевых стадий, являются одним из видов почвенной фауны, определяющих развитие экосистемы.

В настоящее время малоизученным остается вопрос влияния жизнедеятельности муравьев на биологические и физико-химические свойства почв различных естественных и сельскохозяйственных угодий в сезонном аспекте.

В настоящей работе исследовали сезонные изменения ряда свойств серых лесных почв Рязанской области под влиянием муравьев *Lasius niger*. Объектами исследования служили образцы почвенных горизонтов, расположенных непосредственно под муравейником, надпочвенной части муравейника – «купола» и образцы из контрольного разреза. Образцы отбирали в пределах площадки 10x10 м, расположенной на пологом склоне южной экспозиции, в начале (первые числа мая), середине (конец июля) и конце (конец сентября) вегетационного периода. В образцах газохроматографическим методом определяли потенциальные показатели микробиологической активности: интенсивность процессов азотфиксации, денитрификации, метаногенеза и эмиссии углекислого газа. рН водных суспензий образцов определяли потенциометрически.

В начале вегетационного периода достоверное понижение уровня актуальной кислотности в муравейнике, по сравнению с контрольной почвой, видимо, обусловлено дыханием насекомых. Вопрос о нормализации муравьями уровня кислотности своего жилища по сравнению с вмещающей почвой остаётся открытым.

По величинам потенциальной активности азотфиксации и денитрификации верхние горизонты почвы под муравейником существенно отличаются от контрольной почвы (в верхнем горизонте различия достигают порядка). Значения показателей потенциальной дыхательной и метаногенной активности бактерий в контроле и под муравейником в ряду сезонной динамики различались незначительно.

Динамика потенциальных значений дыхания, азотфиксации и денитрификации существенно изменяется при развитии муравейника в течение вегетационного периода. Сезонная динамика потенциального метаногенеза слабо зависит от наличия муравейника.

Пространственно-временное варьирование химических и биологических показателей почв в условиях существования муравейника говорит о необходимости более детального динамического (желательно в полевых условиях) контролирования процессов.

На основании проведённых исследований, муравейники можно рассматривать как центры, влияющие на физико-химические и биологические свойства почвы.

ANNUAL DYNAMICS OF MICROBIOLOGICAL ACTIVITY OF GRAY-FOREST SOILS UNDER INFLUENCE OF *LASIUS NIGER* NESTING ACTIVITY

*M.V. Golichenkov, A.L. Neymatov, Yu.V. Zakalukina,
A.V. Kirushin, A.S. Terekhov
Moscow State University, Soil science dept.
affen@mail.ru*

The microbiological and chemical characteristics of gray-forest soils influenced by ant-hills activity have been studied in the present work. Respiration and nitrogen fixation activities have been changed significantly under the influence of ant-hills.

МУРАВЬИ И ЗАЩИТА ЛЕСА

Материалы XII Всероссийского мирмекологического симпозиума,
Новосибирск, август 2005 г.

ANTS AND FOREST PROTECTION

Materials of the XII All-Russian Myrmecological Symposium,
Novosibirsk, August 2005

СУДЬБА КОМПЛЕКСОВ МУРАВЬЕВ *FORMICA* *AQUILONIA* В УСЛОВИЯХ ПОВЫШЕННОЙ АНТРОПОГЕННОЙ ТРАНСФОРМАЦИИ ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМ

М.А. Голосова

*Московский Государственный Университет леса
aerotec@yandex.ru*

Многолетние исследования состояния комплексов *Formica aquilonia* проводятся в Свердловском лесничестве в Щелковском учебно-опытном лесхозе Московской области в ельниках черничниках и ельниках кисличниках 80–100 лет (кварталы 33, 34, 35, 36). Эта территория, окруженная дачными поселками, давно превратилась в зону повышенной рекреации, где при посещении леса жители прокладывают бессистемные многочисленные тропы, вытаптывают напочвенную растительность, разводят костры, разоряют муравейники, затаптывают их кормовые дороги, сжигают гнезда и проявляют другие акты вандализма. С двух сторон этого лесного массива проходят автомобильные дороги.

На этой же территории уже более 30-ти лет проводятся учебные практики со студентами первого – третьего курсов лесного университета по всем лесным специальностям. Ежегодно в лесу за летний период бывает до 1200 студентов.

Несмотря на большую устойчивость лесных экосистем, они разрушаются и деградируют под давлением «человеческого фактора», происходят заметные изменения подпочвенной среды, нарушаются эволюционно сложившиеся формации и взаимосвязи животного и растительного мира. Нерациональное ведение лесного хозяйства усугубляет нарушение системы. Бессистемные рубки, перерубы при санитарных мероприятиях, использование тяжелой техники в лесу приводят к сильному изреживанию насаждений. Немаловажное значение имеют и природные катаклизмы: шквальные ветры, вызывающие массовые вывалы деревьев, возникновение очагов стволовых вредителей и куртинные усыхания древостоя.

Все явления, вызывающие изреживание насаждений, приводят к резкому изменению среды обитания живых компонентов экосистем. Особенно эти изменения затрагивают рыжих лесных муравьев. Их суще-

ствование и выживание в меняющихся условиях обитания определяется критическим уровнем выносливости, после которого происходит постепенная деградация их комплексов, приостановка роста гнезд, уменьшение размеров муравейников, сокращение численности семей и нередко их гибель. Все эти события многократно обсуждаются в публикациях мирмекологов, экологов, энтомологов, лесоводов.

Вероятно, на судьбу муравьев в лесу оказывают влияние и более глубинные процессы, происходящие в нарушенных системах.

Изреженность насаждений приводит к изменению температурного режима почвы и искажению естественного распределения температур под пологом. По наблюдениям, амплитуда суточных температур увеличивается. В старовозрастных еловых насаждениях в полуденные часы поток тепла выше. В среднем под полог изреженного насаждения с наличием «окон» поступает тепла почти в 1.5 – 2.5 раза больше, чем в насаждения с полнотой 1.0 – 0.8.

Именно за счет повышения баланса прихода и расхода тепловой энергии в изреженном древостое идет интенсивное нагревание почвы в дневное время и сильное остывание в ночные и утренние часы. Повышенный прогрев почвы достигает глубины 30 – 40 см, а в иных местах – 60 см. С нашей точки зрения, аномальная амплитуда суточных температур в почве не может не сказываться на жизнедеятельности муравьев, находящихся в подземной части гнезда.

Избыток инсоляции, вероятно, затрагивает режим влажности почвы и воздуха, и искажение этого режима также может влиять на жизненные процессы муравьев, как в почве, так и в наземных постройках.

Еще большее влияние на муравьев в насаждениях с усиленной рекреационной нагрузкой оказывает изменение плотности почвы. Этот процесс прямо и косвенно затрагивает и все другие процессы в лесных экосистемах.

Многолетние работы в насаждениях с комплексами *F. aquilonia* дали возможность проследить динамику изменений не только состояния муравейников, но изменения общей лесорастительной ситуации. Исследования показали, что под пологом елового леса слабо затронутого рекреацией, плотность почвы равна 0.6 – 0.8 г/куб. см, а в насаждениях с усиленной рекреационной нагрузкой ее уплотнение увеличивается до 1.2 – 1.3 г/куб. см. Твердость почвы увеличивается при этом в три раза. Наиболее уплотненной является почва на тропях. Верхняя часть троп имеет плотность близкую к плотности асфальта 1.7 – 1.8 г/куб. см (плотность асфальта 1.8 – 2.0 г/куб. см) (Зеликов, Соколов, 1981).

Уплотнение почвы вызывает кислородное голодание корневой системы ели, приводя к ослаблению и отмиранию годовые деревьев, формированию очагов стволовых вредителей, усыханию и дальнейшему изреживанию насаждений. Эти события усугубляют вышеописанный процесс с изменением температурного режима почв и затрагивают жизненные процессы в муравейниках. Зимой сильно уплотненная почва промерзает на глубину 1-2 м (в норме 0.2-0.4 м). Верхние слои при этом накапливают до 50-60 % льда от объема почвы, вызывая криогенное ее пучение. Известно, что муравьи строят в почве зимовочные камеры на глубине 0.5-1.0 м.

Промерзание зимой почвы на большую глубину губительно сказывается на муравьях и значительно сокращает их численность.

Чрезмерная рекреация ведет к смене типов леса. Многочисленными наблюдениями в северной части Московской области установлено, что под пологом ельников кисличников сначала исчезает подлесок, подрост, в напочвенном покрове постепенно появляются разностравье и злаки.

В этом случае ельник кисличник сменяется ельником осоково-волосистым, а затем злаково-разнотравным. Создается иная среда обитания для *F. aquilonia*. При увеличении нагрузки вытаптывается весь напочвенный покров, образуются тропы и отдельные участки, покрытые минеральной коркой.

Наблюдается процесс интенсивного зарастания муравейников, на гнездовых валах и куполах появляется растительность, не свойственная лесным фитоценозам: пырей, пикульник красивый, зверобой продырявленный, лютик едкий и др., распространяется рудеральная растительность. Из 48-ми обследованных в лесничестве гнезд (кварталы 34, 35) не было ни одного не подвергшегося зарастанию в той или иной степени (см. табл. 1).

Таблица 1. Распределение муравейников *Formica aquilonia* по степени зарастания травой в Свердловском лесничестве (кварталы 34, 35) в 2004г.

Всего обследовано гнезд	Из них по степени зарастания		
	степень зарастания %	гнездовой вал %	купол %
48	от единичного до 10	14.4	54.2
	11 – 30	49.3	35.4
	31 – 50	29.1	10.4
	свыше 50 до 100	8.2	0

Активное посещение леса людьми помимо всего прочего создало для муравьев проблему с добычей белковой пищи. Вслед за исчезновением напочвенного покрова исчезли многие насекомые, ассоциированные с лесными травами. В кронах основного лесного полога популяции хвое – листогрызущих сильно разрежены или отсутствуют. Муравьи вынуждены собирать любую пищу вплоть до дождевых червей и моллюсков. Изучение кормового спектра в 2004 г. в данном биотопе показало чрезмерную его обедненность и скудность.

На рисунке 1 показано соотношение различных групп животных и доля их участия в добыче *F. aquilonia* в июне – июле 2004г. в 34-м и 35-м кварталах Свердловского лесничества.

Затаптывание кормовых дорог и гибель массы муравьев под ногами, сокращение территории эффективной фуражировки, фактор беспокойства от многолюдности в лесу ведут к дальнейшей деградации этих насекомых.

Приостановить процессы деградации муравейников и лесных экосистем, связанные с воздействием человеческого фактора, невозмож-

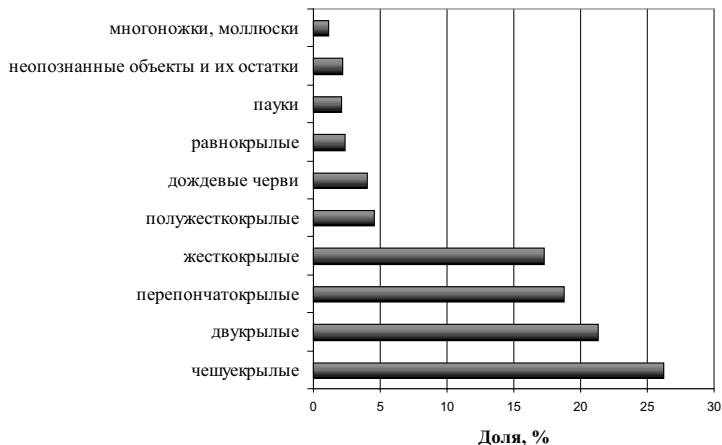


Рис. 1. Составление разных групп животных в добыче муравьев *Formica aquilonia* в рекреационной зоне Свердловского лесничества в 2004г.

но при сложившейся практике ведения лесного хозяйства и охраны леса. Однако ограничить негативные воздействия необходимо. Прежде всего, надо реанимировать законы об охране природы и животного мира и принятые ранее нормативно – правовые акты по охране рыжих лесных муравьев. И, наконец, осознать, что леса со всеми их обитателями, в том числе «вредными» и «полезными» насекомыми являют собой гармоничную эволюционно сложившуюся самоорганизующуюся, саморегулирующуюся систему, позволяющую им всегда благополучно сосуществовать миллионы лет. По образному высказыванию ведущего мирмеколога России А.А. Захарова «Сохранение муравьев в наших лесах – это не благотворительность, а одно из важных лесохозяйственных, лесозащитных мероприятий, направленных на восстановление и сохранение экологического равновесия в природе, спасение русского леса» (Захаров, 2003).

CONDITION OF SETTLEMENTS OF FORMICA AQUILONIA ANTS IN AREAS WITH INCREASING ANTHROPOGENIC TRANSFORMATIONS OF FOREST ECOSYSTEMS

M. A. Golosova
Moscow State University of Forest
aerotec@yandex.ru

Anthropogenic influence over forest ecosystems leads to their degradations and disappearance of many useful insects and number of red ants. Forest decimation breaks the temperature and moisture regime within ant-hills and thus exerts a pernicious influence on red wood ants. Soil compaction in areas with escalated recreation makes them freeze and causes numerous deaths of ants in winter.

ИЗМЕНЕНИЕ БИОРАЗНООБРАЗИЯ И ЧИСЛЕННОСТИ ШМЕЛЕЙ В АНТРОПОГЕННЫХ ЭКОСИСТЕМАХ ГОРОДА МОСКВЫ

В.В. Ясюкевич¹, С.М. Семенов²

Институт глобального климата и экологии Росгидромета и РАН,
Москва

¹ Victor_PEMME@comcor.ru, ² serguei.semenov@mtu-net.ru

Наряду с определением концентраций загрязняющих веществ, важнейшим аспектом мониторинга окружающей среды является контроль состояния популяций животных и растений, а также видового состава биоценозов (мониторинг биоразнообразия). Уменьшение количества видов, снижение численности их популяций свидетельствует о повышении уровня загрязнения окружающей среды и разрушении биотопов, в которых данные виды животных и растений обитают. Изменения численности популяций и характеристик биоразнообразия могут служить интегрирующими показателями состояния окружающей среды. В данном контексте нами проведен учет численности и биоразнообразия шмелей (*Bombus*, *Apidae*, *Hymenoptera*) и их гнездовых паразитов шмелей-кукушек (*Psithyrus*, *Apidae*, *Hymenoptera*) в городе Москве и на территории Приокско-Террасного государственного природного биосферного заповедника.

Шмели (*Bombus*, *Apidae*, *Hymenoptera*) – группа насекомых, имеющих большое практическое значение. Очень велика их роль как опылителей многих дикорастущих и культурных растений (Гребенников, Гребенников 1983; Гребенников 1984; Афиногенов, Золотарева, 1988; Мадебейкин, 1997, 2002; Богатырев, 2001; Stubbs, Drummond, 2001;). В последнее время усилился интерес к использованию шмелей в защищенном грунте (Зарецкий, Пужевич, 1996; Бейтелар, 1997; Богатырев, 2001; Navez, 1990; Dag, Kammer, 2001;). И, наконец, шмели, как и многие другие крупные и красивые насекомые, имеют большое эстетическое значение.

В качестве полигона для исследований была выбрана территория муниципального округа (МО) «Нагатинский затон» г. Москвы. Эта территория представляет собой хороший пример постепенной урбанизации

местности. В конце 60-х годов наряду с многоэтажными жилыми домами имелась застройка деревенского типа, часть площади занимали неосвоенные участки левобережья Нагатинской поймы, поросшие ивой, а также свалки на месте песчаных карьеров. В первой половине 70-х годов деревни были выселены, а дома сломаны, заполнение свалок прекратилось. На этих местах образовались обширные пустоши, заросшие обильной растительностью, среди которой значительную часть занимали медоносы. Это обеспечивало шмелям пищу в течение теплого времени года, места для гнездования и зимовки. К концу 80-х годов практически все неосвоенные территории были застроены многоэтажными жилыми домами, что привело к уничтожению значительной части растительности. В последующие годы сокращение растительного покрова продолжалось.

В конце 70-х – начале 80-х годов на территории микрорайона «Нагатинно» проводились сборы шмелей. Эти данные в настоящей публикации приняты за базовый уровень.

Весной (с конца апреля по начало июня) 2000-2004 годов проводился учет шмелей по перезимовавшим самкам. Численность оценивалась по бальной системе: xxxx – вид очень обилен; xxx – обычен; xx – редок; x – единичные находки; — – не обнаружен.

Для сравнения аналогичные учеты были проведены в 2002-2004 годах в Приокско-Террасном заповеднике, а также на территории Нагатинской поймы (правый берег р. Москвы) (только в 2004 г.). Приокско-Террасный заповедник является по своим климатическим условиям эталонной для Москвы территорией, а Нагатинская пойма, отделенная от МО «Нагатинский затона» руслом р. Москвы являет собой пример вкрапления неосвоенной территории в городскую застройку, в которой сохранились луго-пойменные биотопы с лесными участками (основная лесообразующая порода – ива).

Как следует из приведенных в таблице 1 данных, на территории МО «Нагатинский затон» в конце 70-х – начале 80-х годов зарегистрировано 12 видов шмелей. Семь из них были вполне обычными для данной местности, а 2 вида (*B. lucorum* и *B. terrestris*) встречались в очень большом количестве.

Спустя два десятилетия, в 2000 году, количество видов сократилось на четверть, не отмечены виды, встречавшиеся ранее в единичных экземплярах, однако, обнаружен вид (*B. soroensis*), не встречавшийся в сборах конца 70-х – начала 80-х годов. Таким образом, в 2000 году на территории МО «Нагатинский затон» зарегистрировано 9 видов шмелей. Численность шмелей значительно сократилась. Большая часть обычных видов перешла в категорию редких. Обычными же остались лишь два вида, которые ранее были наиболее многочисленными: *B. lucorum* и *B. terrestris*. Редкие и встречавшиеся единично виды исчезли.

В 2001 г. в категории обычных остался один вид – *B. terrestris*. *B. derhamellus* отмечен в единичных случаях. В 2002 г. все виды, кроме

Таблица 1. Видовой состав и численность шмелей на территории муниципального округа «Нагатинский затон» города Москвы.

Вид	Конец 70-х – начало 80-х гг.	2000 г.	2001 г.	2002 г.	2003 г.	2004 г.
<i>Bombus</i> Latr.						
1. <i>B. lucorum</i> L.	xxxx	xxx	xx	x	xx	xx
2. <i>B. terrestris</i> L.	xxxx	xxx	xxx	xx	xxx	xxx
3. <i>B. hortorum</i> L.	xxx	xx	xx	x	-	-
4. <i>B. hypnorum</i> L.	xxx	xx	xx	x	xx	x
5. <i>B. agrorum</i> F.	xxx	xx	xx	x	x	x
6. <i>B. lapidarius</i> L.	xxx	xx	xx	x	x	xx
7. <i>B. derhamellus</i> Kby.	xxx	xx	x	-	-	-
8. <i>B. pratorum</i> L.	xx	xx	xx	x	xx	x
9. <i>B. equestris</i> F.	x	-	-	-	-	-
10. <i>B. subterraneus</i> <i>latreillellus</i> Kby.	x	-	-	-	-	-
11. <i>B. distinguendus</i> F.Mor.	x	-	-	-	-	-
12. <i>B. silvarum</i> L.	x	-	-	-	-	-
13. <i>B. soroensis</i> F.	-	x	-	-	x	-
<i>Psithyrus</i> Lep.						
1. <i>P. bohemicus</i> Seidl.	xxx	x	x	x	x	-
2. <i>P. campestris</i> Pz.	xx	-	-	-	-	-
3. <i>P. barbutellus</i> Kirby	xx	-	x	-	-	-
4. <i>P. rupestris</i> F.	x	-	x	-	x	-

B. terrestris L., ставшего редким, отмечались единично, *B. derhamellus* исчез совсем. *B. soroensis* в сборах указанных лет не отмечен. В 2003 г. численность *B. terrestris*, *B. lucorum*, *B. hypnorum* и *B. pratorum* несколько возросла по сравнению с предыдущим годом, но *B. hortorum* отмечен не был. Число зарегистрированных во время учетов видов составляло соответственно 8, 7 и 7. В 2004 г. число видов сократилось до 6. Доминирующим видом по-прежнему является *B. terrestris*, редкими – *B. lucorum* и *B. lapidarius*. *B. agrorum*, *B. pratorum* и *B. hypnorum* встречаются единично. Таким образом, тенденция к уменьшению численности биоразнообразия шмелей в 2001 – 2004 гг. продолжала сохраняться.

С жизнью шмелей тесно связано существование их гнездовых паразитов – шмелей-кукушек (род *Psithyrus*) (Мадебейкин, 1998). Сокращение их численности и видового состава еще более существенно, чем их хозяев-шмелей (табл. 1). Из 4 ранее встречавшихся видов шмелей-кукушек на территории МО «Нагатинский затон» в 2000 г. удалось обнаружить лишь 1 вид (*P. bohemicus*), встречавшийся единично. Однако, в 2001 г. вновь появились *P. barbutellus* и *P. rupestris*, также в единичных находках. В 2002 г. ситуация была аналогична 2000 г., а в 2003 г., кроме ста-

бильно встречающегося *P. bohemicus*, вновь был отмечен *P. rupestris*. В 2004 г. на исследуемой территории шмели-кукушки выявлены не были.

Для сравнения в 2002-2004 гг. аналогичные учеты были проведены на территории Приокско-Террасного государственного природного биосферного заповедника, расположенного на южной границе Московской области недалеко от города Серпухов (табл. 2). В 2002 г. в заповеднике было выявлено 9 видов шмелей, шмели-кукушки не обнаружены. В 2003 г. обнаружено 10 видов шмелей и 2 вида шмелей-кукушек. Наиболее многочисленным оказался *B. agrorum*. В категорию обычных видов в 2002 г. попал только один *B. lucorum*, а в 2003 г. три вида – *B. lucorum*, *B. terrestris* и *B. pratorum*. Среди шмелей-кукушек обычным, как и в городе, был *P. bohemicus*. В 2004 г. в Приокско-Террасном заповеднике выявлено 12 видов шмелей и 2 вида шмелей-кукушек. Доминирующими в этом году, как и прежде, был *B. agrorum*. Обнаружен не встречавшийся в учетах прежних лет редкий вид *B. schrencki*. Среди шмелей-кукушек обычным, как и в городе, был *P. bohemicus*. *P. campestris* встречается в единичных экземплярах. Численность шмелей на территории Приокско-Террасного заповедника высока, сохранились также виды (*B. distinguendus* и *B. subterraneus*), исчезнувшие в Москве, на подвергающейся урбанизации территории МО «Нагатинский затон».

Таблица 2. Видовой состав и численность шмелей на территории Приокско-Террасного государственного природного биосферного заповедника

Вид	2002 г.	2003 г.	2004 г.
<i>Bombus</i> Latr.			
1. <i>B. agrorum</i> F.	xxxx	xxxx	xxxx
2. <i>B. lucorum</i> L.	xxx	xxx	xxx
3. <i>B. terrestris</i> L.	x	xxx	xxx
4. <i>B. pratorum</i> L.	xx	xxx	xxx
5. <i>B. soroensis</i> F.	x	xx	xx
6. <i>B. schrencki</i> F. Mor.	-	-	xx
7. <i>B. hortorum</i> L.	x	-	x
8. <i>B. hypnorum</i> L.	-	xx	x
9. <i>B. lapidarius</i> L.	xx	x	x
10. <i>B. derhamellus</i> Kby.	-	xx	x
11. <i>B. subterraneus latreillellus</i> Kby.	x	x	x
12. <i>B. distinguendus</i> F. Mor.	x	x	x
<i>Psithyrus</i> Lep.			
1. <i>P. bohemicus</i> Seidl.	-	xxx	xxx
2. <i>P. campestris</i> Pz.	-	x	x

В Нагатинской пойме в 2004 г. было обнаружено 13 видов шмелей, в основном тех же, что встречались на территории МО «Нагатинский затон». Содоминирующими видами являются *B. lapidarius* и *B. terrestris*. В

числе прочих видов были обнаружены *B. silvarum*, *B. subterraneus*, *B. equestris* и *B. distinguendus*, давно не отмечавшиеся на близлежащей территории МО «Нагатинский затон».

Причины резко сокращения численности и биоразнообразия шмелей в городских условиях, заключаются в росте антропогенной нагрузки на биоценозы и действии неблагоприятных климатических факторов. Значительно выросла загазованность городского воздуха, все меньше остается мест, пригодных для обитания шмелей. Большой вред популяциям шмелей наносит ставшее систематическим скашивание газонов. Наряду со злаками, которые можно и нужно косить, работники коммунального хозяйства скашивают цветущие клевер, донник и другие медоносные растения, лишая шмелей их пищи. На клумбах высаживают растения, высоко декоративные, но малоприспособленные для питания шмелей, например, бархатцы, петуния и многие другие. Окультуривание газонов и скверов ведет к тому, что все меньше остается мест, пригодных для гнездования. По окончании вегетационного периода растительные остатки сгребают с поверхности почвы, а затем вывозят на свалки или сжигают на месте. Это приводит к гибели многих насекомых (не только шмелей), зимующих в подстилке. Лишение почвы ее естественного теплоизолятора способствует более легкому промораживанию, что повышает гибель насекомых, зимующих в почве, в том числе и шмелей. Участвовавшие в последние годы затяжные зимние оттепели ведут к повышению гибели зимующих самок, а длительные майские похолодания наряду с аномально теплой погодой в апреле приводят к гибели самок-основательниц и молодые неокрепшие гнезда. Совокупность действия этих неблагоприятных факторов и приводит к тому, что численность шмелей в городе резко снижается, а менее экологически пластичные виды исчезают совсем. Проведенные в Нагатинской пойме, окруженной со всех сторон оживленными городскими магистралями, исследования свидетельствуют о том, что химическое загрязнение окружающей среды в городе хотя и значительно, но еще не достигло критической для шмелей величины. Основной причиной исчезновения шмелей в антропогенных ландшафтах является разрушение типичных для них биотопов и замещение последних окультуренными городскими биотопами, малоприспособленными для жизнедеятельности этих полезных и красивых насекомых.

Для сохранения биоразнообразия и численности шмелей необходимо создавать заказники, где будут ограничены всевозможные виды хозяйственной и «окультуривающей» деятельности человека. Принципы функционирования таких заказников сформулированы давно (Гребенников, Гребенников, 1980; Иванов, Самохвалова, 1993; Ченикалова, 2000; Богатырев, 2001), но в практическом отношении и в настоящее время достигнуто очень мало. Основой для такого энтомологического заказника может быть территория Нагатинской поймы или хотя бы ее часть.

A CHANGE OF THE BIODIVERSITY AND ABUNDANCE OF BUMBLEBEES IN THE ANTHROPOGENIC ECOSYSTEMS OF MOSCOW CITY

V. V. Yasjukevich ¹, S. M. Semenov ²

Institute of Global Climate and Ecology of Rusgidromet & RAS, Moscow

¹ Victor_PEMME@comcor.ru, ² serguei.semenov@mtu-net.ru

The essential aspect of environmental monitoring is the control of animal and plant populations as well as the species composition of biocoenoses (monitoring of biodiversity). The population and biodiversity of humble bees (*Bombus*, *Apidae*, *Hymenoptera*) and their nest parasites cuckoo bees (*Psithyrus*, *Apidae*, *Hymenoptera*) in the city of Moscow (anthropogenic and natural (unurbanized) landscape) and on the territory of the Prioksko-Terrasny state wildlife biosphere reserve have been estimated. It is shown that in an anthropogenic urban landscape the number of humble bee species reduces (from 13 to 6 species over 20 years), in a natural urban landscape and on the territory of the reserve it remains high and unchangeable (13 and 12 species, respectively). The reasons for the abrupt reduction in the population and biodiversity of humble bees in urban anthropogenic landscapes are in the growing anthropogenic pressure on the biocoenoses and the effect of unfavorable climate factors, primarily the destruction of biotopes typical for humble bees and the substitution of the latter with tame urban biotopes, which are of little use for vital activity of these useful and beautiful insects. Setting up of entomological reserves on undeveloped urban territories is recommended.

Семья и надсемейные структуры



Colonies and super-colonies

МУРАВЬИ И ЗАЩИТА ЛЕСА

Материалы XII Всероссийского мирмекологического симпозиума,
Новосибирск, август 2005 г.

ANTS AND FOREST PROTECTION

Materials of the XII All-Russian Myrmecological Symposium,
Novosibirsk, August 2005

О НЕКОТОРЫХ АСПЕКТАХ ОРГАНИЗАЦИИ СООБЩЕСТВ У МУРАВЬЕВ

А.В. Гилев, Е.В. Зиновьев

*Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург
gilev@ecology.ran.ru*

Многовидовые ассоциации муравьев изучаются достаточно давно и интенсивно (Демченко, 1975; Длусский, 1981; Резникова, 1983; Сейма, 1972 и др.). Описана структура ассоциации, которая состоит из видов-доминантов, субдоминантов и инфлюентов. Проанализированы основные механизмы и общая схема разделения экологических ниш муравьев (Резникова, 1983; Сейма, 1972, 1987, 1998, 2002, 2003; Тарбинский, 1987). Однако при изучении организации многовидовой ассоциации муравьев на передний план всегда выходят поведенческие аспекты, поскольку все муравьи, как общественные насекомые, обладают чрезвычайно сложным и интересным поведением. Морфологические аспекты организации ассоциаций чаще всего остаются в тени.

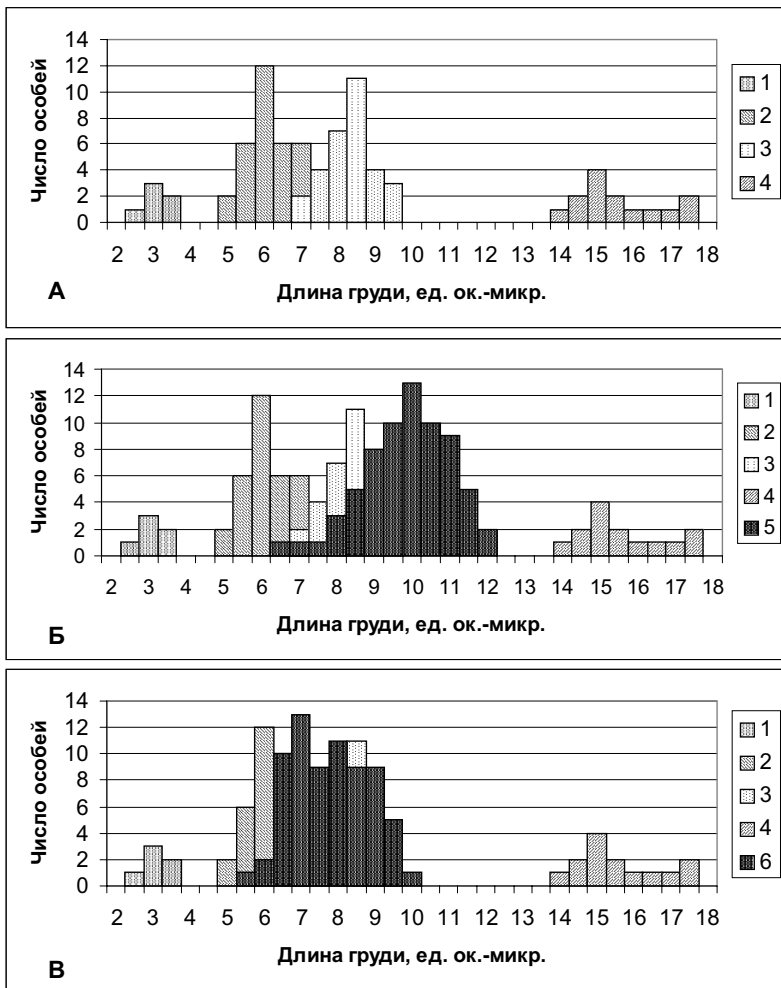
Многовидовая ассоциация муравьев, с точки зрения экологии, безусловно, является гильдией – группой видов, использующей ресурс функционально сходным образом (Джиллер, 1988). Гильдия служит ареной наиболее интенсивных межвидовых отношений в сообществе. Сильные конкурентные взаимоотношения, возникающие в гильдии, приводят к разнообразным следствиям, направленным на разделение ниш и снижение конкуренции. У муравьев в настоящее время описаны пространственно-временные и поведенческие аспекты разделения ниш. Однако разделение ниш может происходить и за счет процесса смещения признаков, наиболее распространенный тип которого – смещение морфологических признаков.

Наша работа посвящена исследованию морфологических аспектов организации сообществ у муравьев. Материалом для нее послужили коллекции муравьев, собранные авторами в течение ряда лет в таежных лесах Урала и Западной Сибири, и наблюдения за поведением муравьев в природе. Сборы осуществлялись различными методами (прикопки, площадные и маршрутные учеты, почвенные ловушки и т.д.). Измерения муравьев проведены при помощи микроскопа МБС-10 с окуляр-микрометром.

Таежные ассоциации муравьев в основном включают представителей 4-х родов: *Leptothorax*, *Myrmica*, *Formica* и *Camponotus*. При этом рыжие лесные муравьи могут входить в ассоциацию, как облигатный доминант, а могут и не входить. Размерные распределения типичных представителей таежной ассоциации приведены на рисунке 1. На рисунке 1, А представлена ассоциация без рыжих лесных муравьев. Хорошо видно, что размерные распределения входящих в нее видов практически не перекрываются. Небольшое перекрывание отмечено лишь для *Myrmica* и *Formica lemni*, при этом вершины распределений четко расходятся. Данная картина, очевидно, означает, что между этими видами произошло разделение трофической ниши по размерам. Различия в размерах тела приводят к различиям в размерах потребляемой пищи, что снижает конкуренцию и делает возможным сосуществование (Джиллер, 1988). Аналогичная картина описана Г.М. Длусским (1981) для пустынных муравьев. Следует особо отметить, что нами ни разу не отмечено агрессивных взаимодействий между мирмиками, бурыми лесными муравьями и муравьями-древоточцами, хотя на территории они постоянно встречаются вместе. А вот рыжие лесные муравьи постоянно конфликтуют и с бурыми лесными, и с древоточцами, причем *Camponotus* часто выступает в роли инициатора столкновений.

Появление рыжих лесных муравьев сильно изменяет структуру сообщества (Демченко, 1979). Одна из причин этого отчетливо видна на рисунках 1, Б, В. Размерные распределения рыжих лесных муравьев сильно перекрываются и с формиками, и с мирмиками. Поэтому между ними возникают тесные взаимодействия, и более сильные рыжие лесные муравьи подавляют конкурентов.

Из рисунков 1, Б, В видно также, что разные виды рыжих лесных муравьев, вследствие различий в размерах, должны несколько по-разному воздействовать на структуру многовидовой ассоциации. Это отчетливо видно по результатам встречаемости разных видов муравьев в уловах почвенными ловушками. В присутствии *F. aquilonia* до 90 % и более в уловах – это сами *F. aquilonia*, 8 % – *Myrmica*, и по 1 % – черные *Formica* и *Camponotus*. Часто же северный лесной муравей составляет все 100 %. В присутствии *F. lugubris* его собственная доля составляет около 60-70 %, доля черных *Formica* повышается до 20-30 %, *Myrmica* – до 10-15 %, доля *Camponotus* составляет 1-2 %. Более мелкий северный лесной муравей полностью перекрывает размерное распределение бурого лесного муравья, и в значительной степени – мирмик, и поэтому оказывает на них более сильное воздействие (рис. 1, В). Размерное распределение более крупного волосистого лесного муравья перекрывается с остальными видами не так сильно, поэтому и воздействие его слабее. Без рыжих лесных муравьев доля черных формик и муравьев-древоточцев составляет по 8-10 %, а мирмик – около 80 %.



- 1 – *Leptothorax acervorum*
- 2 – виды *Myrmica*
- 3 – *Formica lemni*
- 4 – *Camponotus herculeanus*
- 5 – *Formica lugubris*
- 6 – *Formica aquilonia*

Рис. 1. Перекрывание размеров у видов муравьев, входящих в таежное сообщество.

А – без *Formica s.str.*, Б – в присутствии *F. lugubris*, В – в присутствии *F. aquilonia*

Полученные результаты позволяют предположить, что таежные ассоциации муравьев складывались не одновременно, и процесс этот начался до появления на территории Евразии рыжих лесных муравьев. Об этом свидетельствуют различия в размерных распределениях, которые не могли возникнуть быстро. Рыжие лесные муравьи явно не вписываются в этот размерный ряд. Вторгаясь на территорию таежной ассоциации, они вызывают значительные изменения. Фактически мы наблюдаем результаты эксперимента, поставленного Природой. Поскольку морфологической “притирки” видов-вселенцев и резидентов еще не произошло, основными механизмами регуляции структуры ассоциаций становятся поведенческие.

Там же, где рыжих лесных муравьев нет, мы можем наблюдать исходное таежное сообщество, вернее, его остатки. В этой связи обращает на себя внимание большой разрыв между распределениями *F. lemani* и *S. herculeanus*. Создается впечатление, что в этом диапазоне размеров мог бы существовать или существовал в прошлом еще один вид. Согласно правилу Хатчинсона (1959, цит по: Джиллер, 1988), отношение размеров тела у видов, использующих сходный ресурс, составляет около 1.3. Это правило очень хорошо описывает таежную ассоциацию с гипотетическим видом, который имел бы размеры 9-13 ед. ок.-микромметра и максимум в области 11 ед. ок.-микромметра (рис. 1, А). Ближе всего к этой области находится как раз *F. lugubris*. Возможно, что гипотетический вид существовал, но был практически повсеместно вытеснен более высокоорганизованными *Formica s.str.*

В заключение следует отметить, что процесс расселения видов муравьев продолжается и в наше время. Широкою экспансию осуществляют огненные и аргентинский муравьи. Процессы, происходящие при этом в ассоциациях муравьев, будут в значительной степени схожи с теми, что мы наблюдаем в таежных ассоциациях.

Работа поддержана грантом РФФИ-«Урал» № 04-04-96140.

ON SOME ASPECTS OF ANTS COMMUNITY ORGANISATION

A. V. Gilev, E. V. Zinovyev

*Institute of Plant and Animal Ecology Ural division of the RAS
gilev@ecology.ran.ru*

The morphological aspects of organization taiga ant's communities were studied. The communities without red wood ants were characterized with the morphological differentiation of niches based on the size of workers. The red wood ants influenced ant species of similar size very strongly. The size differentiation of ants within communities was discussed in relation to origin of taiga ant communities.

МУРАВЬИ И ЗАЩИТА ЛЕСА

Материалы XII Всероссийского мирмекологического симпозиума,
Новосибирск, август 2005 г.

ANTS AND FOREST PROTECTION

Materials of the XII All-Russian Myrmecological Symposium,
Novosibirsk, August 2005

СЕЗОННЫЙ ЦИКЛ КОМПЛЕКСОВ МУРАВЕЙНИКОВ *FORMICA EXSECTA* В ПОДМОСКОВЬЕ

Д.Н. Горюнов

*Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН,
Москва*

azoku@yandex.ru

Целью работы было установление закономерностей в динамике роста муравейников и основания новых гнёзд в крупных поселениях муравьёв *Formica exsecta*.

Материал и методы. Работа проведена на территории Малинского лесхоза Наро-Фоминского р-на Московской обл. В течение пяти сезонов (2000-2004гг.) в модельном комплексе муравейников *F. exsecta* (ME-2) проводили регулярное картирование и измерение диаметра основания муравейников, регистрировали основание и гибель гнёзд.

Результаты. В течение периода исследований численность гнёзд в модельном комплексе увеличилась от 101 до 182 муравейников. Максимальное количество гнёзд (206) было зарегистрировано нами в августе 2003 г. В 2000 г. большая часть новых гнёзд (25 из 28-ми) была основана в июле (рис. 1), в 2001 г. – в июне (26 из 32-х муравейников, основанных в этом году). В 2002 году муравьи начали осваивать новые территории. В течение всех летних месяцев было сооружено относительно большое количество гнёзд: 17 в июне, 24 в июле и 19 в августе. Большинство гнёзд, основанных в августе и сентябре, были размещены на новых территориях. В 2003 году расселение модельного комплекса закончилось, а большинство новых гнёзд возникли в июне. В 2004 году, несмотря на снижение суммарной площади оснований гнёзд (S_n) (рис. 2), в июне было основано 24 муравейника, а в июле – 13.

Кроме 2004г. S_n в модельном комплексе с мая по июнь ежегодно увеличивалась в среднем на 20% (рис. 2). После этого, как правило, наступал этап уменьшения S_n . В 2002г. этап роста затянулся до начала августа, что, скорее всего, связано с освоением новых территорий. В 2000 и 2003 гг. в августе отмечен второй этап роста S_n . Последующее уменьшение S_n в сентябре было обусловлено массовым (более 90% гнёзд) разрушением гнёзд дятлами.

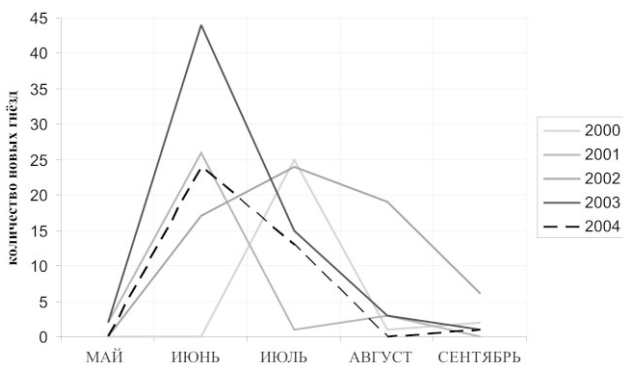


Рис. 1. Основание новых гнезд в комплексе МК-2

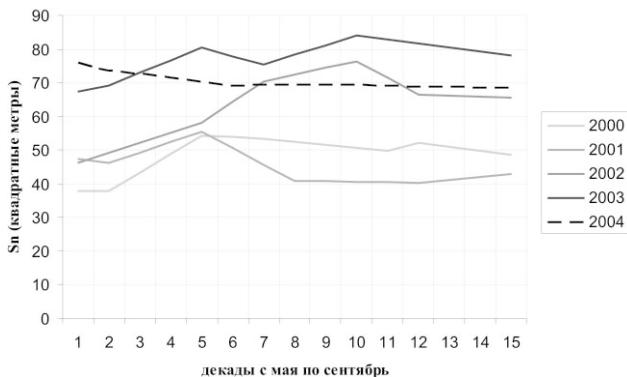


Рис. 2. Динамика S_n комплекса ME-2

Выводы. В поселениях *F. exsecta* массовое основание новых муравейников происходит в июне и июле, причём большинство новых гнёзд создаётся, как правило, в июне.

При расселении комплекса на новые территории период основания новых гнёзд затягивается до сентября.

После этапа роста муравейников, который может продолжаться до августа, суммарная площадь оснований комплексов *F. exsecta* уменьшается. Если период роста заканчивается в июне, то в августе возможен повторный рост муравейников.

Работа поддержана РФФИ (грант № 03-04-49063).

SEASONAL DYNAMICS OF THE NEST COMPLEXES OF FORMICA EXSECTA IN MOSCOW REGION

D.N. Goryunov

*Severtsov Institut of Ecology and Evolution, RAS, Moscow
azoku@yandex.ru*

The most active formation of new nests in the complexes of *F. exsecta* takes place in early summer (June to July). Most of new nests are founded in June, but during the periods of the active territorial expansion of the complexes the formation of new nests may last till September. The growth of the nests occurs in May and June, but occasionally till August. After this growing stage, some decrease in the mean size of the nests may occur. In some years, the second growing stage was observed in August.

МУРАВЬИ И ЗАЩИТА ЛЕСА

Материалы XII Всероссийского мирмекологического симпозиума,
Новосибирск, август 2005 г.

ANTS AND FOREST PROTECTION

Materials of the XII All-Russian Myrmecological Symposium,
Novosibirsk, August 2005

ПУТИ СТАБИЛИЗАЦИИ ВРЕМЕННЫХ НАДСЕМЕЙНЫХ СТРУКТУР У МУРАВЬЕВ

А.А. Захаров

*Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН,
Москва
ferda@bk.ru*

Зоология уже вышла на рубежи, за которыми исследования внутри-популяционных структур, популяций и многовидовых сообществ в отрыве от их биосоциальных характеристик оказываются непродуктивными. Принципы формирования, развития и функционирования социальных структур относятся к числу центральных проблем в современных исследованиях биосоциальности у животных. Все это в полной мере относится к муравьям, являющимся эусоциальными насекомыми и реализующим наиболее сложные и разнообразные формы социального поведения и социальной организации в мире беспозвоночных. Именно у них получили широкое распространение не только различные формы организации сообществ семейного уровня, но и разнообразные надсемейные образования и многовидовые сообщества. Каждый из этих уровней обладает своей спецификой и требует углубленного изучения. В настоящем сообщении рассматриваются явления и события, относящиеся ко второму уровню – уровню надсемейных структур у муравьев. В его основу положены данные картирования и многолетних регистраций межгнездовых обменов в модельных комплексах группы *Formica rufa*, выполненных в мирмекологическом заказнике «Верхняя Клязьма» (Московская область) за 1966-2003 гг.

Основными причинами перестроения и развития социальных структур у муравьев являются организационные и коммуникационные проблемы, эндогенно накапливающиеся в социуме в ходе его существования. Форма организации, вполне эффективная в семье, состоящей из 200–300 особей, оказывается явно недостаточной для нормального функционирования муравейника со стотысячным или миллионным населением. Поэтому естественно, что с увеличением размеров сообщества должна определенным образом усложняться и ее социальная структура.

Развитие структуры поселения осуществляется посредством дискретных процессов дезинтеграции и реинтеграции имеющихся в нем структурных элементов и целых семей. Дезинтеграция обеспечивается тремя

способами социотомии, выполняющими различные функции (Захаров, 2003). *Бинарное деление* ведет к дубликации семей и внутрисемейных структур и в норме необратимо. *Почкование* является способом расселения или же временного рассредоточения семьи и в последнем случае связано с регулярными миграциями части муравьев в пределах кормового участка семьи. *Фрагментация* – как процесс обратимый обеспечивает оперативную реструктуризацию поселений муравьев.

Номинально мы вправе рассматривать как явления надсемейного уровня все случаи наличия между разными муравейниками обменных отношений: переносы расплода, имаго, миграции части особей из гнезда в гнездо и т.п. В зависимости от сроков их существования надсемейные структуры можно разделить на временные (колонии, квазиколонии, квазифедерации) и постоянные (первичные и вторичные федерации).

Надсемейные системы у муравьев могут возникать различными путями:

А) В результате саморазвития и социотомии исходных социумов, как формируются колонии (КН) и первичные федерации (ФП).

Б) Объединением в единую систему ранее обособленных семей и колоний, что ведет к формированию квазифедераций (Zakharov, 1994) и при локальном перенаселении – вторичных федераций (ФВ).

В) Как следствие сильных экзогенных воздействий на отдельные муравейники и их комплексы, когда поврежденные и/или фрагментировавшиеся муравейники инициируют интенсивные межгнездовые обмены, в которые нередко вовлекаются неповрежденные гнезда, и образуются квазиколонии (Захаров, 2005).

Квазифедерация (КФВ) – объединение нескольких взрослых муравейников, спонтанно возникающее в периоды максимальной миграционной активности муравьев. Периодические обмены между активными муравейниками относятся к числу весьма обычных явлений в их жизни. Такие обмены начинаются поздней весной и имеют пик активности в июне, – после завершения ремонта гнезд, во время разворачивания территориальной системы муравейников. В эти же сроки *Formica s.str.* формируют отводки и вспомогательные гнезда. Второй пик обменной активности у рыжих лесных муравьев – осенью, после выведения последнего поколения рабочих. Фенологические сроки формирования квазифедераций у группы *Formica rufa* совпадают с периодами регулярных этапов летнего расселения и осеннего объединения в поселения *M.rubra* (Захаров, Федосеева, 2005) и *F. exsecta* (Горюнов, 2003). Примечательно, что подобная активность у *F. fusca*, *Lasius niger*, *Solenopsis invicta* оказывается максимальной в те же сроки. Это предполагает единую мотивационную основу рассматриваемых явлений.

Формирование квазифедераций и федераций начинается сходным образом: между крупными муравейниками сооружаются буферные гнезда, через которые производится обмен особями. Однако дальнейшее развитие событий будет зависеть от числа участвующих в обменах гнезд, их мощности и плотности поселения в комплексе. Для формирования

вторичной федерации система должна включать не менее 12 активных муравейников со средним диаметром купола $d_m = 1$ м или же 8 гнезд с $d_m = 1.2$ м. При меньшем числе гнезд система оказывается неустойчивой и существует от 0.5 до 4 месяцев (таблица 1).

Таблица 1. Зависимость характеристик квазифедерации от ее размеров, при $d_m = 1.0$ м.

Число гнезд в квазифедерации (N_n)	Количество квазифедераций в учетах	Длительность связей, месяцы одного сезона	Вероятность возобновления той же схемы связей в двух последующих сезонах	Вероятность сохранения схемы связей в течение трех лет
3	26	0.5 – 1.5	0.12	0
4 – 5	31	1.0 – 2.0	0.10	0
6 – 7	18	1.5 – 3.0	0.11	0
8 – 10	9	2.0 – 4.0	0.33	0.11

В благополучных комплексах, состоящих из растущих муравейников (категория А, по: Захаров, 2003), временные связи почти всегда возникают между гнездами общего происхождения (одной родственной группы). При депопуляции комплекса и гибели значительной части муравейников, квазифедерации становятся более гетерогенными, но образуются значительно реже.

Для длительного и устойчивого существования вторичная федерация должна состоять из значительного числа муравейников ($N_n = 14-18$). Это, по-видимому, связано с приобретением крупной системой достаточной инерции, когда большое разнообразие элементов системы, выходя на новый качественный уровень, делает реальной выработку устойчивого единого запаха системы. Попытки установления федеральных связей между муравейниками *Formica aquilonia* наблюдались в мирмекологическом заказнике «Верхняя Клязьма» (Московская обл.) ежегодно в течение всего срока наблюдений. Оказалось, что при $N_n < 6$, связи между ними редко существуют более 1.0-1.5 месяцев и лишь случайно складываются по той же схеме на следующий год. При $N_n = 8$ возникают сетевые связи, но они приобретают устойчивый характер только, если данная система присоединится к уже существующей федерации. Поэтому для таких неустойчивых образований федерального типа и используется термин «квазифедерация» (Zakharov, 1994).

Квазиколония (ККН) – временное объединение первичных и вторичных муравейников, возникающее в результате повреждения и/или фрагментации исходных гнезд. Образование квазиколоний инициируется пострадавшими, ставшими малочисленными семьями. При фрагментации активных муравейников вторичные гнезда – фрагментанты обычно сохраняют обменные связи, что делает возможным их последующую реинтеграцию (Захаров, 2003). Возникающая при этом квазиколония прекращает свое существование по завершении процесса реин-

теграции. Можно отметить, что объединения гнезд, возникающие при групповом размещении искусственных отводков (Захаров, 1968), формируются и трансформируются по сценарию квазиколоний.

Для возникающих в результате фрагментации семей-плеяд квазиколоний, а также для возникающих путем почкования настоящих колоний существует потенциальная возможность сохранения сложившейся системы в течение значительного срока – до 15 лет. Такая система должна состоять только из двух муравейников: материнского и одного отводка или же из двух гнезд-фрагментантов и поэтому получила название «диада» (Захаров, 2003).

Диада (ДД) – два синхронно растущих муравейника, связанные устойчивыми в ряду лет интенсивными обменами. Гнезда могут находиться на общем валу исходного муравейника или же вне него, в нескольких метрах друг от друга. Зарегистрированный мною максимальный срок существования диады у рыжих лесных муравьев – 15 лет. Ключевым условием сохранения диады является синхронный рост обоих муравейников. Обмены, достаточно интенсивные, чтобы поддерживать лояльные отношения семей, способствуют и синхронизации их роста. Нарушение синхронности роста входящих в диаду муравейников заканчивается их слиянием в одном гнезде. При прекращении роста обоих членов диады происходит постепенное прекращение связей между ними.

При экзогенной фрагментации муравейников *Formica aquilonia* и *F. lugubris* до 12% вторичных муравейников создают диады (Захаров, 2003). Переход в состояние диады настоящей колонии – событие более редкое, провоцируемое резкой депопуляцией материнского муравейника в период активных летних обменов. Тогда обмены между гнездами могут интенсифицироваться, и ставшие сопоставимыми по своим размерам муравейники переходят в режим синхронного роста.

После фрагментации крупных гнезд иногда складываются относительно устойчивые системы из трех муравейников (*триады*). Однако срок существования системы из трех элементов оказался существенно меньшим, чем из двух – до 7 лет. Обычно образующие триаду семьи в течение 1-3 лет с момента образования объединяются в одном гнезде или переходят в диаду. По-видимому, меньшая устойчивость во времени триад обусловлена возрастающими трудностями синхронного роста муравейников с увеличением их числа в системе.

В центре всех этих процессов остаются семьи, решающие интенсификацией обменов и миграционной активности вопросы внутрисемейной реструктуризации. Установление обменных связей с другими муравейниками можно рассматривать как способ стабилизации и сохранения семьи путем частичной миграции. В определенных ситуациях он может вылиться в образование отводка или летних гнезд, появление квазифедераций, а при сильных экзогенных воздействиях и квазиколоний. Эти образования практически постоянно присутствуют в развивающемся комплексе муравейников, внося определенное стихийное начало в его развитие.

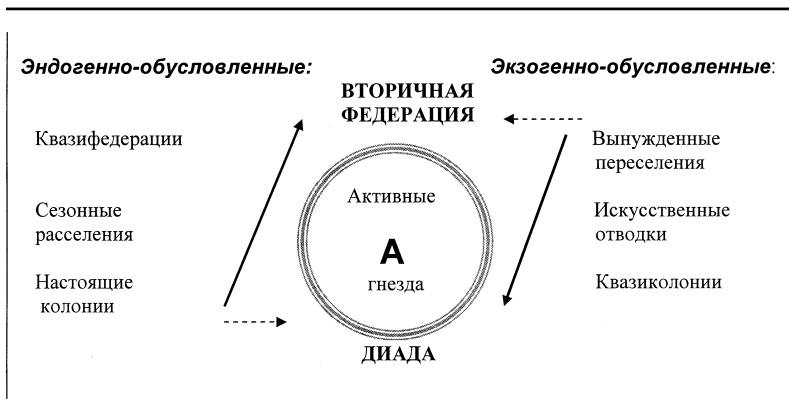


Рис. 1. Общая схема перехода в устойчивое состояние эндогенно- и экзогенно обусловленных временных надсемейных структур

Сопоставление процессов саморазвития эндогенно (колоний, квазифедерций) и экзогенно (квазиколоний) возникающих надсемейных структур у муравьев выявляет наличие двухполюсной системы перехода таких образований в устойчивое состояние, – во *вторичные федерации* и *диады*, что имеет принципиальное значение для понимания общих принципов формирования и развития временных и постоянных надсемейных структур у социальных насекомых. Первые формируются через квазифедерации активно развивающимися муравейниками и настоящими колониями и оказываются тем устойчивее, чем больше муравейников в них входит. Вторые складываются в возникающих после фрагментации квазиколониях и приобретают устойчивость при наличии в системе всего лишь двух муравейников. Вторичные федерации и диады качественно различаются по специфике формирования, размерам, схеме связей, условиям своего существования.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (03-04-49063) и Программы «Биологические ресурсы» ОБН РАН (№ 2.3.2).

STABILIZATION WAYS OF TEMPORARY SUPERFAMILIAL STRUCTURES IN ANTS

A.A. Zakharov

Severtsov Institut of Ecology and Evolution, RAS, Moscow

ferda@bk.ru

The presence of a bipolar system of switching the temporary superfamilial structures to a stable condition has been shown in ants, *Formica rufa*-group, i.e. to secondary federations (under an endogenous origin of quasi-federations) or to dyads (under an exogenous fragmentation of familiepleiads).

МУРАВЬИ И ЗАЩИТА ЛЕСА

Материалы XII Всероссийского мирмекологического симпозиума,
Новосибирск, август 2005 г.

ANTS AND FOREST PROTECTION

Materials of the XII All-Russian Myrmecological Symposium,
Novosibirsk, August 2005

ОСОБЕННОСТИ РЕГУЛЯЦИИ ФУРАЖИРОВКИ У МУРАВЬЕВ *FORMICA S.STR.*

Л.А. Малоземова¹, А.В. Гилев²

¹Уральский государственный педагогический университет

²Институт экологии растений и животных УрО РАН

gilev@ecology.ran.ru

Для многочисленных семей рыжих лесных муравьев обязательным условием существования является постоянное поступление пищи в гнездо, белковой для личинок и углеводной для взрослых особей. Ранее нами (Малоземова, Гилев, 1992) было высказано предположение о наличии постоянного потока пади в гнездо муравьев и приведены некоторые факты, подтверждающие его. Количество пади, поступающее в гнездо в единицу времени, определяется исключительно потребностями семьи и в целом пропорционально численности рабочих особей в семье. Для поддержания потока пади на необходимом уровне в меняющихся условиях среды семья муравьев должна обладать определенными механизмами регуляции. Настоящая работа посвящена исследованию этих механизмов.

Наблюдения проводились в 1985-1991 гг. в окрестностях Биостанции УрГУ (Свердловская обл., Сысертский р-н) на 4 гнездах муравьев *Formica s.str.* (2 гнезда *F. polyctena*, 1 – *F. rufa*, 1 – *F. pratensis*). Проведено несколько серий наблюдений за активностью и скоростью движения муравьев-трофобионтов на тропах и за динамикой размеров и средней разовой нагрузки поднимающихся и опускающихся муравьев.

В ходе работы получены следующие результаты:

1. Муравьи способны поддерживать высокую постоянную активность трофобионтов на тропах в широком диапазоне температур, а также в условиях высокой влажности, тумана и дождя. В условиях дневного максимума активности в диапазоне температур от 14°C до 32°C активность на тропах к колониям тлей удерживалась на уровне 80-100 особей/мин. Скорость движения муравьев при этом линейно возрастала с ростом температуры от 0.4-0.5 до 2.8-3.1 м/мин. Очевидно, что при низкой скорости движения высокая активность достигает

ся за счет большего количества муравьев на тропе. Показатель посещаемости (Muller, 1960) при этом изменялся от 30-40 особей/м тропы при высокой скорости муравьев до 100-120 особей/м тропы при низкой скорости. Данные показатели связаны простой формулой:

$$\text{Активность (особей/мин)} = \text{Посещаемость (особей/м тропы)} \times \text{Скорость (м/мин)}.$$

Аналогичные закономерности наблюдаются и в дождливую погоду, когда высокая влажность препятствует движению муравьев. Таким образом, высокая активность на тропях может поддерживаться как за счет скорости движения, так и за счет выхода дополнительного количества рабочих муравьев, вероятно, из числа резервных пассивных фуражиров. А постоянная высокая активность – это одно из условий поддержания постоянного потока пади в гнездо.

2. Как было неоднократно показано (Гилев, Малоземова, 1989; Малоземова, 1975, 1990; Малоземов, Малоземов, 1976), наблюдается закономерная суточная изменчивость муравьев-трофобионтов: утром и поздно вечером на тропях работают более крупные муравьи, днем – более мелкие. Такая закономерность характерна для всех изученных видов муравьев. Нами было высказано предположение, что соотношение крупных и мелких муравьев также зависит от температуры – чем ниже температура, тем выше доля крупных рабочих. Летом в условиях Среднего Урала температура ночью может опускаться ниже 10°C. При этом работа трофобионтов не прекращается. Дальнейшие наблюдения действительно показали наличие достоверной отрицательной корреляции средних размеров муравьев-трофобионтов с температурой воздуха ($r = -0,61$). Доля крупных рабочих возрастала не только в темное время суток, но также и в прохладную погоду, и во время дождя. Крупные рабочие могут унести больше пади, их нагрузка, по нашим наблюдениям, превышает нагрузку мелких рабочих почти в 2 раза. Таким образом, изменение соотношения крупных и мелких муравьев может рассматриваться как еще один механизм поддержания постоянного потока пади. Снижение активности муравьи могут компенсировать увеличением доли крупных особей на тропе.

3. Обнаружено, что в течение всего сезона суммарная активность муравьев-трофобионтов на основных деревьях с наиболее многочисленными колониями тлей остается примерно постоянной. При этом роль отдельных деревьев может меняться. Так, в июле отмечена максимальная активность муравьев на сосне. В августе происходил подъем активности на осине и березе, тогда как на сосне активность снижалась. Эти изменения отмечались и ранее и связаны с особенностями сезонного развития тлей на разных породах деревьев (Muller, 1960).

Таким образом, семья муравьев способна активно регулировать поступление пади в гнездо и обладает целым рядом механизмов для

поддержания потока пади на необходимом уровне. Эти механизмы, по нашим наблюдениям, срабатывают с некоторым запаздыванием. Скорее всего, они запускаются в ответ на изменение количества пади, поступающего в гнездо, по принципу обратной связи, хотя не исключено и участие некоторых сигнальных факторов, таких, как уровень освещенности.

**PECULIARITIES OF FORAGING REGULATION
IN RED WOOD ANTS *FORMICA S.STR.***

L.A. Malozyomova¹, A.V. Gilev²

¹Urals State Pedagogical University

²Institute of Plant and Animal Ecology UD RAS

gilev@ecology.ran.ru

The mechanisms of regulation of honeydew flood were studied. The activity of ants on trees depends on its amount and speed of movement. In condition of low temperatures and high moisture the large workers go to aphid colonies and transport the honeydew. Ants may change types of trees with aphid colonies in relation to seasonal cycles of aphids.

**ГНЕЗДОВАНИЕ НЕОТРОПИЧЕСКОЙ ОСЫ
METAPOLYBIA CINGULATA (FAB.) (HYMENOPTERA:
VESPIDAE: POLYBIIINI) В АНТРОПОГЕННЫХ
ЛАНДШАФТАХ ТРИНИДАДА**

Л.Ю. Русина¹, Л.А. Фирман¹, К.К. Старр²

¹Херсонский государственный университет

²Вест-индский университет, Сант-Августин, Тринидад и Тобаго
lrusina@yandex.ru, l-firman@yandex.ru, ckstarr99@hotmail.com

Роевая оса – *Metapolybia cingulata* (Fab.) – населяет тропические леса и антропогенные ландшафты от Мексики через Центральную и Южную Америку до Перу, Боливии и Парагвая (Richards, Richards, 1951). Гнездится на стволах деревьев или в укрытиях, создаваемых человеком, – под металлическими крышами зданий, сараев и навесов, бетонными перекрытиями и балками. Округлые или овальные гнезда представляют собой плоский сот, покрытый оболочкой серого цвета, который основаниями ячеей прикреплен к субстрату. Имеется вход в виде чуть приподнятого и удлинённого на периферии края оболочки. Самое крупное гнездо этого вида известно из Тринидада: 92 см в длину и 13 см в ширину (Fitzgerald, 1938). Семьи – полигинны, морфологические различия между самками и рабочими отсутствуют (Richards, Richards, 1951). Однако у этого вида, как и у других видов метаполибий, в большинстве молодых семьях отмечена моногиния, которая регулируется рабочими и агрессивными взаимодействиями самок (Forsyth, 1975; West-Eberhard, 1973). Позже с увеличением семьи развивается вновь полигиния (Forsyth, 1975). Рабочие из одного гнезда могут перелетать в другое, вероятно, родственное, где их принимают без агрессии, по-видимому, из-за сходства запахов (Forsyth, 1976). Известны случаи агрессивного внедрения в молодую семью чужой самки и захват ею доминантной позиции (Forsyth, 1975).

В тропическом лесу гнезда метаполибий, также как и ряда других ос-полистин, встречаются редко, возможно из-за того, что часто бывают разрушены муравьями *Aceton* (Jeanne, 1979, 1982). При приближении к осиному гнезду муравьев-кочевников, о котором осы узнают по их запаху, стражи семьи издают сигналы тревоги (Chadab, 1979; Chadab,

Rettenmeyer, 1979). Семья формирует рой и перелетает в другое место. Расстояние миграции невелико – от 3 до 20 м (Forsyth, 1981).

Реакция на другие виды муравьев может быть иной. Заползший на оболочку гнезда муравей *Azteca* выбрасывается стражей. Гнезда роевых видов ос никогда не остаются без охраны, чем и обусловлена их большая устойчивость по сравнению с примитивными видами ос-полистин, основывающих гнездо в одиночку или группой самок-основательниц (Forsyth, 1981). Более того, ряд видов полистин приспособились селиться на деревьях с гнездами муравьев-ацтеков, и их гнезда тогда оказываются недоступны для муравьев-кочевников (Fitzgerald, 1938).

Выживание семьи метаполибий возрастает при переселении в антропогенный ландшафт, куда муравьи-кочевники практически не заходят (Jeanne, 1975a). Особенно часты такие перемещения роевых видов ос в сухой период. Однако выживание семей в укрытиях, создаваемых человеком, как и лесу, также невысокое, но причины их гибели остаются не выясненными. В данном исследовании мы сопоставляем выживаемость и активность семей в фазе роения и в фазе рабочих, поселившихся рядом с человеком.

Исследования проводились с 25 октября 2004 по 16 января 2005 в деревне Кора, расположенной в 18 км от г. Сант-Августин на острове Тринидад. Климат – субэкваториальный. Среднегодовая температура – 26-27°C. Осадки от 1200 мм в год на западе острова до 3800 на северо-востоке. В районе исследований преобладают первичные и вторичные вечнозеленые леса. Период исследований совпал с сезоном дождей. *M. cingulata* – единственный вид метаполибий на острове (Starr, Hook, 2003). Суточная активность 5 семей с рабочими и 1 роевой семьи через две недели после начала ее гнездования была изучена в последней декаде ноября – начале декабря. В двух роевых семьях и одной в фазе рабочих на самок были надеты индивидуальные кольца, что позволило собрать данные о поведенческой организации этих семей. Для стимуляции строительной активности в гнезде в фазе рабочих каждые 3-4 дня убрали часть гнездовой оболочки. При изучении онтогенеза фуражировочного поведения помимо прямых двухмесячных наблюдений за отдельными мечеными осами проводили удаление из семьи активных фуражиров.

Из 75 найденных гнезд три (4%) гнезда находились в фазе роения и строительства до выхода рабочих, 21 гнездо (28%) – после выхода рабочих (от 15 до 62 см), остальные – были брошены (68%). Большинство брошенных гнезд (более 70%) имеют размеры гнезд роевой фазы (от 3 до 10 см), по-видимому, они были основаны в предшествующий сухой период года, когда чаще наблюдаются рои.

Первые вылеты рабочих из гнезда начинаются около 6 часов утра, а заканчиваются в 19.00 вечера. Максимальная фуражировочная активность отмечена с 10.30 до 11 и с 13.30 до 14.30 – 12 вылетов и 24 приле-

та за 10 минут для крупных семей и 3 вылета и 5 прилетов для маленьких семей. Доставка корма и строительного материала не прекращается и в дождь, хотя активность ос может несколько снижаться.

Степень специализации рабочих в семье, по-видимому, определяется ее возрастом. В роевой семье поставщики строительного материала приносили воду. В семье после выхода рабочих фуражиры как правило специализированы на доставке одного из типов материала.

Сборщики строительного материала сами не строят, а передают доставленный груз 1-2 строителям. Последние разделяют строительный материал между несколькими рабочими.

Удаление поставщиков строительного материала показало, что ими становятся рабочие особи в возрасте 5-7 дней, которые на гнезде были отмечены лишь как няньки.

Охотиться осы могут начинать в двухнедельном возрасте и позже. Часть поставщиков животного корма в раннем возрасте были няньками и строителями ячей и гнездовой оболочки.

Удаление оболочки гнезда в 3-х роевых семьях привело к тому, что только на одном, самом большом из них, она была восстановлена. Два других гнезда были покинуты, на них осталось по 6-8 рабочих. В 3-х гнездах с рабочими удаленные оболочки были восстановлены. Таким образом, роевые семьи более чувствительны к повреждению гнезда.

Период от начала роения, затем строительства гнезда и до выхода рабочих, по-видимому, один из чувствительных в жизни семьи. Различают 2 способа роения: 1) почкование (вылет из зрелой материнской семьи, продолжающей функционировать, молодых самок и рабочих); 2) миграция (перемещение семьи после ее разрушения хищниками или обнаружения рейда муравьев-кочевников) (Forsyth, 1981). Возможно, у метаполибий могут встречаться и другие формы роения – социотомия, например, которую мы наблюдали у *Protopolybia exigua* (Saussure). В отличие от муравьев у последнего вида осы социотомия протекает значительно быстрее – в течение недели. Примечательно, что способы основания семьи в разных группах общественных насекомых сходны (Захаров, 1991).

Интересно, что значительные вариации в соотношении самки–рабочие в роевой семье и неодинаковость ее возрастной структуры рабочих обычны у *M. azteca* Araujo (Forsyth, 1981), тогда как в рое *Apis mellifera* L. возрастная структура относительно предсказуема (Butler, 1940, цит. по Forsyth, 1981). В роевой семье *M. azteca* 40-82% рабочих входят в состав охраны, а только 20% – фуражируют (Forsyth, 1981). Мы предполагаем, что каждый рой *M. cingulata* также имеет уникальный состав. Гибель поставщиков строительного материала и отсутствие молодых рабочих в рое может приводить к разрушению семьи. Различия в механизмах организации семьи роевых полистин, специфики кастового состава и в том числе регуляции строительно-

го поведения показаны на примере небольшого числа видов, преимущественно, *Metapolybia* и *Polybia* (Jeanne, 1986, 1990, 1991, 1996, 2003; Karsai, Balazsi, 2002; Karsai, Wenzel, 2000; O'Donnell, 2001; O'Donnell, Jeanne, 1990 и др.). Сравнительное изучение структуры и организации семьи и популяции разных видов и родов является важным этапом для понимания путей эволюции роевых ос-полистин и их филогенетических ограничений.

Таким образом, общая выживаемость семей *M. cingulata* невысока, однако значительно выше, чем у примитивных ос-полистов в умеренных широтах (Yamane, 1996) или же по нашим данным у полистов и мисхоциттарусов в Тринидаде. Устойчивость семьи к повреждающим факторам зависит от количества взрослых особей на гнезде, а потому увеличивается с возрастом. Наиболее высок процент гибели семей до появления новых рабочих. Существенный вклад в выживание роевой семьи *M. cingulata* вносит ее количественный, кастовый и возрастной состав.

**THE NESTING OF NEOTROPICAL WASP
METAPOLYBIA CINGULATA DUCKE (HYMENOPTERA:
VESPIDAE: POLYBIINI) IN ANTHROPOGENIC
LANDSCAPES OF TRINIDAD**

L. Yu. Rusina¹, L. A. Firman¹, C. K. Starr²

¹*Kherson State University*

²*The University Of The West Indies, St. Augustine, Trinidad & Tobago*
lirusina@yandex.ru, l-firman@yandex.ru, ckstarr99@hotmail.com

Metapolybia cingulata in Trinidad commonly nests on different man-made construction. Twenty one nests of Caura village *M. cingulata* population were active, three were swarms, while fifty one were abundant. The abundant nests were relatively small ranging from 3 to 12 cm in length. Considerable variations in both swarm and postemergent colonies structure were recorded and they are discussed with connection of failure rate of swarms in dry season.

Межвидовые отношения



Interspecies relations

МУРАВЬИ И ЗАЩИТА ЛЕСА

Материалы XII Всероссийского мирмекологического симпозиума,
Новосибирск, август 2005 г.

ANTS AND FOREST PROTECTION

Materials of the XII All-Russian Myrmecological Symposium,
Novosibirsk, August 2005

ЦЕНОТИЧЕСКИЕ ОТНОШЕНИЯ В МУРАВЕЙНИКАХ: РАЗНООБРАЗИЕ И РАСПРЕДЕЛЕНИЕ РАКОВИННЫХ АМЕБ (PROTISTA, TESTACEA)

Г.А. Корганова¹, А.А. Ракхлеева²

¹Институт проблем экологии и эволюции РАН, Москва

²Московский государственный университет, факультет
Почвоведения,

¹korganova@sevin.ru, ²rakhleeva@soil.msu.ru

Муравейники – специфические биотопы, формирующиеся в почвенном и напочвенном ярусах и достигающие в лесных экосистемах высокой плотности. Накопление растительных остатков, элементов минерального питания в постройках муравьев способствуют концентрации микрофлоры и микрофауны, мелких членистоногих и других групп педобионтов, что существенно влияет на состав и распределение почвенной биоты и активизирует почвообразовательные процессы. Микроклиматические условия, устанавливающиеся в муравейниках (в особенности в крупных, с хорошо выраженными куполом и валом), поддерживаются за счет активной их регуляции и выражаются в относительном постоянстве температуры и влажности, уровень которых заметно отличается от окружающей среды (Захаров, 1980).

Немногочисленные и разрозненные исследования животного населения муравейников затрагивают в основном микрофауну и микрофлору и демонстрируют определенные качественные и количественные отличия фоновых и подопытных группировок. Показаны, в частности, сезонная динамика численности и концентрация микроартропод (коллембол) на разных уровнях построек малого лесного муравья (Стебаева, 1979), различия в видовом составе ногохвосток в постройках *Formica* и *Myrmica* (Слепцова, 1998), увеличение разнообразия альгофлоры в почве, подверженной влиянию муравьев, а также рост численности и смена доминирования отдельных групп протистофауны в муравейниках ряда видов (Лиховидов, 1979). Указанные различия регулируются главным образом содержанием гумуса и уровнем влажности, а также биотическими взаимоотношениями, причем простейшие выступают в качестве биологического регулятора численности водорослей. В центре купола *Formica*

polycytena наблюдали снижение видового разнообразия водорослей из-за пресса хищников – активного выедания их коловратками и инфузориями (Пивоварова, 1987). Мирмекофилы в группировках коллембол, по данным Резниковой и Слепцовой (2003), составляют лишь небольшую часть, основная масса видов и спектр жизненных форм обычны для локального микроэдафона. Специфика группировок коллембол в муравейниках касается в основном их структуры, зависит от расположения гнезда, его возраста, размера и выражается в мозаичности сообществ, формирующихся в близко стоящих постройках.

Раковинные амебы (тестаци), составляющие значительную часть нанофауны лесных почв, в муравейниках не изучались. В то же время эта группа простейших весьма информативна для понимания особенностей формирования населения и ценологических связей в гнездах муравьев. Потребляя в основном бактерии, нитчатые и одноклеточные водоросли, грибы, а также непосредственно разлагающиеся растительные остатки, тестаци являются значимым компонентом трофических цепей в лесных экосистемах. Постройки муравьев как специфические местообитания отличаются от интактной почвы не только обогащением органикой, особым микроклиматом, но и механическим составом материала гнезда, представляющего собой рыхлый, грубогумусированный субстрат. Именно эти факторы являются определяющими при формировании сообществ тестаций в естественных условиях. Разнообразие и структура группировок раковинных амеб в муравейниках могут рассматриваться как реализация одного из направлений микроэволюционных процессов, а сам муравейник – как естественно сформировавшаяся модельная система, экологические показатели которой служат векторами преобразования фоновых сообществ животных.

Особая информативность этой группы ризопод связана также с наличием твердой раковинки, сохраняющейся в почве даже после отмирания самой амебы и дающей сведения не только о таксономическом статусе организма, но и о составе жизненных форм и экологических групп в локальной фауне. Последние представляют собой комплексы видов, тяготеющих к той или иной среде и составляющих в ней доминирующую либо заметную часть населения тестаций, придавая ему узнаваемый облик. Именно формирование экологических групп, представленных специфическими жизненными формами, определяет высокий диагностический потенциал тестаций и возможности их использования в качестве объектов биоиндикации среды.

Раковинных амеб изучали в лесных массивах Мирмекологического заказника «Верхняя Клязьма» (Московская обл.). Объектом исследования был муравейник *Formica lugubris*, сформированный на дерново-подзолистой почве в ельнике кислотно-зеленомошном, со следующими размерными характеристиками (см): диаметр вала (D) = 180, диаметр купола (d) = 130, диаметр старого вала (Dc) = 450, высота гнезда (H) = 90, высота купола (h) = 45. Образцы отбирали осенью 2003 г. с поверх-

ности и внутренней части купола, из середины гнездового вала, а также послойно из подстилки (A0) и гумусового горизонта (A1) фоновой почвы. На начальном этапе работы определяли видовой состав раковинных амёб в двух контрастных субстратах: верхней части покровного слоя купола (1) и гнездовом валу (2). Из воздушно-сухих образцов изготавливали водную суспензию (1 г субстрата + 100 мл воды), которую после соответствующей подготовки (Рахлеева, Корганова, 2005) микроскопировали на временных препаратах при увеличении $\times 400$ в 15-ти повторностях для видовой идентификации тестацей и их количественного учета. Последний включал численность отдельных видов и суммарное обилие раковинок.

В образце 1 обнаружено 13 видов, из которых 7 составляли практически весь пул (90%) суммарной численности (2000 экз./1 г воздушно-сухого субстрата). Среди них эудоминантами были представители лобозной таксономической группы (подкласс Testacealobosa): *Centropyxis aerophila*, *C. sylvatica*, *Phryganella acropodia* и *Cyclopyxis kahli* (при преобладании *C. aerophila*), на долю субдоминантов (*Cyclopyxis eurystoma*, *Centropyxis aerophila shagnicola*, *Arcella catinus*) приходилось лишь 10% численности доминирующего комплекса. Филозные формы (Testaceafilosa) бедны (единичные экземпляры на препарате) и были представлены шестью видами: *Euglypha laevis*, *E. rotunda*, *E. ciliata*, *Trinema lineare*, *Tracheleuglypha acolla* и *Corythion dubium*. Большая часть указанных видов – компоненты типичного аэрофильного комплекса, развивающегося в аэральных средах. В то же время достаточно велика доля форм, тяготеющих к почве (до 30% суммарного количества раковинок), однако общая численность поверхностной группировки сравнительно невелика: заметна определенная ее обедненность (слабое развитие филозной группировки), что можно отнести за счет повышенной однородности субстрата (практически исключительно неразложившаяся еловая хвоя).

В образце 2 найдено 12 видов тестацей. Доминирующий комплекс представлен 8-ю лобозными видами, из которых часть (*Centropyxis sylvatica*, *Cyclopyxis kahli*, *Cyclopyxis eurystoma*) совпадают с предыдущим образцом, в то время как другие утрачивают свои доминирующие позиции. Так, доля наиболее характерного представителя аэрофильного комплекса – *Centropyxis aerophila*, достигавшая в покровном слое муравейника 35%, становится ничтожно малой, уступая место *Centropyxis sylvatica* (21%), экология которого более ориентирована на почвенную среду обитания. Столь же, как и в покровном слое, бедны филозные формы, хотя их общая численность выше (несколько экземпляров на препарате). Суммарная численность раковинок (3600) в образце 2 существенно превышает таковую купола.

Наиболее резко разделяет комплексы тестацей двух исследованных сред – покровного слоя купола и гнездового вала – сокращение в

последнем собственно аэрофильного комплекса и резкое усиление экологической группы геофилов и геобионтов, главным образом за счет развития богатой популяции типичного ее представителя – *Plagiopyxis penardi*. Численность вида, полностью отсутствующего в образце (1), в образце (2) достигает 60%, а совместно с почвенными *Cyclopyxis kahli* и *Centropyxis sylvatica* – 80% суммарной в образце. Доминирование перерчисленных представителей семейств Centropyxidae, Cyclopyxidae, тяготеющих к почвенной среде, и главным образом обилие *P. penardi* (Plagiopyxidae) – свидетельство коренного изменения условий обитания в субстрате (2). Действительно, в отличие от сухого, не мацерированного хвойного опада покровного слоя купола, гнездовой вал содержит материал лесной подстилки, трансформированный за счет активной жизнедеятельности обитателей муравейника. Переработанные органические остатки – грубогумусированный, постепенно разлагающийся рыхлый субстрат – визуально сходен со слоями А0F и А0Н подстилки, которые являются оптимальными местообитаниями для развития тестацей, медленный темп размножения которых требует стабильного притока пищи. Дальнейшие исследования этой группы простейших как компонента населения муравейников расширят представления о животных сообществах и биоценологических связях в разновозрастных муравейниках разных видов.

Работа поддержана грантом РФФИ 03-04-49085.

CENOTIC RELATIONSHIP IN ANT-HILLS: DIVERSITY AND DISTRIBUTION OF SHELL AMOEBAE (RHIZOPODA, TESTACEA)

G.A. Korganova¹ & A.A. Rakhleeva²

Severtsov Institut of Ecology and Evolution, RAS, Moscow
Moscow State University, Soil science dept.

¹korganova@sevin.ru, ²rakhleeva@soil.msu.ru

Shell amoebae (Testacea) are diverse and numerous in terrestrial and soil habitats in forest ecosystems where ant-hills are especially dense. Testacean complexes were studied in upper layer (1) and in inside part (2) of *Formica lugubris* ant-hill. 15 testacean species (mainly Testacealobosia) were revealed in total, numbers being 2 and 3.6 ths. of shells in 1 g of air-dried substrate, respectively. In the sample (1: 13 species) *Centropyxis aerophila* – a typical species in aerophilic complex – was estimated as eudominant (35%), in the sample (2: 12 species) geophile *C. sylvatica* (21%) had the dominant position. Rich population of geobionte *Plagiopyxis penardi* in (2) is considered as the most sharp difference between testacean complexes in the two ant-hill layers, explained by the habitats specificity: (1) dry, not macerated coniferous needles whereas (2) – light decomposed organic material, optimal for geobionts development.

МУРАВЬИ И ЗАЩИТА ЛЕСА

Материалы XII Всероссийского мирмекологического симпозиума,
Новосибирск, август 2005 г.

ANTS AND FOREST PROTECTION

Materials of the XII All-Russian Myrmecological Symposium,
Novosibirsk, August 2005

ФАУНА ЖЕСТКОКРЫЛЫХ (*COLEOPTERA*) ГНЁЗД ПЕРЕПОНЧАТОКРЫЛЫХ НАСЕКОМЫХ СЕВЕРНОГО КАВКАЗА

С.В. Пушкин

Ставропольский государственный университет
serg_p@avn.skiftel.ru

На основании девяти летних полевых сезонов 1996 – 2004 гг. проведено исследование колеоптерофауны гнёзд перепончатокрылых насекомых (Hymenoptera) на территории Северного Кавказа (Краснодарский, Ставропольский края, Ростовская, Астраханская области, Карачаево-Черкесия, Северная Осетия, Адыгея, Калмыкия, Дагестан). Нами выявлено 320 экземпляров видов из семейств: *Dermestidae*, *Cryptophagidae*, *Leodidae*, *Silphidae*, *Staphilinidae*, *Carabidae*, *Nitidulidae*, *Anthicidae*, *Elateridae*, *Histeridae* – симбионтов (в широком смысле этого слова) гнёзд перепончатокрылых (Hymenoptera). Достоверно удалось идентифицировать 40 видов жесткокрылых. Ниже приводится краткая характеристика распространения выявленных видов на территории исследования.

Заметное место среди сожителей гнёзд перепончатокрылых занимают кожееды: *Dermestes fuliginosus* Rossi, 1792; *D. olivieri* Lepesme, 1939; *Attagenus panterinus* (Ahrens, 1814); *Trogoderma glabrum* (Herbst, 1783); *T. variabile* Ballion, 1878; *Phradonoma villosulum* (Duftschmid, 1825). Возле гнёзд в аридных стациях сосредотачивается группа энтомоэктофагов-герпетобионтов – *Ctesias serra* (Fabricius, 1792); *Anthrenus verbasci* (Linnaeus, 1767); *A. museorum* (Linnaeus, 1761); *A. fuscus* Olivier, 1789; *A. polonicus* Mroczkowski, 1951. Для этих видов гнездо – источник пищевых ресурсов.

В предгорных и среднегорных районах Северо-Западного Кавказа симбионты получают широкое распространение, по трофической специализации в основном – энтомоэктофаги: *D. fuliginosus*, *D. olivieri*, *Thorictodes heydeni* Reitter, 1875. Они также часто обнаруживаются в трещинах горных пород на южной экспозиции склона.

Обследование 40 гнёзд представителей *Vespidae*, *Apidae* (табл.1) показало, что большинство *Dermestidae* предпочитает именно эти гнёз-

да. В табл.1 приводятся данные по кожеедам – вид хозяин и среднее число имаго на одно гнездо. Специфичностью фауны отличаются гнёзда *Bombus* sp.

Таблица 1. Видовой состав и число кожеедов в гнёздах *Vespidae*, *Apidae* Северного Кавказа

Виды хозяев	Виды кожеедов					
	<i>D. fuliginosus</i>	<i>D. olivieri</i>	<i>A. panterinus</i>	<i>T. glabrum</i>	<i>T. variabile</i>	<i>P. villosulum</i>
<i>Megachile</i> sp.				2-4 (±1)		
<i>Osmia</i> sp.			8-10(±2)			
<i>Apis mellifera</i>				6-18 (±5)		
<i>Bombus lucorum</i>		2-4(±1)				
<i>B. lapidarius</i>	5-6(±2)	2-4(±1,5)				
<i>B. agrorum</i>	6-7(±2)				4 (±2)	
<i>Philanthus triangulus</i>		3 (±1)	7 (±2)		5 (±2)	
<i>Paravespula vulgaris</i>					6 (±4)	
<i>Chalicodoma</i> sp.						2 (±1)

Развитие дерместид проходит за счёт погибших личинок или куколок, но могут питаться запасами пчёл – веществами растительного происхождения (*Trogoderma*). *T. variabile*, питается подсохшим медвяным тестом. В Краснодарском крае в гнезде *A. mellifera* нами был обнаружен *Reesa vespulae* (Milliron, 1939) (Пушкин, 1-3.V.1999), однако, сейчас нельзя говорить о том, является ли этот вид постоянным представителем фауны Северного Кавказа, или был завезён из других регионов.

На территории Северного Кавказа обитает около 20 видов муравьёв. Нами приводятся результаты обследований 50 муравейников 3 доминантных видов (табл. 2.).

Кроме того, в других гнёздах были выявлены представители стафилинид. *Coprophilus (Zonoptilus) piceus* Sols., *Nothotecta flavipes* (Grav.) – в гнёздах *Formica pratensis*. *Zyras (Pella) funestus* (Grav.) – в гнёздах *Lasius fuliginosus*. *Z. (P.) humeralis* (Grav.) – в гнёздах *Formica*. *Z. (P.) similis* Maerkel – в гнёздах *Lasius* (s. str.) sp. *Z. (P.) limbatus* (Pk.) – у *Lasius* (s. str.) sp. *Z. (Myrmoecia) confragrosus* Hochh. – в гнёздах *Formica*. *Myrmedonia lugens* (Grav.) – в гнёздах *Lasius*. *Atemeles emarginatus* (Payk.) – в гнёздах *Myrmica*. *Dinarda dentata* Grav. – в гнёздах *Polyergus rufescens*.

Единичные находки *Leodidae: Cholevini: Choleva sp., Catops sp.* были сделаны в муравейниках видов *Cataglyphis sp.* В лесных и лесостепных биотопах выявлены виды *Silphidae: Silpha obscura* (Linnaeus, 1758), *Phosphuga atrata* (Linnaeus, 1758). В Калмыкии, Астраханской области и Дагестане в гнёздах *Pheidole pallidula* (Nylander), *Cataglyphis aenescens* (Nylander), *Proformica epinotalis* (Kuznetsov-Ugamsky) обнаружены виды семейства *Carabidae: Trechus quadristriatus* (Sch.), *Platyderus umbratus* Men., семейства *Histeridae: Saprinus pharao* Mars., *Carcinops pumilio* (Er.), *Hister sepulchralis* Er., и представитель *Elateridae – Neotrichophorus turanicus* Rtt. В Ставропольском крае, Ростовской области впервые были обнаружены представители семейства *Anthicidae – Omonadus fermicarius* (Gz.), *Notoxus sp.* Из *Nitidulidae* выявлен представитель мирмекофильной группы *Amphotis: Amphotis marginata* (Fabricius, 1781) – вид редко встречается в степной зоне Ставропольского края в гнёздах *Formica, Lasius*.

Таблица 2. Нахождение жесткокрылых в гнёздах муравьёв Северного Кавказа*
* примечание: в колонке “гнездо” указано: встречаемость – “+” и число выявленных экз. вида в скобках (n=).

Вид	Гнездо (n=50)		
	<i>Formica rufa</i> (n=15)	<i>Myrmica laevinoidis</i> (n=15)	<i>Lasius niger</i> (n=20)
Staphilinidae			
<i>Myrmedonia lugens</i> (Grav.),			+ (n=15)
<i>Atemeles emarginatus</i> (Payk.),		+ (n=18)	+ (n=25)
<i>Dinarda dentata</i> Grav.,		+ (n=15)	
Carabidae			
<i>Notiophilus sp.</i>	+ (n=5)		
Silphidae			
<i>Silpha obscura</i> (L.)	+ (n=16)		
<i>Phosphuga atrata</i> (L.)	+ (n=5)		

В Карачаево-Черкесии и Северной Осетии в ульях *Apis mellifera* нами выявлены виды семейства *Cryptophagidae: Cryptophagus carinatus* Bruce, 1936; *C. caucasicus* (Motschulsky, 1845); *C. cellaroides* Reitter, 1921; *C. cellaris* (Scopoli, 1763). Эти виды наиболее часто встречаются в местах повышенной влажности воздуха. В Краснодарском крае и Адыгее в гнёздах *Megachile sp., Osmia sp., Apis mellifera, Bombus sp.*, обнаружена большая доля кожедодов при доминировании *Dermestes lardarius* (L., 1758), *Attagenus schaeffari* (Herbst, 1792), *A. smirnovi* Zhantiev, 1973. Имаго *T. glabrum* и личинки располагаются в нижней части гнёзд. В окрестностях станции Зеленчукской (Карачаево-Черкесия) в 2004 году в десяти ульях *A. mellifera*

выявлен большой процент (70% от общего числа) заражения симбионтов (Dermestidae) хальцидами (Calcidoidea): *Pteromalidae* sp.: *Monodontomerus* sp.

Приведённые выше результаты предварительные и они, несомненно, должны уточняться и дополняться новыми данными. Так в работе охвачены не все таксономические группы перепончатокрылых, обитающих на территории Северного Кавказа. В тоже время подробное изучение симбионтов в каждой точке Северного Кавказа должно пополнить этот список новыми видами жесткокрылых. Подобные исследования расширяют и дополняют наши представления о сложных связях между обитателями гнезда перепончатокрылых насекомых.

THE FAUNA OF COLEOPTERA (*COLEOPTERA*) WITHIN NESTS OF HYMENOPTERA IN NORTHERN CAUCASUS

S.V. Pushkin
Stavropol State University
serg_p@avn.skiftel.ru

320 individuals of 40 species from the families of Dermestidae, Cryptophagidae, Leodidae, Silphidae, Staphilinidae, Carabidae, Nitidulidae, Anthicidae, Elateridae, and Histeridae have been found within the nests of Formicidae, Vespidae, and Apidae on the territory of Northern Caucasus. Their distribution on the territory is shortly characterised.

МУРАВЬИ И ЗАЩИТА ЛЕСА

Материалы XII Всероссийского мирмекологического симпозиума,
Новосибирск, август 2005 г.

ANTS AND FOREST PROTECTION

Materials of the XII All-Russian Myrmecological Symposium,
Novosibirsk, August 2005

СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА МНОГОВИДОВОЙ АССОЦИАЦИИ МУРАВЬЕВ

Ф.А. Сейма

Пермский государственный университет

lavrikov@psu.ru

Увеличение видового разнообразия в ассоциации муравьев в южном направлении сопровождается, согласно нашим исследованиям, увеличением числа механизмов, дифференцирующих деятельность отдельных видов, последовательно включающихся на различных участках зонального ряда (Сейма, 1998). Однако существуют и механизмы, функционирующие во всех подзонах, без которых многовидовая ассоциация не может существовать. По нашим данным их три: ярусное расслоение, разные размеры добычи и несовпадение во времени максимальной активности. Именно эти исходные особенности межвидового взаимодействия и изучались нами в ходе сезона, кроме того, мы учитывали еще взаимную агрессивность фуражиров разных видов – механизм, функционирующий на большей части зонального ряда.

Модельная ассоциация муравьев находилась в разнотравно-злаковом сосняке лесопарка г. Перми на территории водоохраной зоны. Доминантом ассоциации муравьев был луговой муравей *Formica pratensis*, а инфлюентом *Myrmica ruginodis*, в ходе сезона на учетных площадках появлялись *F. fusca*, *Lasius niger* и *Leptothorax acervorum*. Стандартными методами учитывался вес добычи, динамическая плотность, а также ярусное распределение видов и агрессивность (число нападений в садке в течение 10 минут для одной пары видов по 10 экземпляров от каждого).

В основу расчета положен коэффициент перекрытия, иллюстрирующий соотношение доли совместно эксплуатируемого двумя видами ресурса от его общего количества, доступного этим видом (Джиллер, 1988).

$r_{ij} = d_{ij}/w_{ij}$, где d_{ij} – разность средних значений использования ресурса, w_{ij} – общая ширина кривой использования ресурса.

Рассмотрим сезонную динамику перекрытия по активности, о которой мы судим по динамической плотности. Этот показатель для доми-

нанта и *M. ruginodis* в течение летних месяцев изменяется незначительно, довольно резко возрастая к сентябрю. Это объясняется тем, что динамическая плотность мирмик снижается за счет фуражиров, уходящих на зимовку и графики активности доминанта и формики сближаются друг с другом. Расхождение максимальных значений мирмик, происшедшее еще в мае, на утренние и вечерние часы, достаточно стабильно. Коэффициент перекрытия доминанта с *L. niger* и с *F. fusca*, появившейся на площадке только в июле достигает максимума в это же время. Для комплементарных пар видов подчиненного комплекса картина такая же, т.е. максимальные перекрытия активности происходит в июле кроме *F. fusca* и *L. niger*, имеющих максимум в августе.

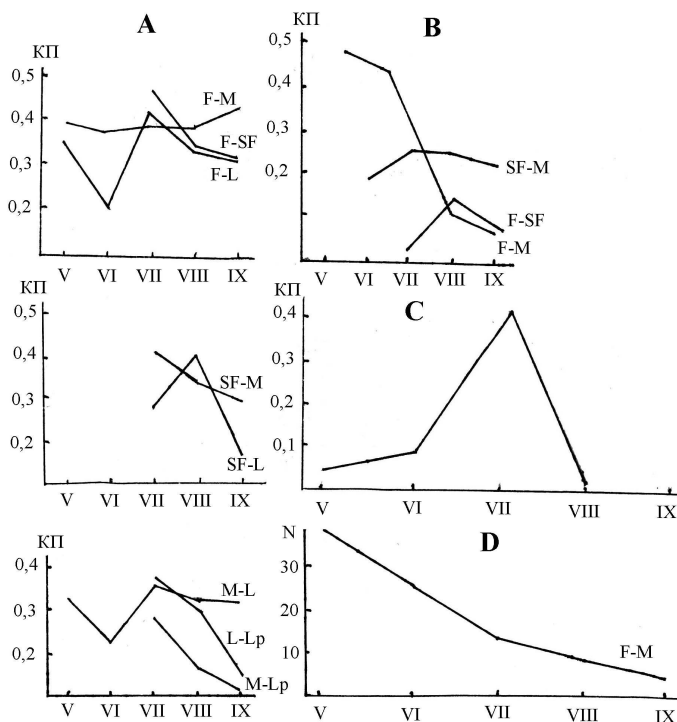


Рис. 1. Сезонные изменения коэффициента перекрытия по активности (А), по ярусному расположению (В), по размерам объектов охоты (С), агрессивности (число нападений) (D)
 Ось ординат А-С – коэффициент перекрытия, D – число нападений в садке за 10 минут, ось абсцисс – месяцы
 F – *F. pratensis*, SF – *F. fusca*, M – *Myrmica*, L – *L. niger*, Lp – *L. Acervorum*

Общая картина нам представляется следующим образом. Весной, когда травяной ярус еще не сформирован и кормовые участки находятся на поверхности подстилки, активность всех видов почти одинакова. Далее по мере формирования травостоя в июне пики подчиненных видов начинают сдвигаться к утренним и вечерним часам. У мирмик же, еще долго остающихся на кормовых участках, резко падает к осени динамическая плотность, и их суточная активность в значительной степени синхронизируется с доминантом.

Коэффициенты перекрытия по ярусности нам удалось рассмотреть только для трех сочетаний: *F. pratensis*, *F. fusca* и *M. ruginodis*. Сезонные изменения этого показателя характеризуются его постоянным уменьшением для пары *F. pratensis* – *M. ruginodis* происходящим до сентября, что косвенно свидетельствует о постоянной конкуренции этих двух массовых видов. *F. pratensis* и *F. fusca*, а также *F. fusca* – *M. ruginodis* сначала увеличивают этот показатель к середине лета, а потом он снижается.

Коэффициент перекрытия по размерам пищевых объектов нам удалось проследить только для лугового муравья и мирмик. Полученные цифры (0.07; 0.19; 0.34; 0.078) показывают, что и этот показатель возрастает к середине лета, а затем к осени уменьшается. В июне у лугового муравья несколько увеличивается процент мелкой добычи, а у мирмик размерный спектр расширяется в сторону увеличения за счет участвовавшей групповой фуражировки, в результате чего перекрытие в размерном составе увеличивается.

Следовательно, ассоциация проявляет себя как единое целое в середине летнего сезона, когда показатели ее коэффициентов перекрытия достигают значительных отличий от доминирующего вида. К осени на фоне общего падения агрессивности, когда система уже сформирована, ее показатели возвращаются в исходное состояние. Это касается всех видов кроме доминанта и фонового инфлюента *M. ruginodis*, которые отличаются по характеру сезонной динамики от других видов.

SEASONAL DYNAMICS OF SPECIES ANTS' COMMUNITY

F.A. Seima
Perm State University
lavrikov@psu.ru

An association reveals itself as a single whole in the middle of summer season when the indices of its growth factors have a significant difference from those in the pairs with a dominant. By autumn during the general aggression reduction, when the territorial system has already been formed, its indices return to their starting point. It doesn't concern the pair of species dominant – mass influent (*Myrmica ruginodis*) whose hibernation period gets prolonged.

МУРАВЬИ И ЗАЩИТА ЛЕСА

Материалы XII Всероссийского мирмекологического симпозиума,
Новосибирск, август 2005 г.

ANTS AND FOREST PROTECTION

Materials of the XII All-Russian Myrmecological Symposium,
Novosibirsk, August 2005

БИОТОПИЧЕСКИЕ И ГЕОГРАФИЧЕСКИЕ ВАРИАЦИИ НАСЕЛЕНИЯ НОГОХВОСТОК В ГНЕЗДАХ РЫЖИХ ЛЕСНЫХ МУРАВЬЕВ

Е.В. Слепцова

Институт систематики и экологии животных СО РАН,

Новосибирск

sle-lena@yandex.ru

Известно, что рыжие лесные муравьи поддерживают в своих гнездах с крупными насыпными куполами из растительных остатков относительно стабильный, специфический микроклимат, влияющий на распределение в них микроорганизмов, грибов, водорослей и мелких педобионтов, в том числе ногохвосток (Длусский, 1967; Голубев, Бабьева, 1972; Стебаева, Андреева, Резникова, 1977; Пивоварова, 1987; Hölldobler, Wilson, 1990). Для того чтобы ответить на вопрос, как влияет средообразующая деятельность муравьев на структуру сообществ ногохвосток, населяющих их гнезда, мы провели сравнительный анализ населения этих мелких беспозвоночных в муравейниках, расположенных в разных растительных ассоциациях, а также в географически удаленных районах.

Исследования проводили в июне 2000 г. в Западной Сибири (на территории новосибирского дендрологического парка) и в июне 2002 г. в низкогорных лесах верхнего и среднего течения р. Бии в Северо-Восточном Алтае. В Западной Сибири климат умеренно континентальный. Исследования проводились в Приобской возвышенной лесостепной равнине на высоте до 250 м над уровнем моря. Климатические условия здесь смягчаются близостью водохранилища. Годовое количество осадков – 414 мм, при максимуме в июле и минимуме в феврале. Снежный покров держится 160 дней. Среднемесячная температура июля +19.5°C, января -20°C. Среднегодовая температура -0.5 °C. Для Алтая также характерна континентальность климата, обусловленная отдаленностью от океанов и морей и близостью полупустынь Казахстана и Монголии (Куминова, 1960). Северо-восточная его часть более открыта, поэтому зимние арктические циклоны уменьшают интенсивность выхолаживания этой территории. Антициклонические черты погоды, характерные

для Алтая, ослаблены здесь за счет циклонических влияний. В теплый период здесь преобладает облачная и дождливая погода. Количество осадков за летние месяцы достигает 230-380 мм при годовой сумме 800-830 мм. Средняя температура самых теплых месяцев +16-18.6°С. Наибольшая продолжительность безморозного периода составляет в низкорье 155-160 дней.

На территории новосибирского дендрологического парка были исследованы 10 гнезд *Formica rufa* L., расположенных в 4 разных растительных ассоциациях: 3 гнезда – в сосновом лесу, 3 – в сосново-мелколиственном лесу, 2 – под лиственничными посадками и 2 – на злаково-разнотравном лугу на террасе р. Ельцовка. Во всех биотопах в нижнем ярусе преобладала злаково-разнотравная растительность, толщина подстилки не превышала 1 см. Территория парка пронизана тропинойной сетью. В Северо-Восточном Алтае исследовано 10 гнезд рыжих лесных муравьев в четырех типах леса: черневая тайга (2 гнезда *Formica polyctena* Forster), сосновый (2 – *F. polyctena*, 1 – *F. rufa*), березово-сосновый (3 – *F. rufa*) и сосново-березовый леса (1 – *F. rufa*, 1 – *F. polyctena*). В черневой тайге характерное высокотравье образуют борец высокий, живокость высокая, марьин корень, борщевик рассеченный и др. Толщина подстилки не превышала в черневой тайге 1 см. В остальных биотопах травостой – злаково-разнотравный. В сосново-березовом лесу наблюдалась наиболее мощная подстилка из всех исследованных биотопов – толщиной около 3 см.

Пробы объемом 1/8 л и высотой 5 см брали из центральной части куполов муравейников (до глубины 20 см) и из валов (по 2 пробы с северной и с южной стороны). В качестве контроля служила почва и подстилка из окружающих биотопов (по 12-18 проб в каждом биоценозе). Выгонку микроартропод производили на стандартных эклекторах с электрической подсветкой в течение 3х и более суток до полного высыхания субстрата. В полевых условиях использовали солнечные эклекторы.

Среднелетнее население ногохвосток в двух исследованных регионах сильно различается по видовому составу и разнообразию (табл. 1). В биотопах, расположенных на территории новосибирского дендрологического парка, найдено 27 видов, из них в почве и подстилке исследованных биоценозов 24 вида, в муравейниках – 19 видов. Максимальная численность ногохвосток в подстилке и почве обнаружена в сосновом лесу – 113.1 экз./дм³ (5653 экз. в пересчете на 1 м² в слое 0-5 см), минимальная – на террасе реки (68 экз./дм³, или 3400 экз./м²). В лесах Северо-Восточного Алтая население ногохвосток оказалось значительно богаче, чем в дендропарке. Всего здесь зарегистрировано 69 видов ногохвосток. Наибольшие видовое разнообразие (38 видов) и численность (411.3 экз./дм³, или 20564 экз./м²) ногохвосток в контроле оказались в сосново-березовом лесу, что, видимо, связано с наибольшей мощностью слоя A₀ в данном биоценозе. Наиболее бедное население в контроле наблюдалось в черневой тайге – 17 видов, 34.5 экз./дм³ (1724 экз./м²).

Таблица 1. Население ногохвосток в гнездах рыжих лесных муравьев и в контроле

Вид	Северо-Вост. Алтай (<i>F. rufa</i> , <i>F. polyctena</i>)			Дендрологический парк (<i>F. rufa</i>)		
	купола	валы	контр.	купола	валы	контр.
<i>Hypogastrura distincta</i> (Axelson, 1902)	+	+	+			
<i>Hypogastrura</i> sp.				+++		+
<i>Ceratophysella</i> sp.		++	+			
<i>Ceratophysella succinea</i> Gisin, 1949				+		+
<i>Shoetella unungiculata</i> (Tullberg, 1869)	+++	+				
<i>Choreutinula inermis</i> (Tullberg, 1871)	+++	+++	+			
<i>Willemia</i> sp.						+
<i>Willemia anophthalma</i> Бурнер, 1901		+	+			
<i>Odontella (Superodontella)</i> sp.		+	+			
<i>Anurida neanuriformis</i> Babenko, 2002		+				
<i>Anurida</i> sp.		+	+			+
<i>Granaturida baicalica</i> Rusek, 1991		+	+			
<i>Micranurida</i> sp.		+				
<i>Neanura muscorum</i> (Templeton, 1839)		+	+	+	+	+
<i>Neanurinae</i> , undet., sp. 1			+			
<i>Neanurinae</i> , undet., sp. 2			+			
<i>Friesea clavisetata</i> Axelson, 1900	++	+				
<i>Friesea mirabilis</i> Tullberg, 1869		+	+			
<i>Friesea truncata</i> Cassagnau, 1958		+	+			
<i>Protaphorura</i> cf. <i>octopunctata</i> (Tullberg, 1876)		+	+			
<i>Protaphorura</i> cf. <i>sakatoi</i> Yosii, 1966		+			+	
<i>Protaphorura</i> cf. <i>ptasiniae</i> (Martynova, 1976)		+				
<i>Hymenaphorura</i> cf. <i>sibirica</i> (Tullberg, 1876)		+	+			
<i>Supraphorura furcifera</i> (Бурнер, 1901)	+	++	++			
<i>Psyllaphorura</i> sp.		+				
<i>Thalassaphorura</i> sp.		+				
<i>Deuteraphorura</i> sp. 1		++	+++			
<i>Deuteraphorura</i> sp. 2		+				
<i>Onychiurus</i> s. str. sp.		+	++	+		
<i>Stenaphorura quadrispina</i> Бурнер, 1901						+
<i>Mesaphorura macrochaeta</i> Rusek, 1976						
<i>Mesaphorura critica</i> Ellis, 1976	+	++		+	+	+
<i>Mesaphorura hylophila</i> Rusek, 1982	+	+	+			
<i>Mesaphorura krausbaueri</i> Бурнер, 1901	+	+	+			
<i>Mesaphorura sylvatica</i> (Rusek, 1971)		+				
<i>Metaphorura affinis</i> Boerner, 1902					+	+

продолжение таблицы 1.

Вид	Северо-Вост. Алтай (<i>F. rufa</i> , <i>F. polystena</i>)			Дендрологический парк (<i>F. rufa</i>)		
	купола	валы	контр.	купола	валы	контр.
<i>Isotoma viridis</i> Bourlet, 1839	+	+	++	+	+	+
<i>Desoria tigrina</i> Nicolet, 1842	+	+	+			
<i>Desoria</i> sp. n.	+++	+	++			
<i>Parisotoma notabilis</i> Schaeffer, 1896	+	+++	+++	++	+++	++
<i>Proisotoma ananevae</i> Babenko & Bulavintsev, 1992	+	+				
<i>Proisotoma minima</i> Absolon, 1901	+	+	+			
<i>Proisotoma beckeri</i> (Stebaeva, 1966)			+			
<i>Heteroisotoma stebajevae</i> (Rusek, 1991)			+			
<i>Isotomiella minor</i> Schaeffer, 1896		+	+			+
<i>Micrisotoma</i> sp. n.			+			
<i>Folsomia</i> cf. <i>sparsosetosa</i> Stebaeva & Potapov, 1997		+	++			
<i>Folsomia taigicola</i> Stebaeva & Potapov, 1998			++			
<i>Folsomia quadrioculata</i> Tullberg, 1871	+	++	+++			+
<i>Folsomia fimetaria</i> Linnaeus, 1758				+		
<i>Folsomia inoculata</i> Stach, 1946	+	+	++			
<i>Folsomia</i> sp.			+++			
<i>Folsomides parvulus</i> Stach, 1922						+
<i>Anurophorus ursi</i> Potapov & Stebaeva, 1990		++	+			
<i>Vertagopus</i> sp. n.			+			
<i>Entomobrya obensis</i> Linnaniemi, 1919	+	+	+			
<i>Entomobrya lanuginosa</i> (Nicolet, 1842)		+				
<i>Entomobryoides myrmecophilus</i> (Reuter, 1886)	+++	+	+			
<i>Drepanura</i> sp.			+			
<i>Drepanura quadrilineata</i> Stebaeva, 1973				+	+	+
<i>Lepidocyrtus lignorum</i> (Fabricius, 1775)	+++	+				
<i>Lepidocyrtus violaceus</i> (Fourccroy, 1785)	+++	++	+	+++	+++	++
<i>Pseudosinella</i> sp.				+	+	+
<i>Pseudosinella</i> cf. <i>octopunctata</i> Börner, 1901	+++	+		+++	+++	+++

Вид	Северо-Вост. Алтай (<i>F. rufa</i> , <i>F. polyctena</i>)			Дендрологический парк (<i>F. rufa</i>)		
	купола	валы	контр.	купола	валы	контр.
<i>Willowsia buski</i> Lubbock, 1870	+	+	+	+++	+	+
<i>Tomocerus asiaticus</i> Martynova, 1969				+		+
<i>Tomocerus minutus</i> Tullberg, 1876		++	++			
<i>Tomocerus sibiricus</i> Reuter, 1891	+	+	+			+
<i>Megalothorax minimus</i> Willem, 1900		+	+			
<i>Deuterosminthurus pallipes</i> (Bourlet, 1843) f. <i>repanda</i>	+	+	+	+		+
<i>Bourletiella hortensis</i> (Fitch, 1862)		+				
<i>Dicyrtoma</i> sp.			+			
<i>Sminthurinus gr. niger</i> (Lubbock, 1867)	+	+	++			
<i>Sminthurinus aureus</i> (Lubbock, 1862)		+	+	+	+	++
<i>Sminthurinus elegans</i> (Fitch, 1862)		+	+	+	+	+
<i>Arrhopalites principalis</i> Stach, 1945		+	+			
<i>Arrhopalites acanthophthalmus</i> Gisin, 1958			+			
<i>Sphaeridia pumilis</i> (Krausbauer, 1898)		++	+			
<i>Sminthurus</i> sp.			+			+
всего видов	25	58	53	17	13	24

Примечание. +++ – данный вид хотя бы один раз был эвдоминантом (>40% от общей численности по шкале Энгельманна, 1978) в данном местообитании, ++ – доминантом (>12.5%).

Видовой состав сообществ коллембол, населяющих гнезда рыжих лесных муравьев, в значительной степени зависит от населения исходного зонального сообщества. Большинство видов, найденных в муравейниках, были характерны только для соответствующих географических регионов. Однако, некоторые эвризональные виды, такие как *Neanura muscorum*, *Mesaphorura macrochaeta*, *Isotoma viridis*, *Parisotoma notabilis*, *Folsomia quadrioculata*, *Lepidocyrtus violaceus*, *Pseudosinella* cf. *octopunctata*, *Willowsia buski* и др., присутствовали и в дендропарке, и в Северо-Восточном Алтае, как в контроле, так и в муравейниках.

Численность ногохвосток в муравейниках существенно варьирует в обоих исследованных регионах. Однако, в куполах муравейников, рас-

положенных в дендропарке, численность ногохвосток всегда была значительно выше (в 2.6-15.8 раз, до 1330.4 экз./дм³), чем в контроле, тогда как в Северо-Восточном Алтае в куполах численность была относительно не высока (до 272 экз./дм³), в куполах двух гнезд коллемболы отсутствовали. В валах муравейников, расположенных в дендропарке, численность варьировала от 6 до 816 экз./дм³, в Северо-Восточном Алтае – от 12 до 920 экз./дм³. В обоих исследованных регионах численность и видовой состав ногохвосток различался в гнездах муравьев, расположенных в одних и тех же биотопах. Мозаичность населения ногохвосток характерна для изолированных друг от друга местообитаний со сходными условиями (Hertzberg et al., 2000; Кузнецова, 2002), к которым можно отнести гнезда муравьев. Кроме того, степень затененности муравейника также может влиять на микроклиматические условия, к которым чувствительны микроартроподы.

Несмотря на сильную вариабельность в муравейниках численности и видового состава сообществ ногохвосток, мы выявили некоторые закономерности их структурной организации, независимо от биотопического и географического расположения. Для сообществ ногохвосток, населяющих купола, состоящие из растительных остатков и нагревающиеся в летние месяцы до температуры +28-32°C, характерны низкие показатели видового разнообразия (H, индекс Шеннона) и слабая выровненность обилия видов (H/N_{\max}) из-за высокого уровня доминирования 1-2 подстилочных видов (табл. 2). Население ногохвосток на земляных валах муравейников более разнообразно как по составу видов, так и по спектрам жизненных форм. Видовое богатство и выровненность на валах имеют промежуточные значения между соответствующими показателями в куполах и в окружающем биотопе.

Таблица 2. Видовое разнообразие и выровненность обилия видов ногохвосток в гнездах *Formica s.str.* и в контроле

	купола	валы	контроль
Западная Сибирь			
H	0.68±0.43	1.99±0.69	2.54±0.55
H/N _{max}	0.35±0.28	0.78±0.23	0.83±0.13
Северо-Восточный Алтай			
H	1.72±0.49	2.72±0.61	3.53±0.31
H/N _{max}	0.65±0.13	0.78±0.09	0.79±0.09

Таким образом, видовой состав населения ногохвосток в гнездах рыжих лесных муравьев в значительной степени зависит от исходного зонального сообщества ногохвосток, особенно, в земляных валах. Однако, специфический микроклимат, создаваемый муравьями в куполах гнезд, обуславливает преобладание в них наиболее ксеро- и терморре-

зистентных видов ногохвосток. Следовательно, можно предположить, что средообразующая деятельность рыжих лесных муравьев влияет, в основном, на структурную организацию сообществ коллембол, обитающих в их гнездах.

BIOTOPICAL AND GEOGRAPHICAL VARIATIONS OF COLLEMBOLAN POPULATIONS IN THE NESTS OF FORMICA S.STR.

E. V. Slepzova

*Institute of Animal Systematics and Ecology, SB RAS, Novosibirsk
sle-lena@yandex.ru*

The populations of springtails in red wood ant nests on the territories of Novosibirsk dendrological park and North-East Altai are compared. The density and species composition of collembolan populations in ant nests are strongly vary even in the same biotopes. But as a whole, environment forming activity of ants affects structural organization of collembolan communities inhabiting ant mounds.

МУРАВЬИ И ЗАЩИТА ЛЕСА

Материалы XII Всероссийского мирмекологического симпозиума,
Новосибирск, август 2005 г.

ANTS AND FOREST PROTECTION

Materials of the XII All-Russian Myrmecological Symposium,
Novosibirsk, August 2005

ВОЗДЕЙСТВИЕ ПЕРЕСЕЛЕННЫХ МИРМЕКОКОМПЛЕКСОВ НА БИОРАЗНООБРАЗИЕ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ

Е.В. Слепцова, Е.А. Дорошева, Н.М. Бугрова, Т.А. Новгородова
Институт систематики и экологии животных СОРАН, г.
Новосибирск
sle-lena@yandex.ru

Данная работа представляет собой комплексное экспериментальное исследование экологических механизмов взаимодействия рыжих лесных муравьев с ценотически значимыми беспозвоночными (тли, коллемболы, жужилицы). Это особенно актуально для территорий, подверженных интенсивной антропогенной нагрузке, в том числе для лесопарков Новосибирска. На участках леса внутри города использование рыжих лесных муравьев в качестве агентов биологического метода лесозащиты позволяет избегать применения вредных для человека химических методов борьбы с фитофагами.

Цель работы – изучение воздействия *Formica s. str.* на биоразнообразие беспозвоночных (тли, коллемболы, жужилицы) при переселении муравьев на новые участки. Были поставлены следующие задачи: 1) выявить мирмекофильных тлей в лесопарках Новосибирска, а также на участках до и после переселения мирмекокомплексов; 2) проследить формирование населения ногохвосток в переселенных муравейниках; 3) исследовать влияние муравьев на пространственное распределение жужилиц.

Материалы и методы. Исследования проводились в 1998-2004 гг. в рекреационных смешанных лесах Новосибирского Академгородка. Были выбраны участки, подвергшиеся экспериментальному переселению мирмекокомплекса *Formica aquilonia* Yarr. (24 гнезда с диаметром основания 1-4 м) в июне 2000 г.

Переселение гнезд. Муравьев вместе с материалом купольной части гнезда (в дальнейшем именуемые как «проба») помещали в полиэтиленовые емкости объемом 200 литров и доставляли в выбранное место. Если объем купольной части превышал объем емкости, то следующую порцию муравьев с гнездовым материалом селили неподалеку от предыдущей. В июне-августе 2000г. до формирования на новом месте трофобиотических связей с тлями, в качестве подкормки муравь-

ям вокруг формирующихся заново гнезд периодически раскладывали пластиковые емкости с 25 % сахарным сиропом.

Были подобраны сходные по лесорастительным условиям участки в лесопарках новосибирского Академгородка. Всего на 4-х участках размещено 35 проб. 26 из них – на участке, расположенном в придорожной части лесопарка, с тропиной сетью и лесным разнотравьем, где аборигенными видами муравьев были: *Camponotus saxatilis* Ruzs., *Formica cunicularia glauca* Ruzs., *F. fusca* L., *Lasius flavus* De Geer, *L. fuliginosus* Latr., *L. niger* L., *Leptothorax acervorum* Fabr., *Myrmica rubra* L., *M. ruginodis* Nyl. Именно на этом участке проводили дальнейшие исследования (участок II). Участок I – старая территория мирмекокомплекса, с которой были переселены гнезда.

Влияние *F. aquilonia* на биоразнообразие тлей. Для выявления мирмекофильных тлей проводились маршрутные учеты гнезд муравьев фоновых видов и колоний тлей на кормовых древесных и травянистых растениях по несколько раз в течение сезона при смене растительных аспектов. Общая протяженность маршрутов составила около 6000 км. Тлей фиксировали в 70%-ном спирте. На экспериментальных участках I и II сбор тлей производился до и после переселения.

Население почвенных микроартропод в куполах гнезд. До переселения (в конце мая 2000г.) были взяты пробы (объемом 1/8 л) из 8 гнезд *F. aquilonia*, расположенных на старой территории. В начале июля, через месяц после переселения муравейников на новый участок, были взяты пробы из 4-х переселенных гнезд и 4-х их новых отводков. Для сравнения были исследованы 4 гнезда в незатронутой строительством части колонии. В 2002 г. в конце мая и в конце июня были исследованы 2 муравейника из числа прижившихся на новой территории, 2 отводка этих гнезд и 2 муравейника, оставшихся на старом месте. Кроме того, в мае были взяты пробы из 2 переселенных гнезд, покинутых муравьями. В пробах определялась возрастная структура сообществ ногохвосток путем подсчета ювенильных особей.

Влияние муравьев на пространственное распределение жуужелиц исследовали с помощью учетов ловушками, представляющих собой пластиковые стаканчики, диаметром 7.5 см, глубиной 10 см, без фиксатора. В 2001 г. по 15 ловушек экспонировали по 2 суток 13 раз с 1 мая по 10 сентября в комплексе переселенных муравейников (на расстоянии 5-6 м от муравейников с диаметром основания 50-70 см и высотой 25-30 см); на окраине исходной колонии (7-8 м от небольших муравейников); и на контрольном участке (сходном по уровню освещенности и составу растительности). Также в комплексе переселенных муравейников 4 раза в течение сезона экспонировали 15 ловушек на расстоянии 1.5-2 м от тех же муравейников. В 2004 г. по 15 ловушек экспонировали по 2 суток 4 раза в течение сезона на контрольном участке и на территории комплекса переселенных муравейников (1) на расстоянии 5-6 м от муравейников с диаметром основания 60-100 см и высотой 30-35 см, (2) на расстоянии 1.5-2 м от тех же гнезд. Всего учеты составили 2160 ловушко-суток. В

учетах 2000-2001 г., чтобы избежать истощения популяции жулици вследствие частых сборов, жуков отлавливали живыми, определяли (путем сравнения с образцами, ранее отловленными на данной территории) и в тот же день выпускали в месте отлова.

Результаты. Влияние *F. aquilonia* на биоразнообразие тлей. Формирование трофобиотических связей под влиянием переселенного мирмекокомплекса отражено на рисунке 1. Всего на обследованной территории выявлено 33 вида мирмекофильных тлей, относящихся к одиннадцати родам, пяти семействам. По видовой насыщенности выделяются три рода *Aphis*, *Chaitophorus* и *Cinara*, они включают 10, 7 и 6 видов соответственно, остальные представлены одним двумя видами. 24 из 33 видов посещаются муравьями *F. aquilonia*. На участке I отмечены 15 видов мирмекофильных тлей (1998-1999 г.), причем все они были связаны с *F. aquilonia*. На участке II в этот же период (до переселения) было собрано только 6 видов тлей, связанных с «аборигенными» видами муравьев (*C. saxatilis* L., *M. rubra*, *F. fusca*). В июле-августе 2000 г. (через 2-3 месяца после переселения) *F. aquilonia* из прижившихся семей активно посещали колонии тлей 4-х из них (*Aphis fabae* Scop., *A. jacobaeae* Schrk., *Calipterinella betularia* Kalt., *Symydobius oblongus* Heyd.).

В результате переселения муравьев *F. aquilonia* количество мирмекофильных видов тлей на новой территории мирмекокомплекса значительно увеличилось. В 2001г. собрано 13 видов тлей, связанных с муравьями (*Aphis brohmeri* C.B., *A. craccivora* Koch, *A. fabae* Scop., *A. jacobaeae* Schrk., *A. subnitidae* C.B., *Rhopalosiphum padi* L., *Schizaphis graminum* Rond., *Glyphina betulae* Kalt., *Cinara pinea* Mordv., *Calipterinella betularia* Kalt., *Symydobius oblongus* Heyd., *Chaitophorus populeti* Panz., *Ch. populialbae* V.d.F.). Муравьи «аборигенных» видов взаимодействуют только с ранее встречавшимися на участке II тлями. 7 «новых» видов тлей (*A. brohmeri*, *Rh. padi*, *Sch. graminum*, *G. betulae*, *C. pinea*, *Ch. populeti*, *Ch. populialbae*) связаны только с муравьями *F. aquilonia*. Сборы тлей, проведенные на участке II в 2002-2003 гг., по видовому составу не отличались от данных 2001г., однако наблюдается тенденция формирования трофобиотических связей «новых» для данной территории тлей с муравьями «аборигенных» видов (*C. saxatilis* L., *M. rubra*, *F. fusca*). Отмечены случаи воровства пади в отсутствие хозяев муравьями *F. fusca* на колониях тлей, посещаемых *F. aquilonia*.

Таким образом, переселение рыжих лесных муравьев на новый участок приводит к реорганизации сложившихся симбиотических связей «аборигенных» видов муравьев. Взаимодействуя с большим количеством видов тлей, рыжие лесные муравьи способствуют их выживанию и увеличению численности на данной территории, что приводит к формированию трофобиотических связей этих тлей с муравьями других видов.

Население почвенных микроартропод в куполах гнезд. На ранних стадиях формирования муравейников их начинают заселять наиболее термо- и ксерорезистентные, подстилочные виды ногохвосток. В куполах недавно переселенных гнезд *F. aquilonia* и отделившихся от них от-

водков встречались только единичные особи *Lepidocyrtus violaceus*, *Entomobryoides myrmecophilus*, *Willowsia buski* и *Pseudosinella cf. octopunctata*. По мере роста и развития гнезд численность и разнообразие ногохвосток на начальных этапах возрастает (до 15827 экз./125 см³ и 17 видов, соответственно).

Ногохвостки используют разные стратегии при заселении муравейников. Первая продемонстрирована верхнеподстилочным *L. violaceus*, который становится одним из первых и постоянных обитателей гнезд муравьев за счет своей высокой экологической пластичности. Вторую стратегию используют виды с относительно узкими гигро- и термопреферендами, способные оперативно занимать возникающие ниши, достигающие большей численностей и также быстро исчезающие при изменении микроклимата. В зависимости от погодных условий их численность в муравейниках резко меняется по годам и сезонам.

Гнезда *Formica* s. str. усиливают гетерогенность среды в лесных экосистемах даже после исчезновения муравьев. Несмотря на тенденцию образования исходного сообщества коллембол, специфика населения коллембол в покинутых муравейниках сохраняется по меньшей мере в течение двух лет. Численность ногохвосток в куполах покинутых гнезд была в 2-2.5 раза выше, чем в подстилке и почве. Относительно высокая численность *L. violaceus*, доминирующего в куполах обитаемых муравейников, сохраняется и после того, как они перестают функционировать.

Влияние муравьев на пространственное распределение жужелиц. В пределах комплекса переселенных муравейников в 2001 г. с мая по сентябрь динамическая плотность жужелиц была близка к контрольной (рис.2). На участке с переселенными муравейниками (на расстоянии 5-6 м от небольших муравейников), на территории исходной колонии и в контроле выявлено по 16 видов жужелиц, отловлено соответственно в 2001 г. 262, 216 и 287 особей (13 учетов). На расстоянии 1.5-2 м от муравейников отловлено 73 жука (4 учета), в контроле за тот же период – 69 жуков. В 2004 г. с июня по август динамическая плотность жужелиц снизилась только в непосредственной близости от муравейников (с диаметром основания 60-100 см и высотой 30-35 см): в контроле отловлено 79 жуков, на расстоянии 5-6 м от муравейников 77 жуков, на расстоянии 1.5-2 м – 34 жука (4 учета). Характер сезонных изменений динамической плотности жужелиц на участке с переселенными муравейниками во второй и в пятый год после заселения муравьев также оказался близок к наблюдаемому на контрольном участке. В отличие от территории исходной муравьиной колонии, здесь не зафиксировано достоверного весеннего и осеннего подъема и летнего уменьшения динамической плотности жужелиц по сравнению с контролем. Так, динамическая плотность *A. nitida* в мае в среднем составила в контроле – 2.3, в переселенном комплексе – 4.0, в колонии – 7.7 экз./30 л.-с.; плотность *P. magus* в июне в среднем составила в контроле – 29, в комплексе – 26.3, в колонии – 15.3 экз./30 л.-с.

Столь слабое влияние комплекса переселенных муравейников на пространственное распределение жужелиц представляется неожиданным

ным, тем более, что, по результатам наших предварительных наблюдений, изменения в распределении жужелиц в пределах материнской колонии наблюдаются при меньшей пороговой динамической плотности муравьев, чем на участках с переселенными муравейниками. По всей видимости, такого показателя, как учеты численности, недостаточно для того, чтобы уловить изменения, происходящие в сообществах. Наши предварительные эксперименты, включающие наблюдения на подкормочных площадках на территории комплекса переселенных гнезд, позволяют предположить, что на первых этапах внедрения муравьев в сообщество насекомых при их взаимодействиях с жужелицами преобладают конкурентные отношения более «высокого градуса», чем в стабильно существующих поселениях, то есть трофическая конкуренция. Возможно, равновесное состояние сообщества устанавливается в течение многих лет, и жужелицы, пытающиеся проникнуть на территорию колонии, постоянно уничтожаются муравьями и замещаются новыми.

Благодарности. Исследования выполнены при финансовой поддержке РФФИ (05-04-48104), Совета по грантам Президента РФ (НШ–1038.2003.4), Президиума РАН по программе «Происхождение и эволюция биосферы», а также Фонда содействия отечественной науке. Авторы признательны С.К. Стебаевой, А.Б. Бабенко и М.Б. Потапову за помощь в определении коллембол, и Ж.И. Резниковой за ценные замечания.

THE INFLUENCE OF RESETTLED ANTS TO THE BIODIVERSITY OF INVERTEBRATES

*E.V. Sleptsova, E.A. Dorosheva, N.M. Bugrova, T.A. Novgorodova
Institute of Animal Systematics and Ecology, SB RAS, Novosibirsk
sle-lena@yandex.ru*

The analysis of influence of *Formica aquilonia* Yarr. resettled to the new territory of mixed forests of Novosibirsk Akademgorodok to the invertebrates (aphids, springtails and carabids) was made. Resettlement of red wood ants leads to reorganization of symbiotic relations of native ant species. Interacting with the most number of aphids species wood ants assist their survival and increasing of the number on the territory, which leads to the forming of trophobiotic interactions of these aphids with the other ant species.

Nests of red wood ants increase heterogeneity of forest biocenosis. Springtails form specific communities inside nest mounds using different life strategies. Specificity of microarthropods communities preserved at least of two years after nest was abandoned.

During the first years after appearance of ants in the community of invertebrates the patterns of spatial distribution and seasonal dynamics of carabids remain unchanged. Changes of these characteristics as observed in a long-existing colony apparently require a considerable period of time.

МУРАВЬИ И ЗАЩИТА ЛЕСА

Материалы XII Всероссийского мирмекологического симпозиума,
Новосибирск, август 2005 г.

ANTS AND FOREST PROTECTION

Materials of the XII All-Russian Myrmecological Symposium,
Novosibirsk, August 2005

СВЕДЕНИЯ О МОРФОЛОГИИ И ЭКОЛОГИИ МИРМЕКОФИЛЬНЫХ МУХ РОДА *MICRODON* MG. (DIPTERA, SYRPHIDAE)

В.С. Сорокина¹, Т.В. Журавлева², Е.А. Кучина²

¹Институт систематики и экологии животных СО РАН, Новосибирск

²Алтайский Государственный Университет

¹sorokinavs@mail.ru, ² tv_bio@mail.ru

Мухи-журчалки рода *Microdon* Mg. развиваются в гнездах разных видов муравьев, чем представляют собой интерес в изучении симбиотических отношений. В литературе имеются сведения о морфологии имаго и личинок для некоторых видов, что позволяет точно идентифицировать виды. Значительно меньше данных об экологии и развитии отдельных видов мух этого рода.

Личинки *Microdon* имеют полушаровидную форму тела, несколько напоминают слизней (рис. 1, а). Такой необычный вид для личинок сирфид привел к тому, что в период с 1824 по 1907 гг. некоторые авторы пытались классифицировать их как моллюсков (Donisthorpe, 1927). Первые описания личинок были сделаны М. Andries (1912), Т. J. Dixon (1960), J. C. Harthley (1961, 1963). Определительная таблица личинок с фотографиями приведена в работе G. E. Rotheray (1993). Последней современной работой по этому роду является ревизия европейских *Microdon*, в которой ряд видов сведены в синонимы, а также приводятся определительные таблицы личинок и имаго с рисунками (Doczkal, Schmid, 1999). Необходимо отметить, что *M. mutabilis* (L.) и *M. myrmicae* Schönrogge идентифицируются только по личинкам (Veen, 2004).

Имаго рода *Microdon* представляют собой крупных или средней величины мух (9-14 мм). Тело коренастое, с синеватым или бронзовым отливом, покрыто густыми желтовато-коричневыми волосками. Усики длинные, крылья относительно короткие (рис. 1, б). Щиток с парой апикальных бугорков или зубцов, брюшко сильно выпуклое, широкое и короткое.

Данные об экологии мух этого рода отрывочные, а сведения о взаимодействиях личинок *Microdon* и муравьев практически отсутствуют, особенно для территории России.

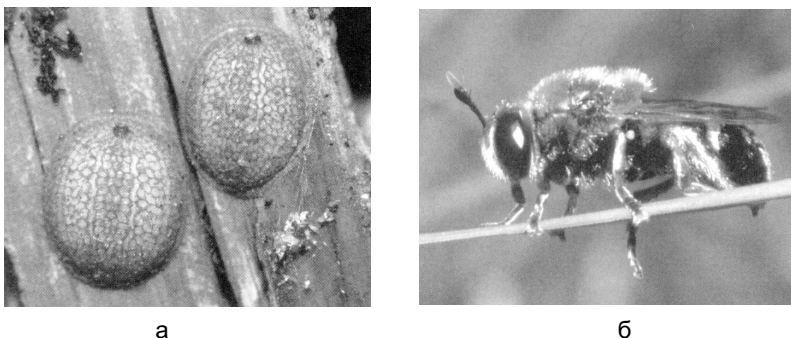


Рис. 1. Личинки (а) и имаго (б) мух-журчалок р. *Microdon*

Известно, что личинки некоторых видов *Microdon* питаются яйцами, личинками или куколками муравьев, принадлежащих к родам *Lasius* и *Formica*, обитающих, как правило, в погибающих лесах (Speight, 2003). Кроме того, некоторые личинки пожирают корневых тлей, которых муравьи держат в подземных ходах (Bastian, 1986). Однако в большинстве работ исследователи приписывают личинкам этого рода роль «мусорщиков», которые поглощают ненужные или непереваренные остатки пищи в гнездах муравьев (Hocking, 1970; Van Pelt, Van Pelt, 1972; Akre et al., 1973; Lopez, Bonaric, 1977; Duffield, 1981; Thompson, 1981; Stubbs, Falk, 1983; Garnett et al., 1985; Hölldobler, Wilson, 1990). В свою очередь, муравьи не уничтожают личинок *Microdon*. Муравьи нападают на личинок только в том случае, если личинка случайно переворачивается и ее вентральная часть – «подошва», которая постоянно соприкасается с почвой, оказывается открытой и тем самым доступной (Stubbs, Falk, 1983). Тем не менее, особого вреда муравьи личинкам не оказывают. Напротив, известны наблюдения, когда муравьи облизывают волоски недавно появившихся взрослых мух, что несколько напоминает обслуживание (Donisthorpe, 1927).

Необходимо отметить, что взрослые особи этого рода встречаются не часто и в небольшом количестве. Имаго, как правило, находятся вблизи места размножения, что позволяет в большей степени обнаружить необходимые муравейники и найти в них личинки мух. Имаго летают не высоко от земли, среди растительности, иногда греются на солнце. Преимущественно встречаются на прогретых солнцем участках леса, на влажных лугах и на болотах.

Взрослые личинки *Microdon* чаще всего находятся ближе к поверхности муравейника и окукливаются в апреле, в мае уже можно встретить имаго (Speight, 2003).

В связи с синонимизацией многих видов в настоящее время фауна Палеарктики насчитывает 16 видов рода *Microdon* (Мутин, Баркалов,

1999; Doczkal, Schmid, 1999; Peck, 1988). В России известно 8 видов. Среди них в Сибири встречаются следующие 4 вида: *M. analis* Mcq. (= *M. eggeri* Mik., *M. latifrons* Lw.), *M. devius* (L.), *M. mutabilis* (L.) и *M. miki* Doczkal et Schmid. Последний вид приводим как вероятно обитающий на территории Сибири, поскольку он был описан как серийному европейскому материалу с этикетками *M. latifrons* и *M. devius*. Четыре вида из известных российских видов встречаются только на Дальнем Востоке – *M. ignotus* Viol., *M. maritimus* Viol., *M. ursitarsis* Stack. и *M. lehri* Mutin. *M. mysa* Viol. описан с Алтая.

Ниже приводим известные литературные и собственные данные по экологии для видов рода *Microdon*, обитающих на территории Сибири.

M. analis. Пупарии этого вида были найдены в гнездах *Lasius niger*, которые находились под корой бревен и пней ели и березы на солнечных участках по краю гибнущего леса (Syms, 1935). Личинки вида обнаружены также в гнезде *Lasius niger*, но живущей под камнями (Breen, 1977). В качестве мест развития личинок этого вида другими авторами приводятся насыпные муравейники видов группы *Formica rufa*, а также гнезда черных *Formica* (Speight et. al., 1975). Имаго этого вида встречаются на опушках леса с небольшим количеством деревьев.

Нами были найдены личинки *M. analis* в гнезде муравьев рода *Companotus*. Гнездо находилось в разлагающейся древесине березы, расположенной в 5-7 м от проселочной дороги в березовых колках на границе смешанного леса. Личинки находились в расширенных частях муравьиных ходов, тянущихся по всей древесине. Место нахождения: Алтайский край, Косихинский р-н, окрестности озера Красилово, 15.07.2004 г. (Сб. Т.В. Журавлева, Е.А. Кучина). К сожалению, не было проведено наблюдений за поведением муравьев по отношению к личинкам.

M. devius. Личинки обнаружены в гнездах *Lasius flavus*, которые находились на известковом лугу (Speight et. al., 1975).

M. mutabilis. Личинки были найдены в гнезде *Formica lemani*, которая находилась на известковом лугу на склоне с кустарниками (Breen, 1977). В качестве хозяина для личинок этого вида известны муравьи видов *Formica fusca*, *Lasius niger* и *Myrmica ruginodis* (Stubbs, Falk, 1983). Кроме того, личинки обнаружены во мху рода *Sphagnum* (Stubbs, Falk, 1983).

**NOTES ON THE MORPHOLOGY AND ECOLOGY OF
MIRMECOPHILOUS FLIES OF THE GENUS
MICRODON MG. (DIPTERA, SYRPHIDAE)**

V.S. Sorokina¹, T.V. Zhuravleva², E.A. Kuchina²

¹ *Institute of Animal Systematics and Ecology, SB RAS, Novosibirsk*

² *Altay State University*

¹sorokinavs@mail.ru, ²tv_bio@mail.ru

The concise morphological characteristics of adult and larvae of mirmecophilous flies of the genus *Microdon* Mg. is given. The literary notes on ecology of *Microdon* and mutual relations of the larvae and ants are presented. The list of the Russian species of *Microdon* is given. The literary and own information on the host ants are reported for those living in territory of Siberia species.

МУРАВЬИ И ЗАЩИТА ЛЕСА

Материалы XII Всероссийского мирмекологического симпозиума,
Новосибирск, август 2005 г.

ANTS AND FOREST PROTECTION

Materials of the XII All-Russian Myrmecological Symposium,
Novosibirsk, August 2005

ДИНАМИКА НАСЕЛЕНИЯ КОЛЛЕМБОЛ (COLLEMBOLA, НЕХАРОДА) В ГНЕЗДАХ МУРАВЬЕВ ПОДРОДА *FORMICA* S. STR. В СЕВЕРО-ВОСТОЧНОМ КАЗАХСТАНЕ

С.К. Стебаева

*Институт систематики и экологии животных СО РАН, Новосибирск
ei@eco.nsc.ru*

В течение 3-х лет (1977-1979) изучалось население коллембол в гнездах муравьев *Formica polyctena* Forster и *F. pratensis* Retz. в северо-восточном Казахстане (Павлодарская обл., окр. д. Матогул). Район исследований расположен в подзоне колючей лесостепи с большой степенью распашки территории. Среднегодовое количество осадков по данным ближайшей Федоровской метеостанции (пос. Октябрьский) в годы исследований было минимальным в 1978 г. (223.8 мм) и максимальным в 1979 г. (299.5 мм), в 1977 г. оно составляло 257.3 мм/год. Количество осадков в самые теплые летние месяцы (июнь-июль) составляло в 1977-1979 гг. – 46.8 мм, 96.7 мм и 126.5 мм соответственно. Абсолютный минимум температур в январе составлял -40.4°C в самый сухой год и -38°C – во влажный. Максимальные температуры воздуха в летние месяцы достигали 32-35.3°C.

Сезонная динамика группировок коллембол изучалась в 5 гнездах *F. polyctena*, расположенных близко друг от друга в осиново-березовом колке на окраине д. Матогул. Кроме того, были обследованы 2 гнезда *F. pratensis*, одно из которых располагалось на опушке того же колка, а второе – в степной ассоциации, примерно в 3 км от него.

Пробы субстратов брались послойно круглым разъемным буром площадью 25 см² и объемом 125 см³. Из внутренних частей муравейников, где субстрат часто состоял из достаточно длинных веточек, пробы из нужного слоя отбирались вручную с последующим наполнением бура. Выгонка коллембол проводилась на термозклекторах с подогревом, первую ночь пробы не подогревались. Статистическая обработка материалов проводилась с помощью программы "Biodiv" (Baev, Penev, 1995).

Известно, что заселенность гнезд муравьев коллемболами в значительной степени определяется их ландшафтным положением, строе-

нием, сезоном года и общим увлажнением (Стебаева и др., 1977, Стебаева, Гришина, 1983). Кроме того, возраст гнезд и регион также существенно влияют на состав группировки коллембол и численность доминантных видов (Слепцова, 2005).

Состав группировок коллембол в гнездах даже одного вида муравьев может существенно меняться в зависимости от сезона (Стебаева, Гришина, 1983; Резникова, Слепцова, 2003) и структурных особенностей гнезда. Наши трехлетние наблюдения за населением коллембол в 5 гнездах *F. polyclena* в Казахстане выявили также четкую зависимость от ландшафтного положения гнезд и их возраста. В рамках данного сообщения остановимся лишь на 3-х сезонах (лето, начало осени и предзимний период).

Одновременное летнее обследование гнезда *F. polyclena* в колке и гнезда *F. pratensis* в степи проведено 31.07.1977 г., в самый жаркий период лета, за предыдущую декаду выпало всего 6,5 мм осадков, максимальные температуры составляли 31.9-34.4°C.

Обследованные гнезда *F. polyclena* располагались одно за другим от опушки до пониженной части колка, затапливаемой талыми водами весной. Параметры гнезд приведены на начало наблюдений (табл. 1), они несколько менялись по мере старения гнезд и в результате строительной деятельности муравьев.

Летнее население гнезд *F. polyclena*. Обследование крупного гнезда №1 (см. табл. 1) в июне 1977 г. показало, что население коллембол сильно

Таблица 1. Характеристика внешних структурных особенностей обследованных гнезд *Formica polyclena*

№ гнезда и его положение	Высота купола над землей, см	Расстояние до валов, см	Ширина валов, см	Общий диаметр, см
1. "Опушечное", старое	35	60-65	80-115	320-340
2. Большое, в светлой части колка, в 8-10 м от опушки	40-45	70	60-70	270-280
3. В средней части колка, старое, "плоское"	35	85	80-150	450
4. Средневозрастное, с высоким куполом, в 4 м от зоны затопления	60	70-120	80-120	390-410
5. Молодое, "мелкое", через 2 м от гнезда 4, почти на границе зоны весеннего затопления	20	70	70	200-220

обеднено в центральной части купола. В колонке проб по 125 см³ от поверхности до глубины 40 см здесь обнаружено лишь 5 видов, с общей численностью 14 экз. Вместе с тем, валы гнезда были достаточно хорошо заселены. Общая численность коллембол на колонку проб до глубины 40 см на северном валу составила 394 экз. (12 видов), на южном валу – 641 экз. (10 видов). В пересчете на пробы в 1 л получаем соответственно 3152 и 5128 экз. На обоих валах от поверхности до названных глубин доминировал ксерорезистентный вид *Cryptopygus orientalis* (88-89% от общей численности). В контрольной почве в это время выявлено 15 видов, доминировали *Ceratophysella succinea* и *Protaphorura* cf. *octopunctata*, характерные для остепненных местообитаний, глубже 5 см численность коллембол была низкой. Повторное обследование поверхностной части гнезда в июле показало, что слабо заселенным был слой 0-5 см по всему куполу: по северной стороне купола до 130 см от вершины, по южной – до 90 см. Некоторое увеличение численности коллембол отмечено на этих расстояниях (до 35-45 экз./125 см³) на южном валу за счет *C. succinea*, на северном – за счет *Axenyllodes bayeri*.

Летнее обследование центральной части куполов нескольких гнезд *F. polyclteta* в другой год (21.06.1978) показало, что характер заселения центральной части купола сильно зависит от возраста гнезда и его положения. Так центр купола по вертикали был интенсивно заселен *C. orientalis* только в старом “плоском” гнезде №:3. Суммарная численность коллембол на колонку проб до глубины 50 см составила 719 экз. (в пересчете на литровые пробы – 5752 экз.). В более молодых гнездах 4 и 5, расположенных ближе к затопливаемой части колка, заселенность центральной части куполов снижалась (до 266 экз. и 65 экз. соответственно). Несмотря на разную численность, доля *C. orientalis* во всех 3-х гнездах составляла 81-97%. Центральная часть купола большого гнезда № 2 в средней части колка также была слабо заселена (на колонку 0-50 см всего 15 экз.), при доминировании на глубине от 5 до 50 см мирмекофила *Entomobryoides myrmecophilus* (более 73%).

В колочной лесостепи Западной Сибири, в юго-западной части Новосибирской области (Карасукский р-н), в гнездах *F. polyclteta* обитает другой мирмекофил – *Symphoderus albinus*. Летом он доминирует в центральной осевой части купола старых муравейников, а осенью перемещается вслед за муравьями в подземные камеры (Стебаева, Гришина, 1983). Таким, образом, картина заселения осевой части купола летом остается сходной в старых гнездах *F. polyclteta*, хотя виды мирмекофилов меняются.

Летнее население коллембол в “степном” гнезде *Formica pratensis*. Гнездо располагалось в полынно-типчакково-солодковой ассоциации, в обширной плоской западине. Насыпной конус гнезда диаметром 35-40 см состоял из тонких веточек полыни. Гнездо возвышалось над поверхностью почвы всего на 10 см, валы – на 6 см. Ровная часть валов со-

ставляла 15 см, покатая – 20 см. Общий диаметр гнезда составлял 120-140 см. Середина внутреннего конуса состояла из крупных веточек полыны и отдельных экскрементов саранчовых. Цементированные камеры с мицелием располагались на глубине 30 см от поверхности почвы, занимая по вертикали 13 см.

Заселенность коллемболами центральной осевой части купола гнезда была очень слабой. Коллемболы не обнаружены в верхней части купола, единичные особи *E. myrmecophilus* начинали встречаться лишь в слое 5-10 см. Явные скопления *Hypogastrura vernalis* (54 экз./125 см³ или 432 экз./л) обнаружены лишь с глубины 20 см, в так называемой, “рыхлой подушке”, обычно заполненной мелкими камерами, оплетенными мицелием. Этот вид оставался доминантом и глубже (до 40 см), т.е. до нижней части полосы цементированных камер. Помимо него встречались еще 3 вида, в том числе, мирмекофилы *C. albinus* и *E. myrmecophilus*, а также почвенный *Protaphorura* cf. *octopunctata*. Отдельные подземные камеры на глубине 50-55 см заселялись теми же видами, но в меньшем количестве (96 экз./л). На глубину 65-70 см проникали лишь единичные особи *H. vernalis*. Таким образом, суммарная численность коллембол на колонку проб объемом 125 см³ до глубины 40 см в центральной осевой части гнезда составляла 164 экз. (1312 экз. при пересчете на объем в 1 л), до глубины 70 см – соответственно 177 экз. и 1416 экз. Суммарное число видов, индекс разнообразия и выравненность низкие (5 видов, H=0.728, E=0.45). Таким образом, обитаемая зона в центральной части гнезда находилась на глубине 20 см от поверхности почвы. Это сходно с заселением коллемболами “степного” гнезда *F. pratensis* в колочной лесостепи Западной Сибири (Стебаева и др., 1977). Однако состав обитателей гнезда

Таблица 2. Заселенность коллемболами центральной осевой части куполов и валов гнезд *Formica polyctena*

Доминанты	Гнездо 2					Гнездо 3
	центр	N - 20 см	N - 100 см	S - 20 см	S - 100 см	центр
	0-80 см	0-30 см	0-25 см	0-30 см	0-25 см	0-70 см
<i>Cryptopygus orientalis</i>	283	25	121		44	367
<i>Entomobryoides myrmecophilus</i>	223	185		43		272
<i>Xenylla maritima</i>		20		17		
<i>Ceratophysella succinea</i>	54	85	33		11	
<i>Pseudosinella</i> cf. <i>octopunctata</i>	26	22				67
<i>Axenylloides bayeri</i>			10		34	
<i>Lepidocyrtus violaceus</i>						1081
Всего экз. /25 см ²	640	343	195	69	106	1800
Всего видов	11	11	11	7	8	11

в Казахстане сильно обеднен, а зона активного заселения смещена вниз. Вертикальная смена видов выражена слабо.

Осеннее население гнезд *Formica polyctena*. Обычно осенью наблюдается повышение численности многих видов коллембол и миграция части из них на купола или валы муравейников. Виды коллембол, заселяющие гнезда муравьев осенью, меняются по годам и в зависимости от возраста муравейников. Так, в сентябре 1977 г. центральная часть купола старого «опушечного» муравейника (№1) интенсивно заселялась подстилочными видами *C. succinea* и *Pseudachorutes* sp. Их доля от общей численности коллембол до глубины 70 см составляла здесь соответственно 27.3 и 8.5%. Эудоминантом в осевой части купола был мирмекофил *E. myrmecophilus* (58.3%), при максимуме численности в слое 5-25 см. Высокая численность *C. succinea* сохранялась в поверхностном слое (0-5 см) по северной стороне купола до 30 см, по южной – до 40 см от вершины. Повышенная численность *Pseudachorutes* sp. отмечена в центральной части купола до глубины 30 см и в поверхностном слое в радиусе 10-20 см от вершины купола. *A. bayeri* заселял поверхностные слои купола ближе к валам, на расстоянии 70-100 см от вершины. Обследование гнезд № 2 и №3 (более молодого и старого, «плоского») в начале сентября 1978 г. показало, что заселенность центра купола старого гнезда резко возрастала, особенно, за счет подстилочного *Lepidocyrtus violaceus* (табл.2). Более молодое гнездо №2 в осветленной части колка имело меньшую заселенность. Помимо 2-х мирмекофилов, в центральной части купола здесь встречался *Xenylla maritima* s.l. Характерно, что зона повышенной численности распространяется по северной стороне купола еще не менее чем на 20 см от вершины. Здесь отмечено явное скопление подстилочного *C. succinea*. Основные доминанты в разных структурных частях гнезд представлены в таблице 2. Примечательно, что уже в самом поверхностном слое (0-5 см) заселенность муравейников была разной. Так в старом «плоском» гнезде №3 численность коллембол в этом слое на вершине купола составляла 825 экз./125 см³, в гнездах №2 и №4 – 53-55 экз./125 см³, а в молодом гнезде №5 – всего 18 экз. на пробу. Несколько менялся и состав доминантных видов коллембол.

Предзимнее население гнезд *Formica polyctena*. Обследование гнезд проводилось в октябре 1977-1978 гг. и ноябре 1979 г. Общие тенденции заселения муравейников в разные годы сохранялись. Наиболее заселенным по центру купола оставался старый муравейник №3. Высокая доля подстилочного *L. violaceus* сохранялась в октябре 1978 г. (24.4%) и ноябре 1979 г. (26.2%), доля *C. orientalis* составляла 60-66%. Заселенность коллемболами куполов других гнезд была слабой, особенно гнезд №4 и №5, вблизи затопливаемой весной части колка. Для крупного гнезда №2, расположенного в осветленной части колка, показана концентрация коллембол на валах, особенно на глубине 5-10 см, за счет высокой численности почвенных форм (из родов *Protaphorura*, *Folsomia*, *Mesaphorura*), а

также *A. bayeri*, часто связанного с муравейниками. В целом, наиболее заселенным на валах в предзимний период оказывается слой 0-15 см.

Предзимнее население "приколочного" гнезда *Formica pratensis*. В колонке проб в центральной части гнезда от поверхности купола до глубины 40 см (учет 21.11.1979) обнаружено 7 видов коллембол (суммарная численность на колонку проб по 125 см³ равна 539 экз.). Из них к числу форм, тесно связанных круглогодично с муравейниками, можно отнести лишь 2 вида – *C. orientalis* и *E. myrmecophilus*. Особенно высока численность первого вида, начиная с глубины 10 см, она максимальна в слоях 30-35 и 35-40 см (до 200-147 экз./125 см³ соответственно). Этот вид выступает эудоминантом и составляет 94.4 % от общей численности в слое 0-40 см. Заселение центральной части гнезда видами из окружающего ландшафта выражено значительно слабее, чем в гнездах *F. polyctena*. Из числа типично степных форм следует указать *Brachystomella parvula*, в небольшом количестве присутствуют подстилочные *L. violaceus*, *C. succinea*, *H. vernalis*.

В целом, материал демонстрирует достаточно четкую зависимость населения коллембол от структурных особенностей гнезд муравьев и относительную стабильность заселения в пределах одной структуры.

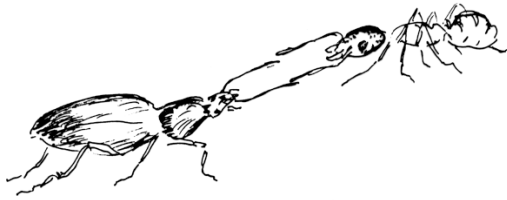
DYNAMICS OF COLLEMBOLAN POPULATIONS (COLLEMBOLA, HEXAPODA) IN ANTHILLS OF *FORMICA* S.STR. IN NORTH-EASTERN KAZAKHSTAN

S.K. Stebaeva

*Institute of Animal Systematics and Ecology, SB RAS, Novosibirsk
ei@eco.nsc.ru*

Temporal changes in springtail populations were studied within five *Formica polyctena* anthills located in birch kolkis as well as within two *Formica pratensis* anthills situated in steppe and nearby kolkis. The collembolan populations in the anthills located in different parts of the same biotope differed both by the abundance and distribution of *Collembola* within central part of cupola and anthill rollers. The seasonal fluctuations of collembolan populations dwelling the anthills are considered.

Поведение и коммуникация



Behaviour and communication

МУРАВЬИ И ЗАЩИТА ЛЕСА

Материалы XII Всероссийского мирмекологического симпозиума,
Новосибирск, август 2005 г.

ANTS AND FOREST PROTECTION

Materials of the XII All-Russian Myrmecological Symposium,
Novosibirsk, August 2005

СПЕЦИФИКА ПОВЕДЕНИЯ РЫЖИХ ЛЕСНЫХ МУРАВЬЕВ ПРИ ВЗАИМОДЕЙСТВИИ С ЖУЖЕЛИЦАМИ

Е. А. Дорошева

*Институт систематики и экологии животных СО РАН, Новосибирск
lenusia@sibmail.ru*

Поведенческие реакции рыжих лесных муравьев *Formica aquilonia* Yarr. при контактах с их топическими конкурентами – жужелицами изучались путем инициирования столкновений насекомых с живыми жуками и их моделями на фуражировочных дорогах муравьев и на лабораторных аренах. Исследования проводились в 2000-2004 г. в лесопарковой зоне новосибирского Академгородка.

Описание поведенческих тактик муравьев проводили, наблюдая за взаимодействием, попарно, на лабораторных аренах размером 15x15 см., жуков *Pterostichus magus* Esch. и муравьев. Протоколировали все поведенческие реакции насекомых. Всего проведено 40 сеансов взаимодействия продолжительностью по 5 мин.

Для сравнения реакций на жужелиц у представителей разных функциональных групп муравьев, наблюдали за взаимодействием на лабораторных аренах охранников, активных фуражиров, трофобионтов и жуков *P. magus*. “Охранников” брали с купола муравейника, пронося над ним препаративную иглу и собирая наиболее агрессивно нападающих на нее муравьев. “Охотников” отбирали, выкладывая вблизи концевых участков фуражировочных дорог живых насекомых и собирая нападавших на них муравьев. Трофобионтов собирали на стволах деревьев, при транспортировке ими пади в муравейник. Протестировано по 20 муравьев каждой функциональной группы (60 сеансов по 5 мин.). Различия в частоте использования поведенческих тактик выявляли, сравнивая для муравьев разных функциональных групп, попарно, долю особей, применявших различные тактики взаимодействия с жуками, с помощью критерия χ^2 .

Избирательность реакций муравьев на жужелиц разных видов исследовали на лабораторных аренах и в полевых условиях для 6 видов жужелиц, ранее выявленных на заселенных муравьями участках

(Reznikova, Dorosheva, 2004): зоофагов *Carabus regalis* F.-W., *Pterostichus melanarius* Ill., *P. magus*, *P. oblongopunctatus* F. и миксофитофагов *Harpalus smaragdinus* Duft. и *Amara nitida* Sturm. Исследовали, реагируют ли муравьи избирательно на жуков разных видов, или их агрессивная реакция является генерализованной, направленной на объект «жук» или даже «движущийся предмет». В полевых экспериментах жуков разных видов помещали по одному на фуражировочную дорожку муравьев и в течение 60 секунд подсчитывали число напавших на жука муравьев. Наблюдения проводили на начальных участках дорог, у наружной границы пригнздовой территории муравейников, так как предварительные опыты показали, что именно здесь муравьи наиболее оперативно и явно реагируют на появление жуков. Протестировано по 20 жуков каждого из шести видов.

В лаборатории наблюдали за взаимодействием муравья и жука, парно, на аренах (15x15 см). В течение 5 минут фиксировали число контактов насекомых, а также число и продолжительность столкновений. Для оценки реакции муравьев на жужелиц разных видов в каждом опыте подсчитывали долю контактов, заканчивающихся нападением муравья, от общего числа контактов жуков и муравьев. Протестировано по 20 особей каждого вида. Достоверность различий в количестве муравьев, нападавших на жужелиц на дорогах, для каждой пары видов сравнивали с помощью критерия Стьюдента. Степень агрессивности муравьев по отношению к разным видам жужелиц в лабораторных экспериментах оценивали путем сравнения долей с помощью критерия s^2 .

Оценивали степень агрессивности муравья по отношению к жужелицам на протяжении сезона. Для этого наблюдали за взаимодействием на аренах *P. magus* и муравьев в четырех сериях опытов (по 20 сеансов взаимодействия): в первой половине мая, июне, в конце августа и в конце сентября.

Ключевые признаки, которыми могут руководствоваться муравьи, распознавая жужелиц, выявляли, предлагая муравьям на фуражировочных дорогах плоские изготовленные из замши модели, имитирующие жуков. Использовали пять симметричных и одну несимметричную модель. Симметричные модели (I) по контуру повторяли очертания тела жука и включали следующие варианты окраски и длины: (1) темно-бурая, 3 см; (2) белая, 3 см; (3) темно-бурая, 1,5 см; (4) белая, 1,5 см; (5) темно-бурая, 1,5 см, с имитацией «ног» и «антенн» из черных ниток. Модель с несимметричными контурами (II) была темно-бурой, длиной 3 см (6) (рис. 1, 2). Проводилось по 20 испытаний каждой модели, выкладываемой на фуражировочную дорожку без последующих перемещений, и по 20 – тех же моделей, передвигаемых с помощью нитки (всего 240 испытаний). В качестве моделей использовали также мертвых жуков *P. magus* с конечностями и антеннами (7) и без них (8), живых жуков *C. regalis*, завернутых в темную (11) и белую ткань (12) и шарики из тех

же тканей сходного размера (13, 14). В течение 1 минуты подсчитывали количество муравьев, проявляющих интерес к модели (исследующих, кусающих, пытающихся тащить). Проводили по 20 испытаний каждой модели, всего 400 тестов. Достоверность различий в привлечательности для муравьев разных объектов для моделей из замши, различавшихся серией признаков, определялась с помощью теста множественного сравнения Шеффе; для остальных моделей, которые сравнивались попарно, определялась с помощью критерия Стьюдента.

В тестах парных взаимодействий насекомых на аренах, выделили следующие поведенческие тактики муравьев: I. «мертвая хватка» (муравей хватает и не отпускает жука); II. «продолжительные» нападения (продолжительностью в среднем более 5 сек., после которых муравей отпускает жука и убегает); III. «короткие» нападения (продолжительностью менее 5 сек.); IV. безразличие (муравей безразличен к жуку при встрече или ощупывает его антеннами и продолжает движение); V. избегание (муравей изменяет направление движения, увеличивает скорость во время контакта с жуком или непосредственно перед ним).

Муравьи, принадлежащие к разным функциональным группам в семье, существенно различались по набору тактик взаимодействия с жуками. «Охотники» и «охранники» сходны по набору тактик, в частности, они почти с одинаковой частотой нападали на жужелиц ($50 \pm 12\%$ и $55 \pm 16\%$ случаев). В каждой из этих групп только по три муравья из 20 преимущественно игнорировали или избегали жуков. Трофобионты нападали на жуков лишь в единичных случаях ($0.23 \pm 0.10\%$), ни один из них не применял тактику «мертвой хватки», более половины трофобионтов избегали контакта с жуками.

Изменение частоты агрессивных реакций муравьев при контакте с жужелицами показывает избирательность их реагирования на особей разных видов, в частности, отмечены более частые нападения на хищных жужелиц, чем на миксофитофагов. Данные лабораторных и полевых экспериментов оказались сходными. Исключение составляет *C. regalis* – особи этого вида подвергались максимальному количеству нападений муравьев на дорогах и наименьшему – на лабораторных аренах (табл. 1). На дорогах эти жуки быстро перемещаются, а на аренах замирают, оставаясь неподвижными и во время контактов с муравьями. Это можно объяснить тем, что в движении крупные *C. regalis* не могут уклониться от столкновений с муравьем на небольшой арене. Весьма часто (как на аренах, так и на дорогах) муравьи нападают на жужелиц рода *Pterostichus*, причем на фуражировочных дорогах большему числу нападений подвергались *P. magus*, численность которых на территории колонии муравьев много выше по сравнению с остальными видами жужелиц. Возможно, существует тенденция увеличения степени агрессивности муравьев при возрастании частоты встреч с видом-конкурентом. Наименее агрессивно муравьи относились к мелким миксофитофагам *A. nitida*. Можно предположить, что агрессивные реакции

муравьев в большей степени направлены на отпугивание потенциальных трофических конкурентов, чем на стремление использовать жукелиц как добычу: меньшие по размеру, с более тонкой кутикулой миксофитофаги – сравнительно более доступные жертвы. Однако и они не относятся к «легкой» добыче: помещенные на муравьиные дорожки *A. nitida* принимали наименее уязвимые позы и редко становились добычей муравьев. Вероятно, умерщвление потенциальных конкурентов требует существенных затрат времени и энергии, и может быть опасно и для самих муравьев.

Таблица 1. Показатели агрессивности муравьев по отношению к жукелицам разных видов

Виды	Нападения муравья на жука (n=20)	
	на арене*	на дорогах**
<i>P. tagus</i>	0.56±0.14	11.3±2.3
<i>P. melanarius</i>	0.62±0.12	7.7±2.4
<i>P. oblongopunctatus</i>	0.51±0.12	7.9±1.4
<i>C. regalis</i>	0.18±0.13	26.9±3.3
<i>A. nitida</i>	0.29±0.08	4.0±1.1
<i>H. smaragdinus</i>	0.32±0.10	7.3±1.3

Примечание: * – доля нападений муравья на жука по отношению к общему числу контактов; ** – число муравьев, напавших на жука.

Лабораторное изучение агрессивности муравьев по отношению к жукам *P. tagus* в разные сроки вегетационного сезона показало, что она остается постоянной, не уменьшаясь даже в конце сентября, во время предзимнего спада активности муравьев (табл. 2).

Таблица 2. Агрессивность муравьев по отношению к *P. tagus* в течение сезона

Дата эксперимента	10.05	14.06	28.08	27.09
Доля нападений муравья на жука по отношению к общему числу контактов насекомых	0.58±0.17	0.56±0.14	0.53±0.19	0.63±0.21

Предъявление на фуражировочных дорожках моделей, различающихся по отдельным признакам, позволило вывить следующие тенденции (табл. 3). Окраска и движение явно повышали привлекательность моделей, а размер по-разному сказывался на реакциях муравьев. В случае темных и неподвижных моделей, крупные модели в большей степени привлекали внимание муравьев, чем мелкие; из темных и подвижных более привлекательными оказывались мелкие. Светлые образцы

почти не привлекали внимания муравьев, вне зависимости от размера и подвижности. Наличие «ног» и «антенн» оказалось существенным признаком: оно увеличило привлекательность как неподвижной, так и подвижной модели. Отдельные муравьи пытались кусать «конечности» или нить, с помощью которой перемещали модели. Остальные модели муравьи только исследовали, в течение 1-3 сек. Значимым оказалось присутствие или отсутствие двусторонней симметрии. Асимметричные модели оказались менее привлекательными, чем симметричные – такого же размера.

Мертвый жук (неподвижный объект), как с конечностями и антеннами, так и без них, оказался весьма привлекательным для муравьев (24.4 ± 1.8 и 25.2 ± 2.2 соответственно, нападающих особей за минуту). Все муравьи, подбегавшие к мертвым жукам, кусали их и пытались тащить. Опыты с *C. regalis*, окрашенным белым мелом, показали, что на светлоокрашенного жука муравьи нападают реже, чем на жука естественной окраски (8.4 ± 1.1 муравьев за 1 мин и 26.9 ± 3.3 соответственно; $p < 0.01$). Муравьи проявляли больший интерес к *C. regalis*, завернутому в темную ткань (то есть к темному шарик с запахом жужелицы), чем к шарик сходного размера из той же ткани без жука внутри (15.8 ± 1.4 и 6.7 ± 1.1 особей соответственно, $p < 0.01$). Муравьи не только исследовали шарик с жуком внутри, но и кусали его, пытались тащить. В то же время различий между числом муравьев, привлеченным *C. regalis*, завернутым в белую ткань, и шариком из белой ткани, не выявлено.

Таблица 3. Число муравьев, проявивших интерес к разным моделям (среднее для 20 опытов продолжительностью 1 мин.)

№ модели	1(I)	2(I)	3(I)	4(I)	5(I)	6(II)
Передвигаемые	27.5 ± 2.5	7.3 ± 1.5	30.1 ± 2.0	6.9 ± 1.2	34.3 ± 2.1	5.0 ± 1.5
Неподвижные	23.7 ± 1.9	3.1 ± 1.2	12.9 ± 1.4	2.8 ± 1.1	15.6 ± 2.4	3.8 ± 1.2

Примечания: I. симметричные модели: 1. бурая, 3 см длиной; 2. белая, 3 см длиной; 3. бурая, 1.5 см длиной; 4. белая, 1.5 см длиной; 5. бурая, 1.5 см длиной с «ногами» и «антеннами»; II. несимметричная: 6. бурая, 3 см длиной.

Таким образом, муравьи при распознавании жуков могут ориентироваться на такие визуальные признаки, как движение, темный цвет, двусторонняя симметрия и наличие конечностей. Можно полагать, что муравьи в значительной степени используют и химические сигналы и при распознавании потенциальных конкурентов среди хищных беспозвоночных. Признаки, привлекающие муравьев в моделях конкурентов, распознаются в определенной последовательности. Темный цвет и наличие двусторонней симметрии выступают как первичные признаки, привлекающие внимание муравьев. Белый цвет модели в значитель-

ной степени «выключал» реакцию на движение, размер и даже запах жука. Для темных симметричных моделей такие признаки, как движение, размер, и наличие конечностей, подчинялись «закону разнородной суммации» (Tinbergen, 1951), то есть они оказались аддитивны по своему воздействию на поведение муравьев.

Работа поддержана грантами РФФИ (05-04-48104), Президиума РАН по программе «Происхождение и эволюция биосферы», Фонда содействия отечественной науке.

SPECIFICITY OF BEHAVIOR OF RED WOOD ANTS IN INTER-ACTIONS WITH CARABIDS

E. Dorosheva

*Institute of Animal Systematics and Ecology, SB RAS, Novosibirsk
lenusia@sibmail.ru*

Behavioural mechanisms of adjustment of competition in red wood ants *Formica aquilonia* Yarr. and ground beetles *Carabus regalis* F.-W., *Pterostichus melanarius* Ill., *P. magus* Esch., *P. oblongopunctatus* F., *Harpalus smaragdinus* Duft. и *Amara nitida* Sturm were studied by means of field collisions between insects experiments using alive competitors and imitative models. Members of different functional groups within ants' family such as aphid-milkers, hunters and guards behave differently towards beetles. It turned out that active ants react selectively to different features of possible competitors such as coloration, presence of "offshoots" (legs, antennae), body symmetry, speed of movements and smell.

МУРАВЬИ И ЗАЩИТА ЛЕСА

Материалы XII Всероссийского мирмекологического симпозиума,
Новосибирск, август 2005 г.

ANTS AND FOREST PROTECTION

Materials of the XII All-Russian Myrmecological Symposium,
Novosibirsk, August 2005

ЛЕТНАЯ АКТИВНОСТЬ ШМЕЛЕЙ (HYMENOPTERA, APIDAE)

Д. А. Калинин

*Московский Государственный Университет
d_kalinin@pochtamt.ru*

Цель настоящей работы состояла в том, чтобы изучить индивидуальную фуражировочную активность шмелей как результат их взаимодействия.

По ранним представлениям, у шмелей единственной стратегией фуражировки является индивидуальный поиск корма, отсутствует мобилизация дополнительных фуражиров на источник корма. То есть рабочие шмели никак не стимулируют своих сородичей к вылету из гнезда (Brian, 1952). Современные исследования показывают наличие у шмелей упрощенного варианта мобилизации. Он заключается в расширенных эксцитатных пробегах фуражирова, обнаружившего источник корма. Эти движения сопровождаются столкновениями с другими рабочими, которые тем самым вовлекаются в фуражировку. Таким образом осуществляется передача информации о наличии корма, но не о его местоположении (Dornhaus, Chitka, 1999; Dornhaus, Cameron, 2003). Предполагается, это является формой поведения, эволюционно предшествующей танцам медоносных пчел. Также показано, что мобилизуемые рабочие воспринимают информацию о запахе пищевого источника (Dornhaus, Chitka, 1999).

Особенностью наших исследований было то, что корм был всегда в избытке, и положение кормушек не менялось. Объектами исследований были две шмелиные семьи, принадлежащие к разным видам: *Bombus lucorum* L. (июнь – июль 2001 года) и *B. lapidarius* L. (июль – август 2002 года). Первая из них была выращена в лаборатории, вторую взяли из природы. Гнезда помещали в деревянные ульи с прозрачной стенкой, что позволяло вести наблюдения за внутригнездовым поведением. Исследования проводили в лаборатории. Кормушки наполняли 50% раствором сахарозы. Всех фуражиров индивидуально метили.

Нами отмечено, что часть шмелей никогда не покидали улей и всю жизнь работали внутри гнезда. Другие становились фуражиром, но

вылетали за сиропом в течение дня не постоянно, а прерываясь на внутригнездовую работу (тратя на неё порой значительную долю времени). Чаще всего она заключалась в модификации кормовых ячеек. Например, расширении устья ячейки или наоборот сужении его с использованием маленьких кусочков воска. На такую деятельность фуражиры в большинстве случаев переключались с совершенно обычной процедуры поиска подходящих ячеек перед отрыгиванием корма или с последующего осмотра ячеек. Вероятно, степень вовлечения во внутригнездовые работы зависит от наполненности кормовых ячеек. Также мы отмечали случаи вовлечения фуражиров в работы, никак не связанные с трофическим обеспечением семьи. Так, например, зафиксированы случаи контактного обогрева фуражирами личинок и вентиляции гнезда.

Фуражирами в подопытных семьях становились более крупные рабочие, что согласуется с литературными данными (Скориков, 1922; Кипятков, 1991; Еськов, 1992). Поначалу из гнезда вылетали и мелкие особи, однако, лишь эпизодически.

Мы не наблюдали (и не отмечено в литературе) прямого доминирования крупных фуражирующих шмелей над более мелкими. Скорее всего, распределение функций в семьях шмелей осуществляется по принципу иерархии ролей (модель поведения, согласно которой каждая особь может выполнять определённый круг ролей, причём эти роли для неё неоднозначны – Длусский, 1984). Так, в случае когда крупных рабочих нет, мелкие способны заниматься менее предпочитаемой деятельностью. При этом доминирующей мотивацией становится стремление к фуражировке, что определяется, видимо, нехваткой пищевых ресурсов. С появлением генерации крупных шмелей мелкие прекращают вылетать. Считается, что фуражировка крупных особей более экономична (Скориков, 1922).

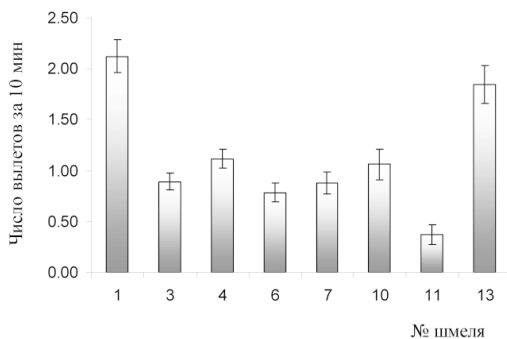


Рис. 1. Различия фуражиров по величине индивидуальной активности. Семья *B. lucorum*

Величину фуражировочной активности измеряли числом вылетов, совершаемых за 10 минут. При этом для каждого шмеля фиксировали его индивидуальную активность, что впоследствии можно было использовать для определения суммарной активности фуражиров.

Проведя усредне-

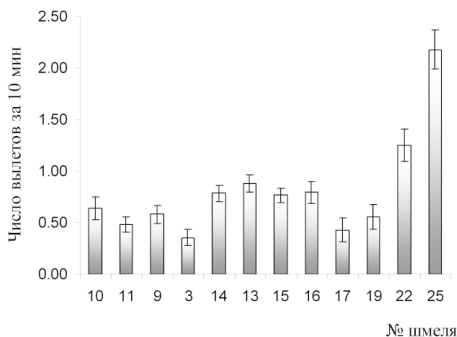


Рис. 2. Различия фуражиров по величине индивидуальной активности. Семья *B. lapidarius*

ние индивидуальной активности для каждого шмеля за всё время наблюдения за ними, мы увидели, что шмели значительно различаются между собой по величине лётной активности (см. рис. 1, 2).

Оказалось, что в первую очередь она сильно зависит от общего числа вовлечённых в фуражировку рабочих. Лётная активность разных шмелей

приходилась на разные дни (они как бы сменяли друг друга). Следовательно, разным шмелям приходилось работать при разной численности фуражиров (число их колебалось в пределах от одного до семи).

Приведенные утверждения подкрепляются данными по динамике летной активности шмелиной семьи (рис. 3, 4). Хорошо видно, что существовали периоды, когда суммарная активность заметно повышалась, что связано с увеличением вовлечённых в фуражировку рабочих шмелей. Однако увеличение числа фуражиров было сопряжено с резким падением активности в пересчёте на одного фуражир.



Рис. 3. Динамика средней суточной активности и числа активных фуражиров. Семья *B. lucorum*

Сказанное хорошо демонстрируется на рис. 5, где отражено распределение средней суточной активности в пересчёте на одного шмеля в зависимости от числа вовлечённых в фуражировку особей. Можно сделать вывод о том, что индивидуальная активность шмелей имеет тенденцию к обратной зависимости от общего числа фура-

жиров (и, следовательно, от суммарной активности). По-видимому, если устойчивые индивидуальные различия шмелей имеются, то они перекрываются ситуационными различиями, а семья в целом ведёт себя так, что с увеличением числа фуражиров суммарная активность растёт, а в пересчёте на шмеля – падает.



Рис. 4. Динамика средней суточной активности и числа активных фуражиров. Семья *B. lapidarius*

Вероятнее всего, на активность конкретного фуражера влияет не сама суммарная частота вылетов из гнезда, а определённые результаты фуражировки. По всей видимости, одним из главных факторов, мотивирующих шмелей к вылетам, является наличие запасов корма в гнезде, т. е. соответствие фуражировочной активности потребностям семьи (что показано для медоносной пчелы – Еськов, 1992).

Очевидно, регуляция суммарной активности шмелей с использованием двух антагонистических механизмов (изменения числа фуражиров и индивидуальной активности) свидетельствует о совершенстве и достаточно высокой степени координации поведения членов сообщества. Такая система регуляции

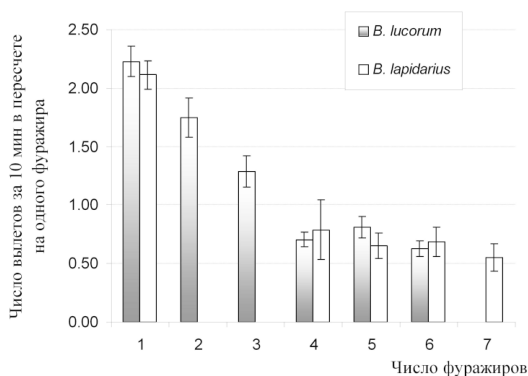


Рис. 5. Распределение средней летней активности шмелей в зависимости от числа вовлеченных в фуражировку особей

обладает более высокой точностью и устойчивостью, чем однозвенная. Достаточно вспомнить, например, что в подавляющем большинстве случаев регуляция биохимических реакций осуществляется с использованием не менее чем двух механизмов (Марри и др., 1993).

Вероятно, таким образом семья оставляет себе некий “запас прочности”. В литературе указывается, что наличие определённого числа “резервистов” является весьма характерной чертой многих эусоциальных насекомых (Кипятков, 1991). К тому же, фуражиры могут переключаться на внутригнездовые работы, и, таким образом, энергия, которая могла бы быть потрачена на фуражировку, не теряется.

Таким образом, в условиях избытка корма значения летной активности фуражиров взаимоподавляются. При этом у изученных нами шмелей отсутствует или не выражено явно иерархическое доминирование среди рабочих особей (в отличие, например, от муравьёв – Захаров, 1980). Полученные данные говорят в пользу того, что разделение функций в семьях шмелей происходит по принципу иерархии ролей, когда каждая особь занимается наиболее предпочитаемой деятельностью. Это хорошо объясняет тот факт, что эффективность работы в малых группах выше, чем в больших (Длусский, 1984).

FLYING ACTIVITY OF BUMBLE BEES (HYMENOPTERA, APIDAE)

D. A. Kalinin

Московский Государственный Университет

d_kalinin@pochtamt.ru

The influence of individual interactions on foraging activity was shown. In laboratory experiments two families of bumble bees (*Bombus lucorum* L. and *B. lapidarius* L.) were studied. Foraging activity was measured by counting the number of bees leaving the nest box per 10 minutes. In our case, the individual activities of foragers were mutually suppressed. The foragers could switch to working within a nest. We did not find any domination among workers. The obtained data evidence that division of labour within bumble bees' families correspondence with the role hierarchy, when each individual is engaged in the most preferred activity. This model explains the fact that the overall performance in small groups is higher than in big ones.

МУРАВЬИ И ЗАЩИТА ЛЕСА

Материалы XII Всероссийского мирмекологического симпозиума,
Новосибирск, август 2005 г.

ANTS AND FOREST PROTECTION

Materials of the XII All-Russian Myrmecological Symposium,
Novosibirsk, August 2005

ВЛИЯНИЕ СЕЗОННОГО ЦИКЛА РАЗВИТИЯ СЕМЬИ *MYRMICA RUBRA* НА ОБУЧЕНИЕ РАБОЧИХ ОСОБЕЙ

А.Я. Карась¹, Г.П. Удалова²

¹Биологический факультет Московского государственного
университета,

²Научно-исследовательский центр экологической безопасности
РАН, Санкт-Петербург
pol@protein.bio.msu.ru

Исследования регуляторных механизмов, синхронизирующих сезонное развитие муравьёв с годичным ритмом климата, указывают на ведущее значение таких экологических факторов, как температура и фотопериод на физиологическое состояние семьи (Данилевский, 1961; Кипятков, 1971, 1996, 2001 и др.). Нами изучались особенности формирования лабиринтного навыка у рабочих муравьёв *Myrmica rubra* при двух видах подкрепления: сахарным сиропом и расплодом собственного вида, т.е. при реализации социальной пищевой мотивации и мотивации заботы о потомстве, в периоды с июня по декабрь.

Методика. Семьи муравьёв, состоявшие из 400-800 особей (рабочих, цариц и расплода), помещали в искусственные гнёзда за 3-4 недели до экспериментов. Над гнездом располагалась арена с центральным отверстием, а над ней симметричный многоальтернативный лабиринт, сделанный из съёмных бумажных деталей. Лабиринт соединялся с ареной центральным мостиком и двумя боковыми. Каждая половина лабиринта включала целевую площадку с подкреплением и симметричную ей пустую площадку. Наиболее активных внегнездовых рабочих муравьёв, помеченных индивидуально цветными нитролаками, обучали заходить в лабиринт через центральный мостик, передвигаться по лабиринту, брать подкрепление и выходить через левый или правый боковой мостик на арену. Правильными считали те передвижения по лабиринту (циклы), в которых муравей брал подкрепление, не заходя предварительно на площадки симметричные целевым. После каждого цикла все части лабиринта заменяли. Формирование лабиринтного навыка оценивали по нескольким показателям. Детально применяемая

методика описана в статьях (Карась, Удалова, Загораева, 1986; Карась, Удалова, 1998, 2000 и др.).

Результаты исследования. В наших предыдущих работах эксперименты проводились в летние месяцы. В июне-августе муравьи легко обучались переносу своего расплода из лабиринта в гнездо. При этом показатели выработки лабиринтного навыка указывали на сверхбыстрое обучение. Реализовались стереотипные правильные, в основном минимизированные циклы (решения), причем независимо от уровня потребности семьи в углеводном корме. В противоположность этому, формирование навыка фуражировки при подкреплении сиропом существенно зависело от этого фактора. При высоком уровне пищевой потребности, создаваемой ограничением в потреблении семьёй сиропа, показатели навыка были близки к таковым при транспортировке расплода (табл., 5,6). При сниженной пищевой потребности семьи отмечалось уменьшение числа правильных циклов, особенно минимизированных, вариабельность решений, увеличение среднего числа движений в цикле, ухудшение иных показателей обучения (табл., 4). Такой характер обучения был обусловлен превалярованием у рабочих особей поисково-исследовательской активности над пищевой социальной мотивацией.

Учитывая особенности сезонного цикла семьи муравьёв, можно было предположить ухудшение обучения в лабиринте в осенние месяцы. Действительно, показатели формирования навыка фуражировки у муравьёв одной и той же семьи в условиях искусственной пищевой депривации оказались при прочих равных условиях худшими в сентябре по сравнению с таковыми в июле (табл., 6,7). Особенно отчётливо выявилось влияние понижения освещённости и температуры, характерное для осеннего периода, в опытах, проведённых на особях одной семьи в сентябре-октябре в условиях постоянно дождливой, пасмурной погоды. Эксперименты осуществляли в помещении, достаточно освещённом, но при температуре 15-18°. В этом случае муравьи крайне редко заходили в лабиринт. У них была снижена не только пищевая активность, но и поисково-исследовательская. Лабиринтный навык фуражировки практически не выработывался: правильных циклов было только 49%, не наблюдалось их стабилизации (табл., 1). Уменьшение числа движений в циклах происходило за счёт низкой исследовательской активности. На одной семье муравьёв, содержащейся с лета до зимы в гнезде в лаборатории, опыты осуществляли в октябре-декабре при искусственном достаточном ярком освещении и температуре 21-22°С. В этом случае, по-видимому, благодаря тому, что семья (или часть внегнездовых рабочих особей) не вошла в естественное состояние диапаузы, у муравьёв выработывался лабиринтный навык при подкреплении сиропом (табл., 2). Было более 85% правильных циклов и навык стабилизировался. За счёт отчётливо выраженной исследовательской активности наблюдались, однако, большая вариабельность решений и высокие значения числа движений в циклах. В целом, показатели обучения были хуже, чем при обучении фуражиров-

ки в летний период (как при достаточном количестве углеводного корма, так и при его ограничении).

Очевидно, что низкие показатели выработки у рабочих особей лабиринтного навыка при пищевом подкреплении в осенне-зимний период обуславливаются снижением потребности семьи в углеводном корме при переходе её в диапаузу. Вместе с тем, следует подчеркнуть, что в указанных условиях, т.е. при проведении опытов в сентябре-декабре, у муравьёв формирование навыка транспортировки расплода происходило так же эффективно, как и в летние месяцы. Это, безусловно, объясняется особой значимостью мотивации заботы о потомстве.

Таблица 1. Особенности обучения муравьёв в лабиринте в различные периоды года

<i>Серия экспериментов</i>							
<i>Показатели навыка</i>	<i>1</i>	<i>2</i>	<i>3</i>	<i>4</i>	<i>5</i>	<i>6</i>	<i>7</i>
Первый правильный цикл	4.25 ± 1.59	2.17 ± 0.35	2.00 ± 0.23	1.12 ± 0.13	1.20 ± 0.07	1.20 ± 0.05	1.80 ± 0.23
Стабилизация навыка	нет	6.75 ± 1.75	7.65 ± 1.00	3.25 ± 0.66	1.20 ± 0.07	1.25 ± 0.07	2.53 ± 0.46
Число движений в цикле	14.53 ± 1.35	27.20 ± 0.90	16.20 ± 0.50	21.20 ± 0.94	13.27 ± 0.89	12.45 ± 0.30	17.60 ± 1.10
Число движений на первом этапе цикла	5.90 ± 0.70	6.90 ± 0.20	6.40 ± 0.20	4.74 ± 0.41	4.55 ± 0.38	4.9 ± 0.20	5.72 ± 0.21
Количество правильных циклов (%)	49.2	85.8	89.3	84.1	98.4	95.4	91.1
Количество минимизированных циклов (%)	35.5	8.9	38.9	19.4	51.2	54.1	37.3
Число особей с доминирующей схемой передвижения	нет	нет	47.1	12.5	66.7	62.5	50.0
Число подходов к целевым площадкам со взятием подкрепления и без	150-335	313-367	365-62	159-144	316-55	439-30	341-214
Отношение этих чисел	0.45	0.85	5.89	1.10	5.75	14.63	1.59

Примечание: Обозначения серий опытов и условий их проведения: выработка навыка фуражировки, сентябрь-октябрь (1); выработка в октябре-декабре на муравьях одной и той же семьи навыков фуражировки (2) и транспортировки расплода (3); выработка навыка фуражировки у двух разных семей, июль-август (4,5); выработка навыка фуражировки у муравьёв одной и той же семьи в июле (6) и в сентябре (7). Опыты, проведённые при пищевой депривации семьи 1-3, 5-7, при достаточном количестве углеводного корма (4).

Итак, результаты проведённых экспериментов указывают на зависимость процесса обучения рабочих внегнездовых муравьёв от сезонных факторов, существенным образом влияющих на физиологическое состояние семьи, таких как уровень освещённости, температура окружающей среды и степень потребности семьи в корме. Изменяя в лабораторных условиях степень выраженности указанных факторов, можно существенным образом влиять на показатели обучения.

INFLUENCE OF THE STAGE OF COLONY SEASONAL LIFE CYCLE ON LEARNING IN WORKES OF *MYRMICA RUBRA*

A.Ya. Karas¹ and G.P. Udalova²

¹ Biological Faculty, Moscow State University, Moscow

*² Biological Faculty, St. Peterburg State University, St. Peterburg
pol@protein.bio.msu.ru*

The learning in worker scouts was investigated during the acquisition of multi-choice maze task on the basis of two social motivation – brood transport or foraging. The superfast learning with a predominance of correct solutions (up to 98%) and habit optimization were observed under conditions of brood transport motivation or high level of food motivation. When a lower level of food motivation was used the number of movement in a cycle and it's duration increased, the number of correct solutions decreased and they became more variable due to prevailing of exploratory activity. The experiments carried out in autumn and winter allowed to discover the dependence of learning ability on a colony seasonal cycle. One series of experiments was carried out in September – October during rainy, dusky weather, under artificial light and temperature of 15-18°C. The colony's needs for food decreased at that time and, thus, the maze foraging habit has not formed: there was only 49% of correct solutions, and in the end of experiment the number of movement in a cycle diminished as a result of exploratory activity. In another series conducted in October-December under artificial light and temperature of 21-22 °C, when the ants had enough food, maze habit became stable, there were 86% of correct solutions, but the exploratory activity caused a high number of movements in a cycle and the absence of optimization. In these two series the indices of maze foraging habit were worse on the whole than those in experiments carried out in summer. The foraging habit formation in same hungry colony was better in June than in September. We conclude that the maze habit formation in worker ants during foraging was worse in autumn and winter periods due to low food motivation, but the learning ability under brood transport motivation remained at the same level.

МУРАВЬИ И ЗАЩИТА ЛЕСА

Материалы XII Всероссийского мирмекологического симпозиума,
Новосибирск, август 2005 г.

ANTS AND FOREST PROTECTION

Materials of the XII All-Russian Myrmecological Symposium,
Novosibirsk, August 2005

ОБУЧЕНИЕ НА РАЗНЫХ ЭТАПАХ ПИЩЕВОГО ПОИСКА У ОС *PARAVESPULA GERMANICA* L. (HYMENOPTERA, VESPIDAE)

В. М. Карцев, Т. Г. Оганесов

*Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова
v-kartsev@yandex.ru, empusa@mail.ru*

Характерной особенностью поведения насекомых является его разделение на отдельные этапы. Было показано, что при локальном пищевом поиске пчелы способны использовать индивидуальный навык в новой ситуации (Мазохин-Поршняков и др., 1971). Однако навык, приобретенный при фуражировке, насекомые (осы, пчелы, шмели) не используют при поиске входа в гнездо (Бейко и др., 1981; Карцев и др., 1987; Colborn et al., 1999). Где же границы универсальности индивидуального навыка? Мы впервые попытались изучить этот вопрос более подробно, сравнив реакцию индивида на одинаковые зрительные ориентиры на маршруте по мере приближения к источнику корма и при непосредственном его выборе.

В полевых экспериментах индивидуально помеченную осу приучали проникать в обтянутый прозрачной тканью садок через лабиринт с двумя входами – свободным и перекрытым в глубине заслонкой. Свободный вход маркировали пурпурным (+) кругом, перекрытый – желтым (–). На дне садка располагали кормушку с сахарным сиропом. Насытившееся насекомое выпускали, снимая верхнюю крышку садка. После того, как оса обучалась (начала выбирать свободный вход с первой попытки чаще, чем это могло бы быть случайно), таким же лабиринтом, как при входе в садок, накрывали и кормушку. В первом варианте эксперимента цвета при входе в садок и на кормушке подкреплялись противоположно (обратное подкрепление), во втором – одинаково (прямое подкрепление). Были также контрольные осы, которые летали на кормушку без предварительного навыка проникновения в садок. Для них, как и во втором варианте эксперимента, подкрепляли пурпурный и не подкрепляли желтый.

Результаты эксперимента представлены в таблице 1.

Таблица 1. Распределение выборов осами подкрепляемого и неподкрепляемого цветового ориентира на маршруте (I) и при проникновении в кормушку (II)

	№ осы	I	$P_i, \%$	II	$P_{ii}, \%$
Обратное подкрепление	1	32:9 (78%)	$P < 0.1$	32:13 (71%)	$P < 1$
	2	44:21 (68%)	$P < 1$	42:23 (65%)	$P < 5$
	3	24:6 (80%)	$P < 0.1$	23:7 (90%)	$P < 1$
	Σ	100:36 (74%)	$P < 1$	97:43 (69%)	$P < 0.1$
Прямое подкрепление	4	33:17 (66%)	$P < 5$	31:19 (62%)	$P > 5$
	5	21:8 (72%)	$P < 1$	11:18 (38%)	$P > 5$
	6	17:13 (57%)	$P > 5$	21:9 (70%)	$P < 5$
	Σ	71:38 (65%)	$P < 1$	63:46 (58%)	$P > 5$

Примечания: P_i – вероятность того, что выбор ориентиров на маршруте случаен
 P_{ii} – вероятность того, что выбор ориентиров при проникновении в кормушку случаен. В скобках дан процент положительных выборов (+) от общего числа выборов.

Анализ данных таблицы позволяет заключить, что навык ориентации при входе в садок мало (если вообще) связан с навыком проникать в кормушку. В первом варианте эксперимента осы параллельно справлялись с противоположными задачами (верхняя часть таблицы): при входе в садок достоверно предпочитали пурпурный, а при поиске кормушки – желтый; соответственно, на фоне примерно постоянного соотношения «+:-» распределения выборов цветов «пурпурный : желтый» достоверно различаются, суммарно 100:36№43:97 ($P < 1\%$).

Во втором варианте эксперимента (нижняя часть таблицы), обращает на себя внимание оса №5. У нее распределения выборов ориентиров на разных этапах поиска различались достоверно, здесь наиболее очевидно, что навык различения цветов при входе в садок не помог при входе в кормушку. Этот вывод можно распространить и на оставшихся особей, если сравнить их с контрольными. Так, суммарное распределение «+:-» у трех опытных особей в первых десяти прилетах было равно 18:12 (60%), а у пяти контрольных – 34:16 (68%). Доля выборов «+» у опытных особей никак не больше, чем у контрольных.

Интересно также, что обучение различать цвета при входе в садок происходило в наших экспериментах тяжелее, чем при входе в кормушку. Даже при наличии на дне садка открытой кормушки с избыточным содержанием сиропа (начальная стадия эксперимента) практически все

изученные особи периодически отказывались проникать в лабиринт и надолго (более получаса) прекращали прилетать к экспериментальной установке, чего не бывало при дрессировке контрольных ос проникать в отдельную кормушку. Распределение выборов «+:-» в первых десяти прилетах при обучении проникать в садок у семи изученных особей было равно 31:39 (44%; наблюдается небольшое спонтанное предпочтение отрицательного ориентира, желтого), что достоверно отличается от распределения «+:-» в аналогичной задаче у контрольных ос на кормушке: 31:39№34:16 ($P < 1\%$).

Итак, вывод, который можно сделать на основании полученных результатов, оказался достаточно неожиданным: при пищевом поиске различие цветовых ориентиров существенно (если не абсолютно) зависит у ос от этапа поиска. Этот вывод, связанный с качественными характеристиками изучаемого явления, едва ли может принципиально зависеть от объема статистического материала, которого у нас пока что недостаточно. Вполне вероятно, что наши результаты отражают не столько глобальное подразделение поведения насекомых на дискретные этапы, сколько ситуационные особенности обучения, известные из работ на позвоночных, как так называемое условнорефлекторное переключение.

LEARNING AT DIFFERENT STAGES OF FORAGING SEARCH IN THE WASP *PARAVESPULA GERMANICA* L. (HYMENOPTERA, VESPIDAE)

V.M. Kartsev, T.G. Oganesev

Moscow Lomonosov State University

v-kartsev@yandex.ru, empusa@mail.ru

In field experiments each wasp was trained to discriminate coloured markers twice: to penetrate into the transparent box with sugar water feeder and to penetrate then into the feeder. Mazes with two entrances (open and closed) were used while training. At first a wasp was trained at the box entrance. As soon as it coped with this task, the task with the same colours at the feeder was offered. In half of the cases (3 repeated trials) there was inverse rewarding in the tasks (box: purple – “+”, yellow – “-”; feeder: yellow – “+”, purple – “-”), in other cases (3 repeated trials) both tasks were identical. It was found that preliminary experience neither disturbed nor facilitated subsequent learning. Thus, in our experiments insects did not use individual experience in a new situation. Moreover, learning success was dependent on the situation as well – in the feeder task wasps learned better than in the box one.

МУРАВЬИ И ЗАЩИТА ЛЕСА

Материалы XII Всероссийского мирмекологического симпозиума,
Новосибирск, август 2005 г.

ANTS AND FOREST PROTECTION

Materials of the XII All-Russian Myrmecological Symposium,
Novosibirsk, August 2005

СТРАТЕГИЯ ПОЗНАВАТЕЛЬНОГО ПРОЦЕССА В ЗАВИСИМОСТИ ОТ СОЦИАЛЬНОЙ ОРГАНИЗАЦИИ ВИДА

К.А. Никольская

Московский Государственный Университет им. МВ. Ломоносова
nikol@protein.bio.msu.ru

Одна из самых трудных проблем сравнительной психологии – проблема сходства принципов работы мозга у высших беспозвоночных и позвоночных животных. Отношение исследователей к этому вопросу в процессе его изучения многократно менялось. Если в первой половине XX века доминировали представления о неспособности высших беспозвоночных к обучению (Воронин, 1989), то в последние десятилетия ушедшего столетия наметилась явная тенденция поднять способности насекомых до высот человеческой психики (Резникова, 2000). Одним из серьезных препятствий на пути успешного решения этого вопроса относительно насекомых, и в частности муравьев, как носителей наиболее развитого мозга среди беспозвоночных, является отличный от позвоночных *общественный тип существования вида*, который, по нашему мнению, не может не отразиться на характере познавательной деятельности.

Лабиринт – наиболее излюбленная экспериментальная среда для изучения различных аспектов познавательной деятельности животных, поскольку с информационной точки зрения его можно рассматривать как модель проблемной ситуации (Арбиб, 1976). Для млекопитающих (ежей *Erinaceus europaeus*, грызунов, хорей *Mustela putorius* и обезьян *Macaca mulatta*) нами была разработана симметричная без тупиков лабиринтная среда (Воронин, 1974; Никольская, Сагимбаева, 1986; Никольская с соавт., 1988), позволяющая изучать особенности познавательной деятельности животных (рис. 1). Используя семиотический подход (Черри, 1964; Смирнова, 1990), экспериментальную среду мы рассматривали как носитель знаков, а животное, которому предстояло решить пищедобывательную ситуацию в качестве носителя языка. Поэтому среду разделяли на зоны, каждой из которых присваивали свой знак, и пространству среды ставилась в соответствие матрица буквенных символов. Поведение животного в сочетании с его психо-эмоциональными

проявлениями (Костенкова, Никольская, 2004) в процессе обучения представляло собой меняющуюся последовательность знаков, часть из которых выделялась в роли организующих узлов пространства, равных 7 (вход, четыре кормушки, два выхода). Таким образом, запись поведения животного представляла текст и возникающая знаковая система становилась носителем трех видов информации: синтаксической – о топологии пространства, (отвечающей на вопрос – что такое?), семантической – о структуре или логике задачи (что делать?) и прагматической – о структуре поведения (как делать?). Всем животным предлагали одну и ту же задачу: **если** после получения подкрепления в двух из четырех имеющихся в лабиринте кормушках самопроизвольно каждый раз покинуть пищевую среду и вновь в нее возвращаться, **то** получить подкрепление можно будет в тех же кормушках. При этом правило поведения задавалось в общем виде (методика свободного выбора) так, чтобы для формирования правильного решения была необходима проверка множества рабочих гипотез, а животное могло интерпретировать это правило в зависимости от своих индивидуальных особенностей ВНД.

Представляло интерес сопоставить поведение муравьев *Myrmica rubra* в сходных экспериментальных условиях с различными представителями млекопитающих в зависимости от уровня *индивидуальной* (позвоночные) и *социальной* (муравьи) заинтересованности в пище. Для последних экспериментальная среда была адаптирована с учетом их общественного способа существования, подробно описанная в ряде публикаций (Карась с соавт., 1985; Карась с соавт., 1990). Однако социально обусловленное пищедобывание накладывало серьезные ограничения на *проблемность* предлагаемой муравьям ситуации. Такие факторы как: совпадение фуражировочной программы со структурой предлагаемой пищедобывательной задачи, особенно в отношении самопроизвольного выхода из пищевой среды (для всех позвоночных представляло наибольшую трудность (Никольская с соавт., 1995)), отсутствие ограничений в объеме получаемого сахарного сиропа и фиксированного времени опыта (отличительные особенности рассматриваемых экспериментов) определили область сравнительного анализа – *проблему освоения пространства*.

Сравнительное изучение поведения млекопитающих показало, что стратегия освоения незнакомого пространства была единой для всех изученных нами животных, в то время как тактика поведения определялась уровнем развития мозга и представленностью ассоциативных систем (Никольская с соавт., 1989). Процесс начинался с *операции разбиения пространства*, когда на шаге n пространство шага $n-1$ делилось пополам, и в каждой из них маршрутно выполнялась элементарная операция – кольцо (Никольская с соавт., 1995). Животное перемещалось в среде так, чтобы суммарный вектор составлял 360° , т.е. конец пробега совпал с его началом. Каждая последующая проба (вход-выход) оказы-

валась зеркально отображенной ($P=0.89\pm 0.02$; $M\pm m$;) по отношению к совершенным и симметричным относительно плоскости, делящей конкретное пространство пополам. Длительность процесса зависела от сложности среды.

Последующий этап был связан с формированием маршрутов на основе операции ассоциирования. На каждом шаге в массиве ранее образованных симметричных элементов перебирались все пары, и если одна из них удовлетворяла условию совпадения по одному из участков, то совпадающий фрагмент становился новым элементом массива – отрезком маршрута. Совершенный в пределах $M\pm m = 2.33\pm 0.42$ мин, он фиксировался в долговременной памяти (Никольская, 1978) и становился основой для образования более длинных маршрутов. Нарастание всегда шло последовательно, интенсивность которого (длины неделимого отрезка) была тем выше, чем лучше были представлены ассоциативные области. Процесс знакомства с пространством завершался объединением кольцевых маршрутов в замкнутую цепь из n -колец таким образом, чтобы образованный маршрут позволял за одну пробу обойти непрерывно все пространство среды. Такой характер поведения позволял животному удерживать в оперативной памяти образ пространства. Поведение млекопитающего на этом этапе выглядело крайне стохастичным, поскольку для наблюдателя не было очевидно в отношении какой части маршрута применена операция зеркального поворота. Стратегия укрупнения двигательных единиц оставалась неизменной при всех значениях пищевого возбуждения, а вот интенсивность ассоциативного процесса и такие показатели поведения как двигательная, мотивационная активности и психо-эмоциональная напряженность проявляли положительную корреляцию – $r = 0.88$ ($p < 0.003$) с уровнем пищевой потребности особи – 0-24 ч (Табл. 1).

Характер поведения муравьев в сходных экспериментальных условиях при двух пограничных состояниях социальной потребности – голоде (36ч) и сытости (0ч) кардинально отличался от такового у позвоночных. Такие черты поведения на фоне социальной обусловленной мотивации (Табл.1; рис. 2А) как: (1) высокая вероятность подкрепления с первой пробы в исходно незнакомой среде; (2) исключительная скорость информационного процессинга, связанная с установлением семантической структуры навыка: вход – кормушка – выход – арена – вход; (3) минимальный объем двигательных единиц, используемых для реализации пищедобывания; (4) «мгновенная» минимизация маршрута ($N_{\text{проб}} = 2.3\pm 0.23$; $M\pm m$) в 93.5% случаев и высокая устойчивость его последующей реализации ($N_{\text{проб}} = 5.62\pm 0.61$), сопоставимая с таковой у млекопитающих в результате когнитивного процесса (5.1 – 5.9 – 6.4 – 7.2 соответственно у ежей, крыс Вистар, хорей и обезьян); (5) независимость семантической ($P = 0.71\pm 0.03$) и маршрутной ($P = 0.56\pm 0.05$) структуры пищедобывания от продолжительности перерыва ($M\pm\sigma = 7.6\pm 5.4$ ч); (4) исключительно высокий уровень «внимания», т.е. способность на протяжении 117.23 ± 15.5 мин ($M\pm\sigma$) осуществлять навык минимизиро-

Таблица 1. Особенности познавательной деятельности крыс Вистар и фуражиров *Murtila glabra* в зависимости от уровня пищевой депривации [^]

Показатели ($M \pm t$)		крысы ($n=60$)		муравьи (40)	
		Г- 0ч	Г- 24ч	Г- 0ч	Г- 36ч
Ассоциативная активность	$V_{\text{накопления}}$ 2-грамм	0.40±0.03	0.57± 0.04	0.87±0.06**	0.94± 0.02
	$V_{\text{накопления}}$ 4-грамм	0.29±0.02*	0.48± 0.03	0.60±0.05	0.83± 0.04
	$V_{\text{образования}}$ 8-грамм	0.21±0.03*	0.39±0.02	0.53±0.05	0.80±0.05
	Объем накопленных 4-грамм	42.84±3.36**	126.23±6.24	68.2±2.18**	19.7±0.96
	Объем накопленных 8-грамм	7.34±0.62**	18.42± 1.16	8.42±0.63**	1.87±0.15
Поведенческая активность	Двиг. активность, Σ пройден. отсеков	176.51±14.54*	366.38±17.43	68.63±2.25**	32.5±1.7
	Доля невротических р-ций, R_{HP}	0.02±0.03**	0.12±0.02	---	----
	Вероятность подкрепления	0.10±0.03 **	0.52±0.06	0.32±0.04**	1.00±0

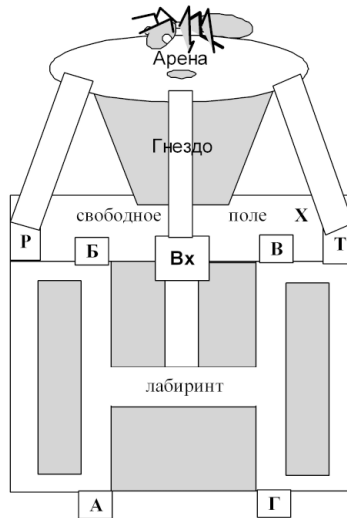
[^] n-грамма = отрезок маршрута, принятый за информационную единицу и состоящий из 2,3,4 и более действий; для того, чтобы данные могли быть сопоставлены, один опыт принят равным 4-м пробам, что на начальном этапе овладения пространством (1-4 опыты) совпадает с реальной частотой для крыс;
 $V_{\text{накопления}} n\text{-грамм} = 1/\Sigma$ опытов при достижении 80% от общей суммы накопленных n -грамм; ** - 0.05 и ** - 0.001 достоверные значения по сравнению с 24- и 36 часовым голоданием в соответствии с критерием t-Стьюдента.

ванным вариантом, который у всех изученных млекопитающих не превышал 10 мин; (6) «нулевая» исследовательская активность, направленная лишь на уточнение выхода из лабиринта и отсутствие каких-либо попыток обследовать незнакомое пространство; (7) отсутствие признаков ориентировочной реакции (в виде двигательной задержки, колебаний и др. проявлений) при зеркальном отображении маршрута на незнакомую область лабиринта, всегда наблюдавшаяся у млекопитающих – все эти признаки свидетельствуют, по нашему мнению, об инстинктивной природе фуражировочного поведения, обусловленного социальным «заказом».

Поведение фуражиров кардинально отличалось в ситуации насыщения семьи углеводной пищей (Табл.1). Животные демонстрировали признаки ориентационной активности, которая у млекопитающих возникла при попадании в любую незнакомую ситуацию, независимо от наличия пищевого возбуждения (Воронин с соавт., 1983); последний определял лишь уровень протекания информационного процессинга

Рис. 1. Схема экспериментальной камеры для изучения пищедобывательного поведения млекопитающих и муравьев-фуражиров *Murgica rubra*.

Вх – вход в лабиринт, А и Г – кормушки, в которых предъявлялась пища, Б и В – ложные, Р и Т – выход в свободное поле (у млекопитающих) и на арену – у муравьев, Х – стартовое положение млекопитающего в начале эксперимента. Свободное поле у муравьев отсутствовало, на арену и в лабиринт они попадали через мостики.



(Табл.1). Низкая вероятность сосания сиропа, кратковременный контакт с пищей (не более $M \pm m = 2.3 \pm 0.5$ мин вместо 6.98 ± 0.45 мин) сочетались с высокой маршрутной вариабельностью. Как показал эксперимент с переключением семьи с голодного состояния на сытое (рис. 2), ориентационная активность у муравьев-фуражиров, как и у млекопитающих, носила *направленный* характер. Свободные от социального «заказа» муравьи-фуражиры начинали совершать маршруты, не выполняящиеся на голодном фоне. Информационный анализ показал, что животные направленно повторяли новые семантические связи, которые не были реализованы на предыдущем этапе. При этом процесс пополнения их до конечного объема 19.64 ± 0.36 зависел от того, сколько и какие переходы в пространстве были выполнены на голодном фоне (рис.3). Примечательно, что в тех случаях, когда на голодном фоне до минимизации навыка фуражиры апробировали достаточно большое количество маршрутов (рис.3, муравей № 6), поведение их в лабиринте практически не менялось при переводе семьи в сытое состояние. Направленный характер пополнения «знаний» о топологии среды позволяет говорить о том, что в памяти фуражира запечатлена информация не только о той части пространства, в которой он реализовывал программу пищедобывания, но и, что особенно интересно, информация о возможных альтернативных вариантах маршрутов. Накопление у фуражиров «знаний впрок» о среде, например, о наличии еще одного кормового участка, может быть понято лишь с точки зрения группового снабжения семьи пищей, поскольку при переходе в режим голодного состо-

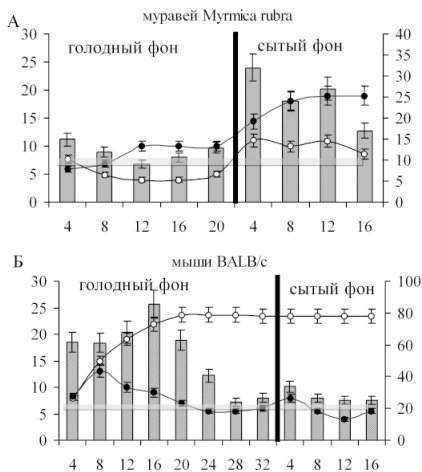


Рис. 2. Особенности ориентационной активности муравьёв (А) и млекопитающих (Б) в зависимости от мотивационного состояния.

По горизонтали отложены пробы (посещение лабиринта), по вертикали (слева) отложено количество семантических связей – 2-грамм (переход из одного семантического узла в другой); линия с черным маркером – кривая накопления новых связей, линия с белым маркером – количество используемых в опыте связей; по вертикали (справа) – двигательная активность в опыте; вертикальные столбцы – количество пройденных отсеков в опыте; горизонтальная серая полоса – граница минимизированных маршрутов.

яния семьи его поведение вновь будет подчиняться принципу минимума действия. Правомочность такого рассуждения может быть подкреплена тем, что в отсутствие социальной озабоченности значимо возрас- тала вероятность посещения двух кормовых участков (с $P_{дг} = 0.08 \pm 0.02$ до 0.44 ± 0.28) без поглощения сиропа в пределах одной пробы. В отличие от муравьёв, процесс распознавания когнитивной задачи и реализация пищедобывания у млекопитающих могла осуществляться только после завершения освоения среды (рис. 2), поскольку на этом этапе определялся конечный объем элементарных семантических связей - алфавит (2-граммы), который в дальнейшем становился основой для построения структуры задачи.

При внешнем сходстве стратегии освоения среды у млекопитающих и муравьёв, наибольшие различия касались содержательной стороны

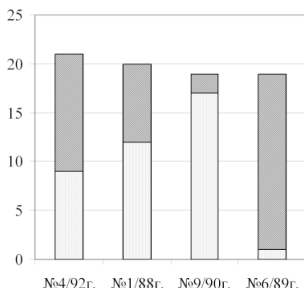


Рис. 3. Сопоставление объемов семантических связей, выполненных фуражирами в зависимости от мотивационного состояния семьи.

По горизонтали показаны данные различных животных, по вертикали – объем накопленных семантических связей при переходе из голодного состояния в сытый; точки – исходно голодный фон, косая штриховка – переход на сытый фон

процесса «познания». Отсутствие у муравьев признаков *последовательного* ассоциирования и последующего интегрирования знаний: укрупнение маршрутных отрезков, образование колец и оперативное объединение их в единую цепь в пределах пробы, спонтанный и непредсказуемый (для наблюдателя) характер возникновения новых и длинных переходов от одного семантического узла к другому позволяют предположить, что процесс освоения пространства у муравьев не сопровождается, как у млекопитающих, операцией преобразования *знаний в опыт*, под которым, как правило, подразумевается построение карты (модели или образа) пространства (Толмен, 1980).

STRATEGY OF COGNITIVE PROCESS DEPENDING ON THE SOCIAL ORGANIZATION OF SPECIES

K.A. Nikolskaya
Moscow Lomonosov State University
nikol@protein.bio.msu.ru

Study of spatial orientation in forager ants and mammals in similar experimental conditions has shown that strategy and sequence of operations strongly depend on motivation. A way to inspect an unfamiliar maze was similar in different mammals: formation of a set of symmetric routing intervals which associated and integrated into «map» of space later. This process was independent on presence of food motivation; the latter influenced the speed and depth of acquaintance. The strategy of spatial orientation in ants has been determined by the level of food requirement needed for a colony: the higher the level, the less expressed was orientation behaviour. The process of inspection of the maze in ants occurred only on background of reduction of social intensity. Absence of attributes of consecutive associating and integration of «knowledge in experience» in ants allowed to assume that ants do not form a map of space when they inspect the maze.

МУРАВЬИ И ЗАЩИТА ЛЕСА

Материалы XII Всероссийского мирмекологического симпозиума,
Новосибирск, август 2005 г.

ANTS AND FOREST PROTECTION

Materials of the XII All-Russian Myrmecological Symposium,
Novosibirsk, August 2005

ПЕРЕДАЧА ИНФОРМАЦИИ У ЛУГОВОГО МУРАВЬЯ *FORMICA PRATENSIS* RETZ. (HYMENOPTERA, FORMICIDAE)

Т.А. Новгородова

*Институт систематики и экологии животных СО РАН, Новосибирск
tanovg@yandex.ru*

ВВЕДЕНИЕ

Известно, что муравьи используют различные способы коммуникации, при этом семья может переключаться с одного способа на другой, в зависимости от условий фуражировки (Длусский и др., 1978). Вопрос о том, могут ли муравьи при поиске пищи использовать дистантное наведение, долгое время оставался открытым. Метод бинарного дерева позволил впервые выявить скорость передачи информации муравьями (около 1 бит в минуту) и обнаружить их способности к эффективному “сжатию” сообщений при передаче сигнала (Резникова, Рябко, 1986, 1990; Reznikova, Ryabko, 1994; Ryabko, Reznikova, 1996). Кроме того, бинарное дерево оказалось удобным инструментом для исследования структурной организации семьи и фуражировочной деятельности муравьев. Так, было выяснено, что при решении сложных поисковых задач разведчики передают сведения о найденной пище только своей, постоянной по составу, рабочей группе фуражиров. Цель данного исследования – изучение системы коммуникации (процесса передачи и распространения информации) у лугового муравья.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Лабораторные исследования проводили в 2003 г. с помощью лабиринта «бинарное дерево» (Резникова, Рябко, 1986, 1990). Семью *Formica pratensis* Retz. (около 1500 особей с расплодом и самкой) поместили на арену 180x60см и содержали в прозрачном пластиковом гнезде (20x12см), позволявшем наблюдать за контактами муравьев между собой. В дальнейшем проводили наращивание численности семьи до 2500-3000 особей, путем добавления на арену рабочих (около 1500 особей) и коконов (около 400) из того же гнезда. Муравьи получали сахарный сироп раз в три дня.

После адаптационного периода (2 недели) арену разделили перегородкой на две части: жилую с гнездом, и рабочую, где был установлен пластиковый лабиринт бинарное дерево с 4-мя развилками и соответственно с 16-ю конечными «ветвями». В течение подготовительного периода (7 дней) муравьи через день получали сахарный сироп только в лабиринте. На всех 16 «ветвях» находились одинаковые кормушки, одну из которых наполняли сахарным сиропом, а остальные водой. Местоположение углеводной приманки постоянно меняли. На рабочей части арене всех муравьев индивидуально метили (всего 457 особей). При этом среди фуражиров выявляли потенциальных разведчиков (особей, которые самостоятельно находили выход из лабиринта, а после взаимодействия с другими муравьями на арене возвращались к кормушке).

Для получения пищи муравьи должны были передать, заданное количество информации (сведения о последовательности поворотов на пути к кормушке). Количество битов передаваемой информации равно числу развилки на пути к цели (4 бита). Последовательность поворотов задавалась случайным образом, подбрасыванием монеты.

Потенциальных разведчиков подсаживали по очереди на кормушку с сахарным сиропом, после чего они самостоятельно находили дорогу из лабиринта. Пока разведчик находился на кормушке, мост, соединяющий рабочую часть арене с лабиринтом, убрали, исключая возможность попадания туда других особей.

На арене разведчики контактировали с другими муравьями, многие из которых впоследствии могли найти верный путь к кормушке. Чтобы исключить возможность использования пахучего следа муравьями, лабиринт каждый раз (во время отсутствия разведчика) заменяли на новый, тождественный предыдущему (для этого было заготовлено несколько одинаковых сменных лабиринтов). Потенциальное влияние запаха пищи исключалось тем, что после ухода разведчика кормушку с сахарным сиропом заменяли на аналогичную с водой. Муравьи, пришедшие на правильную «ветку», получали вознаграждение: кормушку с сахарным сиропом быстро возвращали на место. При разной численности семьи проведено по 15 сеансов. Всего было подсажено: 22 потенциальных разведчика (численности 800-1500 особей) и 47 (2500-3000 муравьев), из которых не вернулись в лабиринт 3 и 5 муравьев, соответственно. Отмечали все контакты разведчика после посещения лабиринта. С помощью секундомера фиксировали время поиска кормушки с сахарным сиропом с момента попадания муравья в лабиринт до нахождения цели, а также время информационного контакта с разведчиком. Под информационным контактом в данном случае понимается суммарное время антеннальных контактов муравья-разведчика с отдельными особями, в том числе взаимодействия, сопровождающиеся трофаллаксом.

В случаях, если после общения с разведчиком на кормушку не приходил не один муравей, местоположение кормушки не меняли. В каждом рейсе отмечали ошибки разведчика при поиске кормушки и продолжительность контактов с другими особями. Для расчетов использовали время последних контактов, в результате которых фуражиры приходили в лабиринт.

Потенциально «осведомленных» (после контакта с разведчиком) и «неосведомленных» муравьев подсаживали в начальную точку бинарного дерева и фиксировали время поиска кормушки. В качестве «неосведомленных» выбирали особей, ранее посещавших лабиринт, знакомых с его устройством и стоящей задачей. За муравьями наблюдали в течение 30 минут. Для сравнения полученных результатов использован непараметрический критерий (Wilcoxon).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Численность семьи 800-1500 особей. Почти все муравьи сосредоточены в гнезде. На арене дежурят 6-8 особей, располагаясь в основном на жилой части в углах по 1-2 муравья. Из 19 муравьев, вернувшихся в лабиринт, 5 особей находили кормушку не сразу, совершая в среднем 5.8 ± 1.48 ошибок ($n=5$). Они с трудом переучивались находить кормушку при изменении ее местоположения в течение сеанса, каждый раз возвращаясь туда, где она располагалась в предыдущем опыте. Остальные 14 особей активно работали в лабиринте. Они сразу запоминали и безошибочно находили верную дорогу. Более того, они значительно легче переучивались при смене пути к кормушке в ходе сеанса. Во время первого самостоятельного рейса к источнику пищи число ошибок не превышало 2 (в среднем: 0.7 ± 0.63 ; $n=23$), в последствии муравьи не ошибались. Именно этих особей мы рассматривали в качестве потенциальных разведчиков.

В результате каждого опыта на кормушку самостоятельно (без сопровождения разведчика) приходило до двух муравьев. В целом время поиска кормушки муравьями составило 15.7 ± 5.65 ($n=47$) секунд. В 29-ти случаях (из 47) удалось проследить как время контакта с разведчиком, так и время поиска кормушки. В среднем оно равнялось: 33.1 ± 14.79 и 16.44 ± 5.53 ($n=29$) секунд соответственно. В 18-ти из 47 случаев проследить за информационным контактом не удалось. Эти контакты не относились к ряду первичных (непосредственно с разведчиком). Можно полагать, что при передаче по цепочке в семье лугового муравья информация не искажается.

После посещения кормушки разведчик сразу отправлялся в гнездо. Число контактов: на арене – 1-2 (0.86 ± 0.68 ; $n=42$), в гнезде – 6-12 (7.76 ± 2.08 ; $n=42$). В течение часа разведчики успевали посетить кормушку до 5 раз. Наблюдалась одиночная фуражировка. Число муравьев, одновременно работающих в лабиринте, не превышало трех.

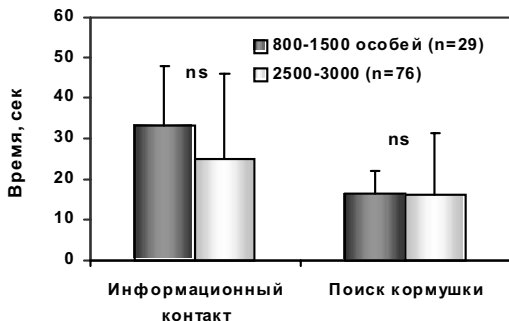


Рис. 1. Время информационного контакта и поиска кормушки в лабиринте бинарное дерево муравьями *F. pratensis* при разной численности семьи. ns – пары данных незначительно отличаются друг от друга (Wilcoxon, $p < 0.05$).

Численность семьи около 2500-3000 особей. Появляется четкое деление арены на зоны, в которых “дежурят” постоянные по составу группы муравьев (по 4-9 особей). Всего отмечено 8 групп, которые располагаются по углам арены и около моста, ведущего в лабиринт. Не все из 42-х муравьев, вернувшихся в лабиринт, могли запомнить правильный путь с первого раза. Семи особям потребовалось совершить 2-3 рейса от гнезда до цели, для того чтобы безошибочно находить кормушку впоследствии и передавать информацию другим. Остальные 35 муравьев сразу запоминали последовательность поворотов. Прежде чем покинуть лабиринт они 2-4 раза проделывали путь по самому бинарно-

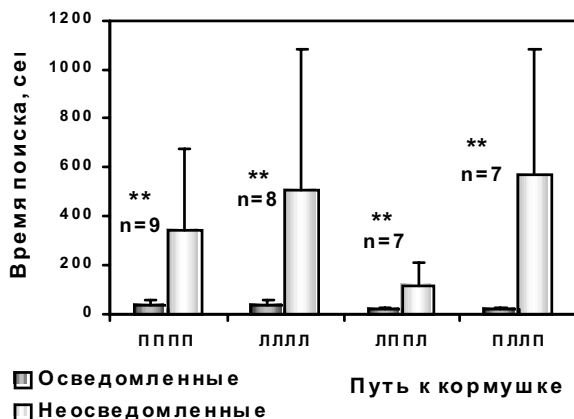


Рис. 2. Время поиска кормушки с сахарным сиропом «осведомленными» (после контакта с разведчиком) и «неосведомленными» (не вступавшими в контакт с разведчиком) муравьями в 4-хразвильном лабиринте «бинарное дерево». ** – пары данных значительно отличаются (Wilcoxon, $p < 0.05$)

му дереву, то есть от кормушки до моста, соединяющего лабиринт с ареной, и впоследствии не ошибались.

Время информационного контакта и поиска кормушки незначительно отличалось от аналогичных параметров, полученных при меньшей численности семьи (рис. 1). После информационного контакта с разведчиком продолжительностью 24.81 ± 21.30 ($n=76$) секунд фуражиры в состоянии самостоятельно найти кормушку с сахарным сиропом в среднем за 16.09 ± 15.1 ($n=76$) секунд. Сравнительный анализ времени поиска кормушки «осведомленными» и «неосведомленными» муравьями показал, что первые затрачивают на поиск значительно меньше времени независимо от ее местоположения (рис. 2). Это подтверждает предположение о том, что именно «антеннальный код» (Wasmann, 1899) является наиболее вероятным каналом передачи информации.

После посещения кормушки с сиропом разведчик выходит из лабиринта на рабочую часть арены, где контактирует с отдельными особями из разных групп (первичные контакты). Далее наблюдается эстафетная передача информации от одного фуражира к другому, представляя собой цепь вторичных, третичных и т.д. контактов. В связи с тем, что каждый муравей взаимодействует, как правило, с несколькими особями, информация достаточно быстро распространяется среди членов семьи. Обычно количество контактов разведчика до возвращения к кормушке составляет от 1 до 7 (3.16 ± 1.68 ; $n=31$). Больше всего взаимодействий отмечено в непосредственной близости от моста, ведущего в лабиринт (2.19 ± 0.83 ; $n=31$). Муравьи, которые находятся в этой части арены, по-видимому, выполняют функции «курьеров» и служат связующим звеном, ответственным за передачу информации от разведчика к группам пассивных фуражиров на арене и в гнездо. В отличие от пассивных фуражиров прежде, чем направиться в лабиринт они контактируют с муравьями из разных групп, дежурящих на арене. Из 35 разведчиков только 4 возвращались непосредственно в гнездо, в остальных случаях туда отправлялись «курьеры». Наблюдения за контактами «курьеров» показали, что только 32 (27.4%) из 117 муравьев после контакта с ними покидают свое место и идут в лабиринт. Из них 26 особей (81.3%) не допускали ошибок. Это подтверждает наше предположение о том, что при передаче информации по цепочке информация не искажается.

Таким образом, показано, что муравьи *F. pratensis* обладают системой дистантного наведения. Распространение информации происходит путем эстафетной передачи. Способ фуражировки зависит от размера семьи: рост численности сопровождается переходом от одиночной фуражировки к групповой. В последнем случае распространение информации происходит по следующей схеме: каждый муравей передает сведения нескольким особям и т.д., что способствует быстрому распространению информации в пределах семьи. Наличие группы «курьеров», которые являются посредниками между разведчиком и пассивными фуражирами, патрулирующими определенные зоны кормового участка

(арены), обеспечивает оперативное оповещение всей семьи и мобилизацию на источник пищи. Путем сравнительного анализа передачи информации и фуражировки у *Formica polyctena* Foerst. и *F. pratensis* выявлены существенные отличия. Показано, что коммуникативные системы у доминирующих видов муравьев неоднородны и обладают видотипичными особенностями.

БЛАГОДАРНОСТИ

Исследования выполнены при финансовой поддержке РФФИ (05-04-48104), Совета по грантам Президента РФ (НШ-1038.2003.4), Президиума РАН по программе «Происхождение и эволюция биосферы», а также Фонда содействия отечественной науке.

INFORMATION TRANSFER IN FORMICA PRATENSIS RETZ. (HYMENOPTERA, FORMICIDAE)

T.A. Novgorodova

*Institute of Animal Systematics and Ecology, SB RAS, Novosibirsk
tanovg@yandex.ru*

Organization of foraging in *Formica pratensis* Retz. was investigated in detail by means of Reznikova-Ryabko's "binary tree-maze". *F. pratensis* were shown to use distant homing. They are able to memorize and transfer up to 4 bits of information. Foraging mode was stated to depend on the colony's size: increasing of the number was accompanied with switching from single to group foraging. Information transfer from one ant to other was revealed. Each ant passes information to several other ones etc. It allows efficiently notify and mobilize foragers to do the work of the first order. Essential differences in organization of work and information streams were revealed for *F. polyctena* and *F. pratensis*. Communication systems of dominant ant species were shown to be heterogeneous and to have species-specific peculiarities.

МУРАВЬИ И ЗАЩИТА ЛЕСА

Материалы XII Всероссийского мирмекологического симпозиума,
Новосибирск, август 2005 г.

ANTS AND FOREST PROTECTION

Materials of the XII All-Russian Myrmecological Symposium,
Novosibirsk, August 2005

ИССЛЕДОВАНИЕ ФОРМИРОВАНИЯ ОХОТНИЧЬЕГО ПОВЕДЕНИЯ МУРАВЬЕВ *MYRMICA RUBRA*

С.Н. Пантелеева

*Институт систематики и экологии животных СО РАН, Новосибирск
psofia@mail.ru*

Муравьи рода *Myrmica* являются активными потребителями подстилочных ногохвосток (*Collembola*), при большой плотности которых этот вид добычи может составлять до 95% всех жертв, приносимых фуражирами в гнездо. Ранее нами была описана техника индивидуальной охоты муравьев рода *Myrmica* на прыгающих ногохвосток как на массовую добычу и выявлен фиксированный комплекс действий (ФКД) при поимке жертвы (Резникова, Пантелеева, 2003). Этологические аспекты взаимодействия исследуемых видов представляют существенный интерес в плане построения представлений о механизмах формирования специализированного охотничьего поведения по отношению к специфической добыче у муравьев. Цель данной работы – с помощью депривационных экспериментов исследовать соотношение врожденных стереотипов и приобретенных навыков в охотничьем поведении муравьев.

Опыты проводились в июле-сентябре 2003 г. в лабораторных условиях на муравьях *Myrmica rubra*. Для того чтобы наблюдать взаимодействие муравьев с активной добычей, живые ногохвостки *Tomocerus sibiricus* по 30 особей помещались в стеклянные контейнеры (диаметр 6 см, высота 12 см) с гипсовым дном, содержащие прозрачный субстрат (нарезанные «соломкой» пластиковые бутылки), имитирующий лесную подстилку. Муравьев помещали в контейнеры по одному, перенося их при помощи кисточки, реакции на добычу хронометрировали. Сравнивали охотничье поведение членов базовой семьи (около 500 рабочих и несколько самок) и четырех «наивных» семей, выращенных из куколок в отдельных лабораторных гнездах и лишенных опыта общения как со взрослыми муравьями (за исключением самок, постоянно остающихся в гнездах с расплодом), так и с потенциальными жертвами. В экспериментальной семье 123 индивидуально помеченных муравья были протестированы спустя 2, 7, 14, 30 и 60 дней после превращения куколки в имаго. Сеансы тестирования длились по 15 минут. Конт-

рольные опыты проводились на “взрослых” членах базовой семьи. Суммарное время наблюдений составило 80 часов.

В разном возрасте все исследованные нами наивные муравьи вели себя сходным образом. В контейнере муравьи демонстрировали исследовательское поведение: они ощупывали антеннами прозрачный пластиковый субстрат и ногохвосток. Наблюдались так же антеннальные контакты муравьев и ногохвосток, то есть муравьи реагировали на потенциальную добычу скорее как на незнакомого муравья. При совершении ногохвосткой случайных резких движений, муравьи, как правило, отпрыгивали в сторону. Однако 7 (6%) из всех (N=123) исследованных наивных муравьев поймали и умертвили ногохвостку и покинули контейнер с добычей. У этих особей завершающий акт поимки ногохвостки в общих чертах был схож с наблюдаемым в естественных условиях. В контрольных опытах с членами базовой семьи из 214 тестов 116 закончились поимкой добычи, во всех же остальных случаях муравьи, сталкиваясь с потенциальными жертвами, проявляли по отношению к ним агрессивные реакции.

Все наивные муравьи, умертвившие ногохвостку, демонстрировали ФКД при завершающем акте поимки по принципу “сразу и полностью”, без наблюдаемых отличий от “взрослых”. Один муравей поймал добычу в возрасте 7 дней, остальные – при третьем тестировании, в возрасте 14 дней. Однако, в отличие от членов контрольной семьи, они не транспортировали добычу в гнездо, а оставались с ней на лабораторной арене. Будучи перенесенными в гнездо вместе с добычей при помощи кисточки, муравьи оставляли ногохвостку около расплода. Обнаружив убитую жертву, внутригнездовые члены “наивной” семьи перенесли ее в крайнюю часть гнезда, подальше от расплода и не использовали для кормления личинок.

Проявление у муравьев ФКД по принципу “сразу и полностью” при поимке столь трудноуловимого объекта охоты как прыгающая ногохвостка говорит о том, что специфический стереотип охотничьего поведения может проявляться как единый блок врожденных реакций. Однако проявление стереотипа в семье вариативно. Лишь у небольшой части особей (менее 10%) охотничье поведение наблюдается на ранней стадии жизни имаго. Для большинства же будущих “охотников” формирование в полном объеме специфического стереотипа взаимодействия с трудноуловимой добычей требует достройки врожденного поведения, и при том многоэтапной и многодневной. Речь идет не столько об обучении, сколько о созревании данной формы поведения, однако, можно полагать, что этот процесс происходит по мере социализации и накопления опыта. Период созревания может включать и зимовку в гнезде.

Возможно также, что в семье происходит накопление опыта муравьями, приступившими к охоте в более раннем возрасте, и распространение его среди остальных на основе так называемого “социального об-

легчения”, известного для позвоночных как простейшая форма социального обучения (Резникова, 2004): присутствие конспецификов, выполняющих стереотипный набор действий способствует “высвобождению” блока поведенческих реакций у животных-наблюдателей. Обнаруженная нами ранее зависимость охотничьей активности муравьев по отношению к ногохвосткам от их обилия на кормовой территории (Резникова, Пантелеева, 2003) позволяет предположить, что частота встреч охотника и жертвы также влияет на формирование стереотипа. В целом, сценарий формирования охотничьего поведения у муравьев основан на многоэтапном процессе созревания и достройки видотипического фиксированного комплекса действий, возможно, включающего элементы социального обучения.

Работа поддержана грантами РФФИ 05-04-48104 и Президиума РАН по программе «Происхождение и эволюция биосферы».

ONTOGENETIC DEVELOPMENT OF HUNTING BEHAVIOUR IN *MYRMICA RUBRA*

Sofia Pamteleeva

*Institute of Animal Systematics and Ecology, SB RAS, Novosibirsk
psafia@mail.ru*

I compared the hunting behaviour of the wild colony and four naive colonies deprived of the experience of communication with adult ants as well as with potential preys. To observe the interaction of the ants with active prey, I put live jumping springtails into glass containers containing «splints» made out of plastic bottles. The scenario of the formation of hunting behaviour in ants is based on the multistage maturation and completion of the species-specific behavioural patterns, which probably includes elements of social learning.

МУРАВЬИ И ЗАЩИТА ЛЕСА

Материалы XII Всероссийского мирмекологического симпозиума,
Новосибирск, август 2005 г.

ANTS AND FOREST PROTECTION

Materials of the XII All-Russian Myrmecological Symposium,
Novosibirsk, August 2005

ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ЗОН ОХОТЫ И СПОСОБЫ МОБИЛИЗАЦИИ КАК МЕХАНИЗМЫ ОБЕСПЕЧЕНИЯ СОСУЩЕСТВОВАНИЯ МУРАВЬЕВ РОДА *MYRMICA* (HYMENOPTERA, FORMICIDAE).

Т.С. Путятина

Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова
tputyatina@mail.ru

Присутствие муравьев рода *Myrmica* в сосновых лесах всех возрастов, закономерно меняющийся видовой состав и большая численность (Длусский, Путятина, 2004) позволяют использовать их для мониторинга состояния окружающей среды. Механизмы регулирования межвидовых отношений в сложных ассоциациях, где присутствуют несколько видов этого рода со сходной экологией, до сих пор оставался неясным. Из литературы известно, что расхождение по нишам видов, питающихся сходной добычей, может обеспечиваться, ярусностью, разными способами организации групповой фуражировки, различиями во времени охоты, иерархией, расхождением по станциям (Сейма, 1972, 1998, 2003; Стебаев, Резникова, 1974; Длусский, 1980 и др.). Целью нашей работы было изучить использование видами рода *Myrmica* ярусности и различных способов мобилизации, как механизмов сосуществования близкородственных видов.

Методика. Исследования проводили в июне-августе 2001-2002 гг. в сосновых лесах юга Калужской области. Для изучения структуры многовидовых ассоциаций было изучено 35 пар семей семи видов рода *Myrmica*, обитающих на изученной территории: *M. rubra* L., *M. ruginodis* Nyl., *M. lobicornis* Nyl., *M. schencki* Emery, *M. rugulosa* Nyl., *M. lonae* Finzi, *M. scabrinodis* Nyl. Выбирали участок, на котором одновременно обитали 2 или 3 изучаемых вида и их кормовые участки перекрывались. На площадке 10x10 м изучалась только одна случайным образом выбранная пара видов.

Для изучения предпочтения муравьями мест сбора корма мы условно разделили пространство на три яруса фуражировки: подстилочный, наземный и травяной. Первый включает в себя все, что находится ниже видимой нами поверхности субстрата. Когда мы говорим о сборе корма в подстилке, имеется в виду, что фуражир забирается под верхний слой растительных остатков и через какое-то время показывается на повер-

хности вновь. Наземный ярус представляет собой поверхность подстилки, мха или почвы в отсутствии таковых. В травяной ярус входит все, что возвышается над наземным ярусом за исключением деревьев и кустарников. Как правило, это травяной покров. В течение 15 мин визуально наблюдали за пребыванием фуражира в выделенных ярусах, подсчитывая время нахождения его в том или ином ярусе. Всего на предмет ярусного распределения фуражиров было отслежено по 5 случайных фуражиров для каждой из 48 исследуемых семей.

Для изучения способов мобилизации использовались кормушки с мертвыми насекомыми небольшого размера. Кормушка стояла около полутора часов и содержала количество корма заведомо большее, чем могли унести муравьи за это время. Нашедшего корм муравья метили белым, красным или зеленым непрозрачными лаками. Проводилось наблюдение и мечение вновь приходящих к кормушке муравьев. Если после возвращения разведчика с кормушки из гнезда выходило много муравьев, которые расходились в разные стороны, мы говорили о наличии неспецифической активации. Для уточнения типа групповой фуражировки параллельно с мечением через каждые 15 секунд отмечали количество муравьев на кормушке. Для каждой семьи сделано по две повторности опытов реагирования на обнаружения большого количества пищи. В случае отсутствия групповой фуражировки делали по пять попыток предложения корма с различных расстояний от входа в гнездо. Для этого кормушки в разные дни расставляли на кормовом участке и выдерживали там в течение полутора часов. Для определения типа групповой фуражировки по данным накопления муравьев на кормушке строили графики. О мобилизации приводом групп говорит волнообразный характер возрастания кривой. При мобилизации по пахучему следу, накопление особей на кормушке происходит плавно.

Для оценки вероятности встречи видов в ярусах охоты мы применили индекс Шонера (Pleasants, 1980; Длусский, 2002), который определяется по формуле: $PS = \frac{e}{\min(P_{ki}, P_{kj})}$, где P_{ki} – доля времени пребывания в ярусе k от общего времени фуражировки в ярусах вида i , P_{kj} – доля времени пребывания в том же ярусе вида j , а $\min(P_{ki}, P_{kj})$ – минимальное из двух значений P .

Результаты и обсуждение. Виды рода *Myrmica* собирают корм в траве, на поверхности почвы и в подстилке. В траве и на почве при поиске добычи муравьи ходят зигзагообразными маршрутами.

M. lobicornis явное предпочтение отдает травяному ярусу. Фуражиры этого вида около 82% времени проводят на траве. Так же ведут себя *M. rubra* (время присутствия на траве – 73%) и *M. ruginodis* (71-80% времени). Преимущественно на поверхности субстрата фуражируют *M. schencki* (около 75% времени). *M. rugulosa* и *M. ionae* в равной степени предпочитают собирать корм на почве и в подстилке, а *M. scabrinodis* – на траве и поверхности субстрата.

Хотя некоторая вариабельность в выборе семьями яруса фуражировки наблюдается, о чем мы будем писать ниже, в целом, для вида общая тенденция остается.

Придерживаясь общепринятой классификации жизненных форм (Арнольди, 1937 с последующими изменениями; Чернышев, 1996), семь видов *Murmica*, обитающих в сосновых лесах юга Калужской обл., условно можно разделить на четыре группы:

I. Хортобионты, виды, фуражирующие преимущественно в травяном ярусе. Изучаемые нами виды проводят там более 70% времени: *M. lobicornis*, *M. rubra*, *M. ruginodis*.

II. Герпетобионты, виды фуражирующие на поверхности субстрата. К ним мы относим *M. schencki*, более 70% процентов времени проводящего в наземном ярусе.

III. Стратобионты, виды предпочитающие собирать корм в подстилке. К ним мы относим виды, более 40% процентов времени проводящие в постилочном и столько же в наземном ярусах: *M. rugulosa*, *M. lonae*.

IV. Виды, не отдающие предпочтения одному из ярусов. Это *M. scabrinodis*, около 50% времени фуражирующий в травяном ярусе и на поверхности субстрата.

Мы обнаружили у *Murmica* все три способа мобилизации муравьев-фуражиров на кормовой участок семьи. У всех видов наблюдалась неспецифическая активация.

Каждая из изученных нами семей использовала лишь один из способов групповой мобилизации: по следу или приводом групп. В целом, виды оказались довольно пластичны. Оба вида групповой фуражировки использовали *M. scabrinodis*, *M. rubra*, *M. ruginodis*. Мобилизация по следу характерна для *M. rugulosa*, *M. lonae*, *M. schencki*. И лишь *M. lobicornis* не использовала групповую фуражировку. Тот факт, что разные семьи одного вида используют разные способы мобилизации, косвенно подтверждает предположение Г.М. Длусского (1981), что семьи вырабатывают способ мобилизации, оптимальный для данных конкретных условий. В частности, выработка того или иного способа групповой фуражировки коррелирует с использованием семьей определенного яруса охоты. Так, семьи, мобилизующиеся по следу, 75% времени собирают корм на поверхности почвы и в подстилке, а использующие фуражировку приводом групп, 74% времени собирают корм в траве. Очевидно, это связано со способами ориентации муравьев, при которых муравьям, идущим по следу, трудно «перестроиться» на нужном этапе на подъем в высоту, а мобилизация с непосредственным контактом участников облегчает эту задачу (таб.1).

Таблица 1. Доля времени пребывания (в % ± ст.ошибка) сборщиков корма в ярусах фуражировки у семей с различными способами мобилизации

Мобилизация	n- число семей	ярусы фуражировки		
		наземном	травяном	подстилочном
По следу	23	50.3±4.38	25.2±5.76	24.5±3.63
Приводом групп	14	18.6±2.80	73.6±2.23	7.8±1.30
Только неспецифическая активация	11	43.1±8.46	33.7±11.61	23.2±5.21

Совместное обитание на одной площадке *M. ruginodis* и *M. schencki* возможно благодаря частичному расхождению их фуражиров по местам сбора корма, а также использованию ими различных стратегий мобилизации рабочих на большие скопления пищи. Перекрывание ярусов сравнительно не велико ($PS = 0.46$), поскольку *M. ruginodis* в основном собирает корм в травяном ярусе, а *M. schencki* – на поверхности субстрата. *M. ruginodis* использует мобилизацию приводом групп, *M. schencki* – мобилизует рабочих, оставляя на почве пахучий след.

Рассмотрим попарно обитающие в сосняках виды *Myrmica*. В паре видов *M. rugulosa*, *M. schencki* первый вид является стратобионтом, а второй относится к герлетобионтам и собирает корм, соответственно, на поверхности субстрата. Индекс их встречаемости, довольно высок ($PS=0.76$). Для каждого из видов характерна мобилизация по следу, однако на каждой из пяти изученных площадок (и, соответственно, пар видов) лишь один из видов пользовался групповой фуражировкой, а второй пользовался только неспецифической активацией. Причем, «доминантом» мог быть как один, так и другой вид. Вероятно, это определялось размерами семьи или преимуществом первоочередного заселения территории.

Довольно легко расходятся по экологическим нишам и *M. ruginodis* с *M. linae*. Первый является хортобионтом, а второй – стратобионтом. Таким образом, вероятность встречи фуражиров двух видов низка ($PS=0.35$). Делить ресурс помогает также использование различных способов групповой фуражировки. *M. ruginodis* мобилизуется по следу, а *M. linae* приводом групп.

Фуражиры *M. linae* и *M. schencki* довольно часто встречаются вместе ($PS=0.63$), поскольку собирают корм в соприкасающихся ярусах. Разница заключается в том, что *M. linae* предпочитает внутренние слои подстилки, а *M. schencki* фуражирует на ее поверхности. В результате все семьи *M. schencki* как обычно используют фуражировку по следу, а у *M. linae*, из четырех изученных семей, две мобилизовались по следу, а две использовали только неспецифическую активацию, что, возможно, говорит о наличии иерархических взаимоотношений между видами рода *Myrmica*.

В паре *M. ruginodis* и *M. rugulosa* первый вид собирает корм в траве, а второй – в различных слоях подстилки включая поверхность субстрата. Вероятность встречи их фуражиров невелика ($PS=0.35$). Различаются у семей этих видов и стратегии сбора корма. *M. ruginodis* мобилизуется приводом групп, а *M. rugulosa* – по следу. Это позволяет им избегать конкуренции за ресурс и обитать в одной многовидовой ассоциации.

M. rubra с *M. lobicornis* в природе очень редко встречающаяся пара. предыдущих пар. Оба вида собирают корм в травяном ярусе. Вероятность встречи их фуражиров высока ($PS = 0.91$). Однако, фуражиры *M. lobicornis* ведут себя как одиночные охотники и не используют групповую мобилизацию. Рабочие же *M. rubra*, помимо одиночного сбора пищи, активно мобилизуют пассивных фуражиров на большое количество корма. При этом используется групповая фуражировка по следу и приводом групп. Из-за малочисленности населения семьи *Myrmica*, в

мобилизации, как правило, участвует большая часть рабочих семьи. Собрав одновременно большое количество пищи, семья некоторое время почти не охотится. В то же время одиночные охотники собирают пищу регулярно и по всей территории. Это также позволяет видам ориентироваться на различный кормовой ресурс и, таким образом, существовать в одной ассоциации.

Последняя из исследуемых нами пар, *M. ruginodis* и *M. scabrinodis*, также очень редка в сосновых лесах. *M. ruginodis* – хортобионт, а *M. scabrinodis* фуражирует в травяном и наземном ярусах, то есть они довольно часто используют один ярус для сбора корма (PS = 0.61). Оба вида используют групповую фуражировку, причем из пяти исследованных пар в одной обе семьи мобилизовались по следу. Возможно, эта пара видов вместе существует непродолжительное время, и в норме эти виды занимают разные места обитания.

Подводя итоги, можно сказать, что поскольку характер распределения фуражиров по ярусам является в целом постоянным для вида, одним из главных критериев возможности сосуществования разных видов *Myrmica* в одной многовидовой ассоциации является ярусная дифференциация зон охоты. Если же ярусное распределение фуражировки оказывается сходным, приспособление происходит за счет изменения способа мобилизации. Как правило, семьи одного из видов перестают использовать групповую фуражировку, и их фуражиры ведут себя как одиночные хищники. Виды со сходным ярусным распределением и одинаковыми способами мобилизации расходятся по местообитаниям и практически не встречаются совместно.

DIFFERENTIATION OF THE FORAGING ZONES AND WAYS OF MOBILIZATION AS COEXISTENCE MECHANISMS OF THE ANTS OF THE GENUS MYRMICA (HYMENOPTERA, FORMICIDAE)

T. S. Putyatina

*Moscow Lomonosov State University, Biological faculty
tputyatina@mail.ru*

The complex associations of ants in pine forests of national park «Ugra» (the Kaluga region) were studied. The following mechanisms of the regulation of the interspecies communication in ant associations with a few *Myrmica* species are to be investigated: layer foraging and mobilization to the food. Existence of different tiers of hunting mediates the basic mechanism of the different species coexistence. Layer foraging appeared to be constant and species-specific. If the foraging layerity is equal in two species of one association, the foraging manner usually changed. In this way ant family of one species lose their ability to organize the layer foraging.

МУРАВЬИ И ЗАЩИТА ЛЕСА

Материалы XII Всероссийского мирмекологического симпозиума,
Новосибирск, август 2005 г.

ANTS AND FOREST PROTECTION

Materials of the XII All-Russian Myrmecological Symposium,
Novosibirsk, August 2005

РАЗЛИЧНЫЕ ФОРМЫ ОБУЧЕНИЯ У МУРАВЬЕВ: ОТКРЫТИЯ И ПЕРСПЕКТИВЫ

Ж.И. Резникова

*Институт систематики и экологии животных СО РАН, Новосибирск
Новосибирский государственный университет
zhanna@reznikova.net*

Введение и постановка проблемы. Активная часть жизни муравья, как типичного представителя высоко организованных социальных животных, состоит из непрерывного потока принимаемых сиюминутных решений, в контексте взаимодействия с меняющейся средой, в том числе, с ее социальными составляющими: внутрисемейными, внутри- и межвидовыми отношениями. Очевидно, что накопление индивидуального опыта является важной компонентой поведения многих видов муравьев. Вопрос о разнообразии форм обучения и о пределах когнитивных возможностей у муравьев является актуальным и мало исследованным.

Способность животных к обучению, то есть к адекватному изменению своего поведения в процессе накопления опыта, является фундаментальной адаптацией, повышающей шансы особей на выживание за счет потенциальной способности реагировать на изменяющиеся обстоятельства. Оценивая способности животных к обучению, исследователи руководствуются более или менее общепринятыми классификациями форм обучения, в основе которых лежит до сих пор актуальная классификационная схема, предложенная Торпом (Thorpe, 1963). Она включает общие категории обучения: привыкание; ассоциативное обучение и оперантное (с их разновидностями); инсайт; формирование установок на обучение (по Harlow, 1949); латентное обучение; имитацию (в современном звучании – социальное обучение); запечатление. В последние годы развитие когнитивной этологии – ветви науки о поведении, основанной на сочетании идей классической этологии и развивающейся теории обучения (см.: Резникова, 2000, 2005) – привело не только к формированию новых взглядов на ранее известные феномены, связанные с обучением у животных, но и к описанию новых форм обучения. В данной работе анализируются новые результаты в данной обла-

сти, полученные автором и коллегами при экспериментальном изучении обучения у муравьев.

Обучение как составляющая видотипического комплекса поведения: экспериментальные подходы. Известно, что поведение высокоорганизованных общественных животных, в том числе и муравьев, является сложным конгломератом врожденных стереотипов поведения, результатом созревания, а также накопления индивидуального и социального опыта. Попытки “разъять” поведение на отдельные составляющие сложны, но не безрезультатны и не бесполезны. Экспериментальный анализ элементов видотипического поведения помогает выявить с одной стороны когнитивный потенциал животных и их способность гибко реагировать на меняющиеся средовые и социальные обстоятельства, а с другой – понять пределы их приспособляемости, заставляющие обратиться к эволюционной истории вида.

Для исследования соотношения врожденных и приобретенных форм поведения у муравьев в нашей исследовательской группе используются методы, которые ранее применялись лишь к позвоночным животным: депривационные эксперименты, в которых участвуют особи, “наивные” по отношению к одному или нескольким факторам (например, к социальной среде или к подвижной добыче), и “перекрестное воспитание”, то есть выращивание животных в социальной среде других видов. Для изучения роли индивидуального опыта и пределов когнитивных возможностей муравьев, мы в полевых и лабораторных экспериментах применяем различные лабиринты, препятствия, и другие средства драматизации жизни насекомых. Исследуются индивидуальные реакции представителей разных функциональных групп в ситуациях, когда семья муравьев поставлена перед необходимостью решить достаточно сложную задачу, связанную, например, с поиском пищи или с переделом территориальных или пищевых ресурсов.

“Адаптивное обучение” в рамках, задаваемых социальными структурами. Многолетние исследования поведения муравьев показали, что способности к сложным формам ассоциативного обучения, а также проявления латентного обучения, обусловленного высокой исследовательской активностью, сочетаются у многих видов с существенным вкладом “запрограммированных” реакций (Резникова, 1983; 2001а,б). Наши эксперименты на ряде видов родов *Formica* и *Myrmica* выявили преобладающую роль наследственных компонент поведения муравьев в реакциях на потенциальные пищевые объекты, в характере исследовательской активности и очертаниях видоспецифических поисковых траекторий (Резникова, Васильева, 1987). “Базовым” для муравьев является даже такой сложный стереотип поведения, как выпрашивание пади у тлей. Этот стереотип, по-видимому, тесно связан с другим наследственно обусловленным стереотипом – трофаллаксисом (Резникова, Новгородова, 1998а,б). Такой же базовый, наследственно обус-

повлеченный характер носит линейная иерархия, которая устанавливается в группах социально “наивных” муравьев (Харькив, 1997 а,б). При столь существенном вкладе наследственно обусловленных стереотипов в общий рисунок поведения муравьев, многие элементы гибкого поведения проявляются у них в виде более или менее оперативного манипулирования готовыми поведенческими моделями. В ответ на повторяющиеся воздействия (например, на частые встречи с потенциально опасными конкурентами – хищными жуками) муравьи не “изобретают” новых реакций, но все с большей готовностью и эффективностью применяют стереотипные реакции из набора имеющихся в их поведенческом репертуаре (Reznikova, Dorosheva, 2004). Облегчение манипулированием встроенными поведенческими моделями можно назвать *адаптивным обучением*.

В рамках концепции адаптивного обучения можно объяснить оперативный переход муравьев с одного “социального уровня” на другой, когда при изменении внешних условий, в частности, кормовой базы семьи, очень быстро перестраивается весь блок взаимодействия муравьев в рабочих группах, их территориальное, фуражировочное и мобилизационное поведение. При этом не наблюдается промежуточных, “пробных” реакций, процесс становления нового способа использования кормового участка наблюдать не удастся, комплексное изменение поведения семьи происходит по принципу “все и сразу”.

В ряде случаев пусковым механизмом изменения поведения муравьев может являться изменение динамической плотности особей на территории и, соответственно, количество встреч с членами собственной семьи или чужих семей в социально значимых для муравьев ситуациях (Резникова, 1979, 1983; Новгородова, 2003). В частности, изменение динамической плотности муравьев конкурирующих видов вызывает у доминантов сложную, но стереотипную реакцию “подавления” очага высокой плотности конкурентов (Резникова, 2003).

“Направляемое” (специализированное) обучение и когнитивные адаптации. У многих видов животных можно наблюдать быстрое и парадоксально сложное обучение в пределах ограниченного домена, обусловленного видовой специализацией. Это явление получило название направляемого, или специализированного обучения (guided learning). Сложное направляемое обучение часто сочетается с весьма скромными когнитивными возможностями в рамках других доменов (Gould, Marler, 1987; Griffin et al., 2002). Ограничения когнитивных возможностей связаны, в частности, с тем, что врожденные стереотипы, канализирующие решение жизненно важных задач, могут тормозить “творческие” решения. Примером могут служить результаты, полученные в экспериментах Мазохина-Поршнякова и Карцева (1984): видоспецифическая особенность поискового поведения медоносных пчел (облет ближайших источников нектара по очереди) мешает им выработать оптималь-

ные правила поиска в задачах, предложенных экспериментаторами.

В рамках концепции направляемого обучения можно объяснить такие явления “видовой гениальности” (которые можно назвать *когнитивными адаптациями*) как чрезвычайно гибкое орудийное поведение шимпанзе и некоторых видов птиц, запоминание запасающими животными месторасположения сотен кладовых, а также задачи, решаемые общественными насекомыми с помощью коммуникации, основанной на дистантном наведении. В наших опытах было показано, что муравьи подрода *Formica* s.str. обладают системой дистантного наведения, по-видимому, более сложной, чем у медоносной пчелы. Муравьи высоко социальных видов могут решать задачи, связанные с передачей от разведчика к фуражирам информации о последовательности поворотов на пути к кормушке, о координатах точки в пространстве, а передавать сведения о количестве объектов (Резникова, Рябко, 1990, 1995; Reznikova, Ryabko, 2003; Novgorodova, 2004; Новгородова, 2005).

Социальное обучение. Обучаясь у особей своего и других видов, животные могут в значительной мере расширить адаптивные возможности поведения. Социальное обучение включает разные формы, от самых простых, в частности, социального облегчения (высвобождения определенных форм активности в присутствии конспецификов) до дистантного обучения по подражанию и даже “учительства” (Резникова, 2004). В наших опытах было впервые выявлено дистантное межвидовое обучение у муравьев: фуражиры доминирующего вида с групповой фуражировкой (*Formica pratensis*) перенимали у более проворных одиночных фуражиров *F. cunicularia* оптимальный путь к пище (Reznikova, 1982; 2001).

Исследования соотношения различных компонент поведения в формировании охотничьего поведения муравьев *Myrmica rubra* по отношению к столь сложной для поимки добыче как прыгающие ногохвостки, показали, что стереотип охотничьего поведения складывается из достройки врожденных видотипических компонент на основе индивидуального опыта, созревания, а также из элементов социального обучения. Немногие (менее 10%) особи в семье, у которых данный стереотип проявляется по принципу “все и сразу”, являются своеобразными “центрами кристаллизации” в процессе распространения в семье охотничьих навыков. Они обеспечивают социальное облегчение охотничьего поведения остальных фуражиров, при условии достаточно высокой частоты встреч с потенциальной добычей и, соответственно, доступности для наблюдения процесса охоты у других муравьев (Резникова, Пантелеева, 2001, 2003).

В целом, поведение муравьев включает в качестве компонент различные формы обучения, как широко известные, так и неизвестные ранее, которые описаны нами впервые на примере муравьев и с большой вероятностью будут обнаружены у других видов животных.

Работа поддержана грантами РФФИ 05-04-48104, Совета по грантам Президента РФ (НШ-1038.2003.4) и Президиума РАН по программе «Происхождение и эволюция биосферы».

DIFFERENT TYPES OF LEARNING IN ANTS: DISCOVERIES AND OUTLOOK

Zhanna Reznikova
Institute for Animal Systematics and Ecology, Novosibirsk
Novosibirsk State University
zhanna@reznikova.net

Ants possess all known types of learning including cognitive skills and social learning. In our research group, in order to estimate limits of ants' cognitive abilities, we have applied deprivation and cross-fostering developmental investigation, as well as field and laboratory experiments in which ants have been forced to search for food in different mazes, transfer information to other nestmates, catch victims, fight with competitors, and defend boundaries of their feeding territories. New forms of learning have been revealed, in particular, adaptation learning, that is, facilitation of manipulations with wired behavioural patterns. Cognitive adaptations in high social ant species are based on guided learning within specific domains. Using distant homing ants are able to solve complex problems which include information transfer about sequence of turns and number of objects. Development of complex hunting behaviour in ants includes maturation, accumulation of individual experience, and social facilitation.

МУРАВЬИ И ЗАЩИТА ЛЕСА

Материалы XII Всероссийского мирмекологического симпозиума,
Новосибирск, август 2005 г.

ANTS AND FOREST PROTECTION

Materials of the XII All-Russian Myrmecological Symposium,
Novosibirsk, August 2005

РАСПОЗНАВАНИЕ РОДНОГО ГНЕЗДА У ОС- ПОЛИСТОВ (НУМЕНОРТЕРА: VESPIDAE) В НИЖНЕМ ПРИДНЕПРОВЬЕ

Л.Ю. Русина¹, В.Д. Дьяченко¹, Н.Б. Филимонова²

¹Херсонский государственный университет

²Национальный университет им. Т. Шевченко, Киев

¹lirusina@yandex.ru, ²filimonova@univ.kiev.ua

Распознавание своего потомства и сородичей – одно из важных поведенческих свойств, благодаря которому взаимодействуют родители и их детеныши, формируются групповые объединения животных и осуществляется отбор половых партнеров в популяции (Зорина и др., 2002; Holmes, Sherman, 1983). Изучение поведения примитивных общественных насекомых показывает, что они узнают родственников по запаху (Michener, Smith, 1987). Способность к распознаванию сородичей у общественных ос-полистов наиболее изучена для некоторых американских видов. В семьях *Polistes fuscatus* (Fab.) самки разных каст (основательницы, рабочие и будущие основательницы) толерантны к родственным особям и агрессивны к неродственным. В природе и в лаборатории вместе предпочитают гнездиться сестры (Post, Jeanne, 1982). Члены семьи отличают по запаху родное гнездо с расплодом от неродного (Ferguson et al, 1987; Klahn, Gamboa, 1983). В экспериментах с недавно отродившимися самками *P. metricus* Say было показано, что они вначале научаются распознавать по запаху гнездо, а затем – других членов семьи (Singer, Espelie, 1992, 1997). Такая схема онтогенеза родственного распознавания в имгинальный период была выявлена и у других видов. Достаточно, оказывается, будущим самкам-основательницам *P. carolina* (L.) и *P. fuscatus* предъявить родное гнездо, чтобы они смогли проявить способность отбирать родственных самок (Pfennig et al., 1983a,b). Способность к обучению и запоминанию запаха гнезда сохраняется у молодых самок *P. fuscatus* в течение 48 часов (Gamboa et al., 1986).

Установлено, что в распознавании родного гнезда и сородичей у этих насекомых участвуют углеводороды. Экспериментальное удаление углеводородов с поверхности гнезда *P. metricus* привело к нарушению распознавания самками сородичей (Singer, Espelie, 1992).

По химическому составу набор углеводов поверхности гнезда *P. annularis* (L.) и *P. metricus* и покровов тела его обитателей сходен (Espelie, Hermann, 1990; Espelie et al., 1990). Вместе с тем, соотношение веществ, входящих в состав углеводов поверхности гнезда и кутикулы насекомых, уникально для каждой семьи и каждого вида. Для разных видов полистов описаны сходные стереотипы маркировочного поведения, благодаря которым на гнездо наносятся секреты желез. Самки-основательницы, передвигаясь по гнезду, прижимают брюшко к его поверхности и наносят секрет железы Дюфура (Dani et al., 1996a,b). Интенсивная перемаркировка поверхности гнезда секретом дюфуровой железы наблюдается у чужих самок своего или другого видов после их внедрения в семью (Русина, 1999в; Lorenzi, 2003; Lorenzi, Cervo, 1992; Turillazzi et al., 1990). Дани с соавторами высказали предположение, что наблюдаемая у самок-основательниц *P. dominulus* (Christ) и самок-паразитов маркировка гнезда секретом дюфуровой железы на ранних стадиях развития расплода может свидетельствовать о том, что запах гнезда и сородичей рабочие запоминают еще в личиночном возрасте (Dani et al., 1992). Однако экспериментально эта гипотеза у полистов Палеарктики не проверялась, более того распознавание сородичей у большинства видов вообще не изучалось. Кроме того, в литературе приводятся разноречивые данные о способности *P. dominulus* распознавать сородичей. Весной при основании гнезда самки-основательницы этого вида не распознают сородичей, в то время как рабочие способны по-разному относиться к родственным или чужим самкам, а также определять родное гнездо (Starks et al., 1998). Цель нашей работы состояла в сравнительном изучении способности к распознаванию гнезда и сородичей у трех видов ос-полистов Нижнего Приднепровья. В данном сообщении рассматривается распознавание родного гнезда.

Материалы и методика. Гнезда *P. dominulus* и *P. gallicus* (L.) были найдены на растениях в начале июля 2004 г. на Ивано-Рыбальчанском участке Черноморского биосферного заповедника, а гнезда *P. nimphus* (Christ) – на чердаках домов хутора Виноградово, находящегося в 4 км от лаборатории Рыбальчанского кордона заповедника. В лаборатории куколки из гнезд (по 60 представителей каждого вида) были разложены по одной в отдельные емкости. Опыт 1. После отрождения из куколок 30 самок каждого вида в трехдневном возрасте рассаживали в индивидуальные 2-х литровые садки и изучали способность к распознаванию родного и неродного гнезда. В садок с самкой помещали полоску картона с двумя приклеенными фрагментами гнезд. Один из этих фрагментов являлся частью материнского гнезда. Проводивший наблюдения исследователь отмечал время пребывания осы на этих кусочках гнезд в течение 2-х часов и не знал, какой из них для осы родной. После наблюдений полоску картона убирали. Опыт 2. В садки с трехдневными самками (по 30 особей каждого вида) клали фрагмент родного гнезда на 2 часа и фиксировали время пребывания осы на нем. На следующий

день в садок помещали полоску картона с двумя фрагментами гнезд (родного и чужого) и наблюдения повторяли. Невысокая активность самок позволяла одновременно наблюдать за 3-4 осами. Общее число часов наблюдений – 43 часа.

Результаты. Распределения показателей времени пребывания ос разных видов на чужом или родном гнезде и их сумма по результатам теста Шапиро-Уилкса статистически значимо отличаются от нормального с вероятностью ошибки первого рода $\alpha < 0.05$. Показатели центральной тенденции: непараметричное среднее (медиана) и валидные оценки меры размаха – интерквартильный размах (нижний (25%) и верхний (75%) квартили) – представлены в табл. 1.

Опыт 1. Длительность пребывания самок, не имевших контактов с родным гнездом более 72 часов, на родном и на чужом гнездах по тесту Вилкоксона у всех изучаемых видов не различается.

Таблица 1. Основные характеристики показателей времени пребывания ос-полистов разных видов на родном и чужом гнезде (в секундах).

Показатели времени (с)	Количество наблюдений	Медиана (с)	Минимальные значения (с)	Максимальные значения (с)	Нижний квартиль (с)	Верхний квартиль (с)
Время нахождения ос <i>P. dominulus</i> на родном гнезде в опыте 1	30	817.5	0	6960	115	1805
Время нахождения ос <i>P. dominulus</i> на чужом гнезде в опыте 1	30	277.5	0	3630	35	790
Время нахождения ос <i>P. dominulus</i> на родном гнезде в опыте 2 (второй день)	30	1630	0	4949	180	2360
Время нахождения ос <i>P. dominulus</i> на чужом гнезде в опыте 2 (второй день)	30	997	0	7200	175	2360
Время нахождения ос <i>P. nimphus</i> на родном гнезде в опыте 1	30	307	0	3385	70	945
Время нахождения ос <i>P. nimphus</i> на чужом гнезде в опыте 1	30	135	5	6140	35	700
Время нахождения ос <i>P. nimphus</i> на родном гнезде в опыте 2 (второй день)	30	473.5	0	4750	80	1980
Время нахождения ос <i>P. nimphus</i> на чужом гнезде в опыте 2 (второй день)	30	113.5	0	2535	15	515
Время нахождения ос <i>P. gallicus</i> на родном гнезде в опыте 1	27	190	0	7200	10	2160
Время нахождения ос <i>P. gallicus</i> на чужом гнезде в опыте 1	27	135	0	5905	5	827
Время нахождения ос <i>P. gallicus</i> на родном гнезде в опыте 2 (второй день)	30	2230	0	7620	250	3170
Время нахождения ос <i>P. gallicus</i> на чужом гнезде в опыте 2 (второй день)	30	103	0	3820	7	925

Опыт 2. После ознакомления с родным гнездом в трехдневном возрасте. Самки *P. nimphus* и *P. gallicus* в отличие от *P. dominulus* на следующий день статистически значимо дольше по тесту Вилкоксона находятся на родном гнезде по сравнению с чужим ($p=0.01$ и $p=0.005$ соответственно). Кроме того, на второй день опыта самки *P. gallicus* статистически значимо дольше находились на родном гнезде по сравнению с первым днем ($p=0.05$ по тесту Вилкоксона). Различий в пребывании на родном гнезде в первый и второй дни у *P. dominulus* и *P. nimphus* не найдено. Однако самки *P. dominulus* в отличие от двух других видов на второй день провели на чужом гнезде больше времени ($p=0.04$). Найдены также различия между видами. На второй день самки *P. gallicus* проводят на родном гнезде больше времени, чем у *P. nimphus* (тест Манн-Уитни: $p=0.03$). По сумме двух дней *P. dominulus* и *P. gallicus* статистически значимо больше времени находятся на гнездах, чем *P. nimphus* (тест Манн-Уитни: $p=0.04$ при сравнении *P. dominulus* и *P. nimphus* и $p=0.02$ при сравнении *P. gallicus* и *P. nimphus*).

Таким образом, самки изучаемых видов не имевшие после отрождения контакта с родным гнездом более трех суток, не отличают его от неродного гнезда.

Самки *P. gallicus* и *P. nimphus*, имевшие в трехдневном возрасте контакт с родным гнездом в течение двух часов, предпочитают на следующий день находиться на нем. Самки *P. dominulus* характеризуются сильно развитой гнездовой привязанностью и не проявляют предпочтений.

Способность к запоминанию запаха гнезда у *P. gallicus* и *P. nimphus* сохраняется более 72 часов.

Обсуждение результатов. Большинство авторов, изучавших способность к распознаванию сородичей у разных видов ос, показали ее роль в семейной организации и не придавали значения характеристикам популяции. Наши исследования показывают, что видовая специфика популяционных систем ос-полистов, населяющих Херсонскую область, затрагивает склонность к основанию семьи в одиночку (гаплометроз) или группой перезимовавших самок (плеометроз) (Гречка, Русина, 1993; Русина, 1999а) и к перезакладке после разрушения первичных гнезд (Русина, Гречка, 1993; Русина, 1999б), а также наличие процессов узурпации – захвата семьи чужими самками. Целостность семьи и ее обособленность от других семей в популяции поддерживается запаховыми сигналами, исходящими от гнезда и его обитателей. Осиное гнездо выполняет разнообразные функции (Starr, 1991). Прежде всего, это место контактов материнского и дочернего поколений и установления социальной структуры семьи. Несмотря на то, что у многих видов ос-полистов для совместной постройки гнезда объединяются сестры (Reeve, 1991), эти особи различаются интенсивностью запаховых сигналов (Sledge et al., 2001) и маркировочного поведения в зависимости от социального статуса как у *P. dominulus*, так и у

P. nymphus (наши неопубликованные наблюдения; Dani et al., 1992). Запаховые стимулы включены в механизм распределения функций в семье, прежде всего в связи с репродукцией. Доминантная особь в ряде случаев не только благодаря визуальным сигналам, но и по запаху выявляет яйца соосновательниц и/или рабочих и съедает их (Русина, 1999а,в; Lorenzi, Fillipone, 2000; Rцseler, 1991). Альфа-самка часто ощупывает брюшко яйцекладущих особей, агрессивно преследует их и выгоняет из гнезда. Такое поведение приводит к репродуктивному разделению функций в семье между доминантной и подчиненными самками.

У ос-полистов, как и у других общественных насекомых, благодаря химической коммуникации осуществляется защита от вторжения в семью неродственных особей своего или другого вида. Гнездо оказывается местом прямых территориальных конфликтов. Самки активно охраняют территорию сота от вторжения чужих особей. Территориальные конфликты включают специфическую форму поведения, которые не проявляется внутри семьи, – совместное падение с гнезда дерущихся и вцепившихся друг в друга резидентной и чужой самок. Степень выраженности процессов узурпации в популяции, вероятно, определяется внутривидовыми особенностями генетической структуры семьи. Часть самок-основательниц как при гаплометрозе, так и плеометрозе, в популяции *P. dominulus* спариваются с несколькими самцами (Paxton, Rusina, Firman, unpubl.). Самки-основательницы *P. gallicus* спариваются один раз (Strassmann et al., 2003), и процессов узурпации у этого вида в Нижнем Приднепровье мы не наблюдали. Генетическая разнородность семьи и низкая способность рабочих *P. dominulus* к распознаванию собственного гнезда и сородичей, по-видимому, и определяет возможность приятия чужой самки рабочими.

Интересно, что в отдельные годы ранней весной самки *P. dominulus* и *P. nymphus* слабо привязаны к собственного гнезду и перемещаются на соседние (Русина, 2001). Такие миграции отмечены также и для южноамериканской осы *P. versicolor* (Oliver) (Giannotti, Mansur, 1993; Itf, 1984). Кроме того, самки названных видов терпимы к знакомым самкам, которые загнездились рядом, и пускают их на гнездо. Распознавание и более терпимое отношение к особям из соседских гнезд указывается и для других плеометротичных видов (Shelmann, Gamboa, 1982; Pfennig et al., 1983а), хотя мы не наблюдали взаимные посещения гнезд у гаплометротичного *P. gallicus*. По-видимому, в семье по мере ее развития меняется отношение к особям из соседних семей и чужим, меняется оно и в разные годы на разных фазах динамики численности. Кроме того, соотношение перцептивного и действующего компонентов в механизме распознавания сородичей не одинаково проявляются в семье и в популяции разных видов (Stark et al., 1998).

После разрушения первичных гнезд осы часто закладывают поблизости новые постройки. Развитая способность формировать «рой» и перемещаться в другое место для строительства вторичного гнезда отмечена у *P. gallicus* (Русина, 1999б). В этом процессе весьма существенную роль играет способность к распознаванию сородичей.

Полученные нами данные показывают, что у видов с преобладанием в популяции гаплотропических семей и вторичных гнезд дольше сохраняется в поведенческом репертуаре рабочих способность к запечатлению запаха родного гнезда и его распознавание.

RECOGNITION OF A KIN NEST IN THE POLISTES WASP (HYMENOPTERA: VESPIDAE) IN THE LOW LAND DNIEPER AREA

L. Yu Rusina¹, V.D. Djachenko¹, N.B. Filimonova²

¹Kherson State University

²National Taras Shevchenko University of Kiev

¹lirusina@yandex.ru, ²filimonova@univ.kiev.ua

Workers of three social wasp species were tested to see whether they were able to discriminate natal nest. In blind behavioral assays, 72-hour old workers didn't discriminate between their kin and non-kin nests. *Polistes gallicus* and *P. nimphus* workers could learn the chemicals that mediated recognition from the comb within 72 hours after their emerge from the cells. Species-specific population structure and nestmate recognition is discussed.

МУРАВЬИ И ЗАЩИТА ЛЕСА

Материалы XII Всероссийского мирмекологического симпозиума,
Новосибирск, август 2005 г.

ANTS AND FOREST PROTECTION

Materials of the XII All-Russian Myrmecological Symposium,
Novosibirsk, August 2005

НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ РАСПРОСТРАНЕНИЯ И ВЗАИМООТНОШЕНИЯ *FORMICA RUFA* L. И *FORMICA POLYCTENA* FOERST. НА ТЕРРИТОРИИ ВОРОНЕЖСКОЙ ОБЛАСТИ

К.В. Успенский

*Воронежский государственный педагогический университет
uspensky@vmail.ru*

Formica rufa L. и *Formica polyctena* Foerst. – наиболее обычные виды рыжих лесных муравьев Средней Европы. Районы их распространения на территории Европейской части бывшего СССР практически совпадают. В Воронежской области встречается «преимущественно рыжий лесной муравей, хотя и *Formica polyctena* Foerst. не редок» (Длусский, 1967).

Учеты гнезд рыжих лесных муравьев проводились в течение 1985 – 2003 г. в следующих районах и местообитаниях: учебно-опытное лесохозяйство Воронежской государственной лесотехнической академии (ВГЛТА): дубрава осоко-снытевая, класс возраста У, бонитет I, С₂; бор песчаный, класс возраста III, бонитет I, В₂; Сомовский лесхоз: бор песчаный, класс возраста III, бонитет I, В₂; Воронежский заповедник: бор песчаный, класс возраста III, бонитет I, В₂; дубрава осоко-снытевая, класс возраста У, бонитет I, С₂; Воронцовский лесхоз: дубрава осоко-снытевая, класс возраста У, бонитет I, С₂; Донской лесхоз: дубрава осоко-снытевая, класс возраста VII, бонитет I, С₂. Учебно-опытное лесохозяйство ВГЛТА, Сомовский лесхоз и Воронежский заповедник расположены на севере области. Воронцовский лесхоз охватывает территорию Шипова леса в центральной части области. Донской лесхоз находится на юге в степной части области. Кроме того, распространение рыжих лесных муравьев изучалось во время экспедиций в Воронежский заповедник (1985, 1988, 1991), учебно-опытное лесохозяйство ВГЛТА (1988 – 1991, 1993, 1997, 2002 – 2004), Бобровский лесхоз (2002, 2003), Павловский лесхоз (2000, 2003, 2004), Донской лесхоз (1988 – 2004). Данные учетов приведены в таблице 1.

Как видно из таблицы 1, плотность гнезд рыжих лесных муравьев сильно изменяется на территории, постепенно повышаясь в южном

Таблица 1. Результаты учетов гнезд рыжих лесных муравьев в различных районах и станциях Воронежской области (среднее количество гнезд/100 га)

Виды муравьев	Годы учетов					
	1985	1988	1991	1994	1999	2003
Учебно-опытный лесхоз ВГЛТА						
Осоково-снытевая дубрава						
<i>Formica rufa</i> L.	-	-	-	-	-	-
<i>Formica polyctena</i> Foerst.	1.8	1.8	1.2	3.8	1.8	1.8
Песчаный бор						
<i>Formica rufa</i> L.	6.0	6.2	2.6	6.0	-	-
<i>Formica polyctena</i> Foerst.	1.0	0.4	0.6	0.2	4.6	5.0
Сомовский лесхоз						
<i>Formica rufa</i> L.	2.0	4.0	1.0	6.0	4.0	2.0
<i>Formica polyctena</i> Foerst.	2.0	-	-	-	-	1.0
Воронежский заповедник						
Осоково-снытевая дубрава						
<i>Formica rufa</i> L.	2.0	-	-	-	-	-
<i>Formica polyctena</i> Foerst.	4.4	4.6	3.0	4.0	3.4	2.0
Песчаный бор						
<i>Formica rufa</i> L.	5.0	5.6	3.0	2.2	0.4	0.4
<i>Formica polyctena</i> Foerst.	-	2.2	2.2	2.2	-	-
Воронцовский лесхоз						
<i>Formica rufa</i> L.	-	-	-	-	-	-
<i>Formica polyctena</i> Foerst.	1.0	3.0	6.0	4.6	3.0	3.2
Донской лесхоз						
<i>Formica rufa</i> L.	-	-	-	-	-	-
<i>Formica polyctena</i> Foerst.	2.6	2.6	2.6	4.0	40.0	52.6

направлении. *Formica rufa* L. в южных районах области вообще не обнаружен. Плотность *Formica polyctena* Foerst. заметно повышается к югу.

Дубравы юга области представляют собой небольшие байрачные леса с максимальной площадью 150 га, расположенные в верховьях степных балок по правому берегу Дона и окруженные преимущественно сельскохозяйственными угодьями. При этом распределение гнезд в этих местообитаниях крайне неравномерно. Нами был обнаружен огромный комплекс *Formica polyctena* Foerst. в небольшом лесном урочище площадью 50 га и включающий 223 гнезда (Успенский, 2001). В то же время имеются лесные урочища, вообще лишенные рыжих лесных муравьев. Интересно, что на юге области *Formica polyctena* Foerst. активно заселяет сосновые культуры I класса возраста, произрастающие в непосредственной близости от байрачных дубрав. В то же время ры-

жие лесные муравьи не обнаружены в сосновых культурах II – III классов возраста, произрастающих по надпойменным террасам левого берега Дона в средней и южной частях Воронежской области. Нет их и в пойменных лесах всех типов.

Наблюдается определенное тяготение *Formica rufa* L. к борам, а *Formica polyctena* Foerst., хотя и в меньшей степени, к дубравам. При определенных условиях *Formica polyctena* Foerst. активно осваивает боры, вытесняя оттуда *Formica rufa* L. Такая картина наблюдается на территории учебно-опытного лесохозяйственного хозяйства ВГЛТА. При этом в борах распределение гнезд *Formica polyctena* Foerst. более равномерно, тогда как в дубравах наблюдается его тяготение к вырубкам, полянам, которые он в дальнейшем покидает по мере зарастания (Харченко, Успенский, 1998). В Воронежском заповеднике наблюдается уменьшение численности рыжих лесных муравьев в лесах всех типов в основном вследствие постепенного формирования подлеска, создающего неблагоприятные для их поселений микроклиматические условия.

С течением времени почти на всей территории Воронежской области наблюдается сокращение численности *Formica rufa* L. Численность *Formica polyctena* Foerst. стабильна или интенсивно возрастает, что особенно характерно для южных районов области. Причины этого явления до конца не выяснены. Вероятно, сказывается большая способность *Formica polyctena* Foerst. к расселению, более высокая устойчивость этого к рекреационной нагрузке и к зарастанию местообитаний. По нашим наблюдениям *Formica polyctena* Foerst. по сравнению с *Formica rufa* L. более устойчив к увлажнению и затенению микроместообитаний.

THE DISTRIBUTION AND RELATIONSHIPS OF *FORMICA RUF*A L. AND *FORMICA POLYCTENA* LATR. IN VORONEZH REGION

C. V. Uspensky
Voronezh State Pedagogical University
uspensky@vmail.ru

Distribution of *Formica rufa* L. and *Formica polyctena* Latr. in Voronezh region has been studied together with the dynamics of their nest density during 1985–2003. Factors that influence ants' population dynamics are discussed.

МУРАВЬИ И ЗАЩИТА ЛЕСА

Материалы XII Всероссийского мирмекологического симпозиума,
Новосибирск, август 2005 г.

ANTS AND FOREST PROTECTION

Materials of the XII All-Russian Myrmecological Symposium,
Novosibirsk, August 2005

ПРЕДВАРИТЕЛЬНЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОГО ИССЛЕДОВАНИЯ ФОРМИРОВАНИЯ В ОНТОГЕНЕЗЕ МУРАВЬЕВ РЕАКЦИЙ НА МОДЕЛИ ЖУЖЕЛИЦ

И.К.Яковлев

*Новосибирский государственный университет
smile@gorodok.net*

Рыжие лесные муравьи являются топическими конкурентами хищных герпетобионтов, таких, как пауки и различные виды жуков, вытесняя их на периферию своей территории. При встречах муравьев с жужелицами на фуражировочных дорогах, муравьи нападают на жуков, а жужелицы избегают столкновений, используя для этого набор стереотипных поведенческих тактик (Reznikova, Dorosheva, 2004). В основе взаимодействия муравьев и жужелиц лежит взаимное опознавание, основанное на действии ключевых стимулов. Муравьи распознают жужелиц по таким ключевым признакам, как темный цвет, билатеральная симметрия, движение и наличие конечностей (Дорошева, 2005).

Возникает вопрос о соотношении гибкого и стереотипного поведения муравьев при взаимодействии с жужелицами. Требуется ли социальное обучение для проявления и распространения агрессивной реакции на жуков среди муравьев? Имеют ли муравьи наследственную предрасположенность связывать одни стимулы (ключевые) с агрессивной реакцией и не связывать с этой реакцией другие стимулы? Для ответа на эти вопросы была разработана методика исследований и получены предварительные результаты.

Из базовой (контрольной) семьи, переселенной из естественных условий в лабораторию, были взяты личинки и куколки для формирования «наивной» семьи, состоящей из муравьев, выращенных в условиях изоляции от взрослых особей своего вида. Исследовались реакции муравьев разного возраста на живых, мертвых жуков и их модели. Это позволяет определить наследственный вклад и вклад индивидуально-опыта в развитие реакции «наивных» муравьев на жуков.

Было проведено тестирование индивидуальных реакций наивных муравьев на модели жуков в присутствии различного количества конт-

рольных муравьев, у которых присутствовала агрессивная реакция на модели. Это позволяет выявить вклад в формирование реакции такой простейшей формы социального обучения как "социальное облегчение". Животные в присутствии сородичей проявляют реакции с большей вероятностью, чем в одиночку (Резникова, 2004).

Полученные предварительные результаты свидетельствуют о том, что муравьи имеют врожденную предрасположенность связывать ключевые стимулы с агрессивной реакцией на жукелиц и не связывать с этой реакцией другие стимулы.

Работа поддержана грантом Президиума РАН по программе «Происхождение и эволюция биосферы».

**PRELIMINARY RESULTS OF EXPERIMENTAL STUDY
OF THE ONTOGENETIC DEVELOPMENT
OF REACTIONS TO DOLL-BEETLES
IN RED WOOD ANTS**

I.K. Jakovlev
Novosibirsk State University
smile@gorodok.net

Preliminary experimental results enables us to hypothesize that red wood ants are genetically predisposed to react aggressively to certain key stimuli of images of predatory beetles as their natural competitors.

***Общественные насекомые в экосистемах:
теоретические проблемы и практическое
использование***



***Theoretical and practical problems of ecology
of social insects***

МУРАВЬИ И ЗАЩИТА ЛЕСА

Материалы XII Всероссийского мирмекологического симпозиума,
Новосибирск, август 2005 г.

ANTS AND FOREST PROTECTION

Materials of the XII All-Russian Myrmecological Symposium,
Novosibirsk, August 2005

МУРАВЕЙНИК КАК УНИКАЛЬНЫЙ ГЕОЛОГО- ГЕОФИЗИЧЕСКИЙ ОБЪЕКТ

Ф.Б. Бакшт

Томский политехнический университет (ТПУ)

baksh@yandex.ru

Цель сообщения – представить предварительную обобщенную геолого-геофизическую модель наземной части (купола) гнезда рыжих лесных муравьев *Formica rufa*. Используются результаты геофизических, минералогических и топографических исследований около 50 куполов в разных районах Западной и Восточной Сибири. В высокогорье для сравнения обследованы единичные гнезда земляных муравьев *Formica cinerea* и *Lasius flavus*. Большое количество измерений и унифицированная технология обеспечивают статистическую достоверность результатов и обоснованность выводов. Последние касаются методологии и технологии общих и прикладных исследований.

1. Пограничное положение на поверхности Земли. Купол муравейника гнезда рыжих лесных муравьев (далее – К) располагается на границе литосферы (косная материя по В.И.Вернадскому) и биосферы (живая материя). Это самоорганизующаяся динамическая биосистема, состоящая из живого и неживого вещества. Первое – собственно локальный биоценоз гнезда, включая симбиотические организмы, второе – как аморфный стройматериал (органика), так и кристаллический (минеральная фракция).

Поскольку К существует и эволюционирует, в основном, благодаря биологической энергии, в целом, его можно рассматривать как открытый живой организм. Но возможность его воспроизведения ограничена. По этому признаку К является структурным элементом верхнего геологического слоя литосферы – почвы, то есть геологическим телом. По ряду признаков (биологических, экологических, геохимических и архитектурных) К близок к другим органогенным геологическим образованиям (коралловым рифам, постройкам термитов и др.). Из этой особенности К вытекает методология его исследования.

Как физическое тело К обладает определенными системными признаками и свойствами – геометрической формой, геохимическим и минеральным составом, физическими свойствами и полями геологического и, вероятно, биологического генезиса.

2. Геометрия. Форма К лишь в деталях индивидуальна. Она определяется в первую очередь, видовой принадлежностью насекомых и многими другими экологическими и биологическими факторами (Форель, 1874; Длусский, 1967; Захаров, 1968 и др.). Постройки обычно имеют форму усеченного конуса, с более или менее уплощенной вершиной. Основание круговое, иногда эллиптическое. Часто поверхность близка к параболоидальной. Встречаются К, поверхность которых образует довольно сложную фигуру. Индивидуальное и среднее по городищу отношение высоты к диаметру основания подчиняется фундаментальному закону гармонии природы – известной пропорции «золотого сечения», то есть близко к 1:1.618.

При общей параболоидальной форме К иногда отмечается их пятилучевая симметрия. От вершины спускаются пять хребтиков, визуально плохо заметных. Выявляются они с помощью специальных, точных топографических измерений. Это показательно: пятилучевая симметрия, распространенная в живой природе, для неживой нехарактерна.

3. Внутренняя архитектура. Устройство К детально описано (Длусский, 1967; Сейма, 1967; Захаров, 1968 и др.). Традиционная статическая модель предполагает двухъярусное его строение с внутренним конусом, осложненным множеством полостей-ходов. С помощью неразрушающих дистанционных геофизических измерений нами была подтверждена известная ячеистая структура купола, которая подчиняется общему спиральному плану. Последний напоминает строение земляных курганов древних погребений. Можно предполагать, что процедуры строительства этих построек во многом подобны. Сложность устройства куполов сугубо функционально и связано с составом их вещества. Можно предполагать, что оно динамично, изменчиво в реальном времени, что целесообразно проверить с помощью неразрушающих геофизических методов исследования.

4. Состав стройматериала. В весовом отношении материал К (выше земляного вала) на 95% состоит из органического вещества. Растительные детали, заготавливаемые насекомыми, почти всегда стандартны (Дмитриенко, Петренко, 1976 и др.). Они подобраны по размеру и по массе, то есть, подвержены входному метрическому контролю. Этим обеспечивается типовое строительство К по заданной программе.

Неорганическая минеральная фракция представлена частичками размером до 1 миллиметра. Она состоит из обломков пород, подстилающих почвенный покров, а также из отдельных зерен многочисленных минералов, набор которых различен в рудных районах горных областей и на равнине. Там, где покров рыхлых четверичных отложений маломощен, в К устанавливаются лимонит, гетит, гидрогетит, магнетит, кварц, глинистые минералы, а также эпидот, гранат, циркон и другие. Характерно присутствие мелких (десятки микрон) магнетитовых шариков, блестящих, слабо- или совершенно не окисленных. Это космическая пыль, распределение которой по поверхности Земли не изучено.

Минеральный состав земляного вала тот же, что и в верхней части купола. Органика присутствует в нем до 10 весовых процентов. В оп-

ределенных условиях содержания минералов-окислов железа здесь оказывается доминирующим (более 50 %). Профессор ТПУ А.Ф. Коробейников (устное сообщение) наблюдал в одном из золотоносных горных районов Хакасии земляной вал, который почти целиком состоял из магнетитового песка.

В рудных районах горных областей минералы с двухвалентным железом (пирит, лимонит) преобладают над минералами с трехвалентным железом (магнетит). Последний практически отсутствует там, где мощность рыхлых отложений велика (Западно-Сибирская низменность). Там К сложены почти чистым кварцем, с небольшой примесью полевых шпатов и глинистых частиц.

Примечательно, что весь материал в объеме К обогащен намагниченными минералами в 5-10 раз по сравнению с местной почвой. Та же тенденция отмечалась даже и в небольших по объему выбросах гнезд земляных муравьев *Formica cinerea* и *Lasius flavus*, встреченных нами в каменистой полупустыне Тувы выше границы леса.

Химический состав купольного вещества «магнитных муравейников» из рудных районов типичен для местных подпочвенных образований. По существу, в таких К отмечаются фрагменты (краевые части) вторичных геохимических (биогеохимических) ореолов рассеивания. В них присутствуют свинец (до 0.01%), медь (до 0.003%), мышьяк (до 0.01%), молибден, цинк, сурьма и др. Во всех пробах в слабо повышенных количествах отмечается золото до 0.04 г/т. В «немагнитных» пробах золото анализами не обнаруживается.

В муравейниках, удаленных от рудных районов, примеси рудных элементов присутствуют только в небольших концентрациях, близких к кларковым. Однако и здесь муравьи *Formica rufa* равнодушны к металлам, содержание которых в наземных частях гнезд нередко значительно повышено относительно окружающей почвы.

С целью выяснения новых возможностей использования минералого-этологических способностей муравьев в качестве индикатора состояния окружающей среды нами была предпринята попытка исследования литофильности муравьев с использованием специальной минеральной приманки. Эксперимент проводился в сосновом бору Академгородка г. Красноярска. Использовались измельченные минералы: магнетит, пирит, гематит, сульфидная золотоносная руда с халькопиритом и малахитом, металлическая латунь. Контейнеры с ними помещались на 8 дней в 1 метре от двух гнезд *Formica rufa*. Затем вычислялось изменение начальной массы приманки в граммах и в процентах.

Оказалось, что муравьи целенаправленно вносят минеральные частицы в муравейник; наибольший интерес у муравьев вызвал порошок латуни. Это подтверждает, что они обладают чувствительностью (рецепцией) к определенным физическим (электромагнитным) свойствам минеральных частиц. Эксперимент предполагается продолжить. Реализация опытных исследований и ожидаемые от них результаты могут быть с успехом использованы в процессе школьного образования и воспитания.

Они могут иметь и прикладное значение для экологов, геологов и горняков-биотехнологов.

5. Физические свойства. Цвет большинства К светлобурый, рыжий, определяемый видом опада и способствующий мимикрии насекомых. Основание темно-бурое, иногда охристое или черно-бурое, редко сероземное (при малых количествах железа в почве).

Плотность (объемный вес) меняется от 0.2-0.3 г/см³ у вершины до 1.8-2.0 г/см³ земляном вале, что определяется структурой постройки и концентрацией в ней минералов «тяжелой фракции».

Механическая прочность на сжатие (до 200 г/см²) и сравнительно большая упругость постройки достигается ее оригинальной внутренней конструкцией, состоящей из системы перегородок с устойчивыми арочными перекрытиями. Прочные сочленения конструкционных деталей с использованием глинистых минеральных веществ являются своеобразной крепью. Возможно, именно использование тяжелых минералов с повышенной плотностью способствует упрочнению всей строительной конструкции.

Внутренняя архитектура К подобна «романскому» стилю карстовых пещер в карбонатных породах. Текстура похожа на волокнистое строение минерала асбеста. Механические свойства К обеспечивают противодействие сооружения ветровым нагрузкам, повреждениям от падения ветвей и давления небольших животных. С этим же связана высокая сейсмоустойчивость ажурных построек, а также их повышенная чувствительность к микросейсмическим колебаниям почвы, воспринимаемым как предупредительный сигнал об опасности.

Водопроницаемость постройки – важное системное свойство К. Верхний слой как гидроизолирующая поверхность выполняет функции его несмачиваемой крыши благодаря подбору деталей, рациональной конструкции и геометрии купола. Последствия большой гигроскопичности внутренних частей устраняются вентиляцией и периодической просушкой деталей, выносимых на поверхность.

Наземный комплекс гнезда выполняет роль термостата и, одновременно, терморегулятора для всего гнезда. Известно, что в целом К теплопроводен, как твердое каменное тело (Брайен, 1986 и др.). Это достигается конструкцией сооружения, его органоминеральным материалом, выполняющим роль окисляющегося топливного элемента, а также рациональной регулируемой системой вентиляции, мобильно реагирующей на изменения внешних условий.

Магнетизм К изучался с помощью измерений магнитной восприимчивости и магнитного поля непосредственно в лесу, затем аналитически по пробам в петрофизической и минералогической лабораториях. Магнитная восприимчивость меняется в слабромагнитных К от $5 \cdot 10^{-4}$ ед. СИ до $25 \cdot 10^{-4}$ ед. СИ, а в сильно намагниченных К от $36 \cdot 10^{-4}$ ед. СИ до $200 \cdot 10^{-4}$ ед. СИ. Это объясняется изменениями концентраций пара- и ферромагнитных минералов в минеральной фракции материала К, восприимчивость которых равна от 8.8 до 25 ед. СИ. Общее содержание таких минералов и в околоповерхностных частях К, и во внутреннем конусе

достигает 20% массы минеральной фракции пробы, или 1% массы всей пробы в целом. Это вполне обеспечивает наблюдаемую намагничённость. Последняя всегда увеличивается от центра К к его подножию. Для изучения восприимчивости во всем объеме К имеющейся у нас информации недостаточно, но заметных отклонений по результатам изучения 10 проб отмечено не было.

Намагничённость К повышается не только сверху вниз, но и с СЗ на ЮВ. Как правило, северные склоны К оказываются более намагничёнными, чем южные. Все К обладают ячеистой упорядоченной структурой, проявляющейся на поверхности в концентрическом и спиралевидном расположении отдельных магнитных зон. Это отражает и строение К, и, вероятно, связано с технологией строительства. Любопытно, что похожая магнитная картина отмечается на поверхности земляных холмов степных курганов-погребений.

Подчеркнем, что в природе, кроме муравьев, только термиты сооружают себе намагничённые жилища. Роль и значение этой эксклюзивной особенности данных биосистем не изучена. Есть основания предполагать, что такое системное свойство гнезд служит для обеспечения навигационных и коммуникативных потребностей насекомых.

Радиоактивность К практически не отличается от фоновой для окружающей почвы. То есть, естественно радиоактивные минералы сюда муравьями не заносятся, в отличие от намагничённых. Примечательно, что даже в пределах антропогенной аэрозольной аномалии, где мощность дозы гамма-излучения достигала 5000 мкР/час, внутренние части К оказались нормальной активности. За последующие три года активность уменьшилась на порядок; жизнь гнезда не прекратилась, его рост продолжался.

6. Купол муравейника как объект для инженерного и познавательного-гносеологического исследования. Перспективно проведение полевых и лабораторных исследований с привлечением как известных, так и новых нетрадиционных идей и технологий. Целесообразно применение неразрушающих методов геофизического (магнитометрического, радиометрического) воздействия и контроля. Возможны следующие основные направления:

6.1. Экологический подход. Описание и анализ геометрической формы К и состава их минеральной фракции в статике и динамике для исследования связей этих параметрических характеристик с состоянием природных экосистем и их отдельных элементов. Объекты изучения – естественные геохимические и геофизические аномалии, природные и техногенные аэрозольные загрязнения тяжелыми металлами, проблема рассеивания космической пыли и др. Предмет изучения – свойства К, физические и химические поля, их взаимная корреляция в пространстве и во времени.

6.2. Инженерно-этологический подход. Исследование и статистический анализ строительных конструкций гнезд и строительных техноло-

гий насекомых с точки зрения их энергоемкости, сейсмостойчивости, археологии (строительство курганов) и др.

6.3. Горно-геологический подход. Изучение возможностей использования мирмекологии для создания биотехнологических способов поисков и добычи полезных ископаемых, в первую очередь золота. Разработка проекта и создание золотоизвлекательного завода, действующего аналогично пчелиной пасеке, представляется отнюдь не фантастической задачей.

6.4. Сейсмологический подход. Необходимо и чрезвычайно актуально продолжение исследований ряда российских и зарубежных ученых для разработки строгих аппаратурных (инструментальных) методов краткосрочного прогноза землетрясений (особенно в районах, опасных в отношении цунами) на мирмекологической основе. Наряду с традиционными этологическими исследованиями целесообразно выполнение натуральных экспериментов в интерактивном режиме с привлечением геофизических методов.

Заключение. Изменение свойств и формы К как уникальных и эволюционно устойчивых биогеосистем является ответом насекомых на изменение параметров среды; реакция насекомых может быть изучена корректно и инструментально (Захаров, 1978; Саблин-Яворский, 1991; Сидорин, 1991 и др.). Динамика состояния купола как одного из пограничных элементов косной биосферы, описанная с помощью специального физико-математического аппарата, может быть использована для составления прогностических моделей окружающей среды. При этом целесообразно использование неразрушающих геофизических методов исследования с привлечением электронных технологий сбора, анализа, хранения и интерпретации информации.

Познание названных и других малоизученных сторон жизни муравьев откроет новые возможности для развития горно-геологических биотехнологий и для корректного решения целого ряда гносеологических и прикладных вопросов биомониторинга среды и экологии вообще. Немаловажно, что реализация предлагаемых экспериментов может быть использована в процессе школьного образования и активного воспитания экологического мировоззрения молодежи.

ANT-HILL AS A UNIQUE GEOLOGIC-GEOFISICAL OBJEKT

F. Baksh

Tomsk Polytechnical University

baksh@yandex.ru

Domes of red wood ants *Formika rufa* play a large role in formation and evolutions of Earth geological environment. The system is examined from the geologic, geophysical, ecological, engineering, ethological and evolution point of view. New cognitive, educational and application opportunities are opening.

МУРАВЬИ И ЗАЩИТА ЛЕСА

Материалы XII Всероссийского мирмекологического симпозиума,
Новосибирск, август 2005 г.

ANTS AND FOREST PROTECTION

Materials of the XII All-Russian Myrmecological Symposium,
Novosibirsk, August 2005

ВЛИЯНИЕ ДЛИТЕЛЬНОСТИ ОБИТАНИЯ *FORMICA* *AQUILONIA* YARR. НА ЧИСЛЕННОСТЬ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ НАЗЕМНОГО И ТРАВЯНОГО ЯРУСОВ

Н.М. Бугрова¹, Е.З. Квон², Н.А. Синякова², А.А. Ермаков², А.Г. Бугров^{1,2}

¹Институт систематики и экологии животных СОРАН, Новосибирск

²Новосибирский государственный университет

bugrov@fen.nsu.ru

Роль муравьев в биоценозе связана с особенностями питания, в частности, с их хищнической активностью (Длусский, 1967; Дмитриенко, Петренко, 1978; Резникова, Самошилова, 1981). Таксономический состав добываемых беспозвоночных относительно широк: например у *Formica polyctena* Foerst. он представлен более чем 10 отрядами (Бугрова, Резникова, 1990). Эффективность изъятия потенциальных жертв этим видом муравьев составляет до 0.2% от запаса беспозвоночных на кормовом участке (Бугрова, 1987). На кормовых участках *Formica aquilonia* Yarr. отмечено перераспределение плотности подстилочных беспозвоночных, потенциальных жертв (Суворов, 1987). Гридина (Gridina, 1990) показала уменьшение встречаемости хищных членистоногих при увеличении плотности фуражиров *Formica polyctena* Foerst.

Для защиты лесных древостоев от насекомых-фитофагов применяют расселение гнезд рыжих лесных муравьев. Однако до настоящего времени накоплено не много количественных данных о влиянии присутствия *Formica s.str.* на население беспозвоночных в пределах их кормового участка, в напочвенном ярусе и в толще травостоя, в зависимости от длительности пребывания этого вида муравьев на данной территории.

Целью настоящего исследования является оценка видового богатства и разнообразия населения беспозвоночных в зависимости от длительности использования биотопа муравьями *F. aquilonia* Yarr.

Работа проведена в течение июня-июля 2004 года в лесопарковой зоне новосибирского Академгородка, на участках сосново-березового леса разнотравного типа, с доминантами в травостое орляка, сныти, осоки большехвостой. На участках развита тропиночная сеть, полнота древостоя – 0.4.

Учеты беспозвоночных травостоя произведены методом кошения энтомологическим сачком (25 взмахов, 3 раза в день, 8 учетных дней). Беспозвоночных наземного яруса учитывали с помощью ловушек Барбера (по 6 учетных дней на каждом участке).

Учеты беспозвоночных произведены в трех позициях: 1) на участке, длительно (более 30 лет) используемом муравьями *F. aquilonia*, в дальнейшем именуемом: “старый”. В пределах этого участка диаметр основания муравейника составил в среднем -160 см, высота – 45 см; 2) на участке с муравейниками, образованными из переселенных в 2000 году 100-литровых фрагментов гнезд упомянутого вида. Ему присвоено название: “новый”. В его пределах диаметр основания гнезд составил в среднем 100 см, а высота – 35 см; 3) на соседнем с (1) и (2) участке, но не имеющем поселений *Formica aquilonia*, – “контрольный”.

Беспозвоночные напочвенного яруса представлены классами: Gastropoda, Diplopoda, Chilopoda, Artropoda (Opilionidae), Insecta: отряды Coleoptera (семейства Staphilinidae, Carabidae), Hemiptera (Pentatomidae), Hymenoptera (Formicidae, подсемейства Formicinae, Myrmicinae).

Беспозвоночные травостоя представлены более широким спектром таксонов, в частности представителями классов: Gastropoda, Artropoda, отр. Opilionida, отр. Araneae, сем. Thomisidae, Linyphiidae, Theridiidae, Gnaphosidae, Saltisidae, Tetragnathidae, Araneidae, кл. Insecta: п./отр. Aphidinea: сем. Cicadellidae, Aphrophoridae, отр. Coleoptera: сем. Staphilinidae, Carabidae, Curculionidae, Coccinellidae, Cerambycidae; отр. Neuroptera: сем. Chrysopidae; отр. Hemiptera: сем. Pentatomidae, Nabidae, Lygaeidae, отр. Hymenoptera: сем. Pamphiliidae, Ichneumonidae, Formicidae, подсем. Formicinae, Myrmicinae, отр. Diptera, п./отр. Nematocera, п./отр. Brachycera.

Учетами выявлено соотношение количества фуражиров на участках. Их встречаемость в пределах “старого” участка незначительно варьирует, 331 особи в травостое, 329 – в напочвенном ярусе, но в пределах “нового” в травостое по сравнению с напочвенным ярусом выявлено в 3.5 раза меньше фуражиров: 42 и 147 особей, соответственно. На контрольном участке обнаружены только особи муравьев других видов (*Lasius niger*, *Myrmica rubra*, *Myrmica ruginodis*).

Длительность пребывания *Formica aquilonia* на территории отражается в изменении плотности фуражиров: на “старом” кормовом участке она в 3.5 раза выше, чем на “новом”.

В присутствии *F. aquilonia* происходит снижение численности остальных беспозвоночных, при этом, чем выше плотность фуражиров на участке, тем меньше их становится (табл. 1).

И на контрольном, и на опытных участках основную долю в травостое составили перепончатокрылые и паукообразные. Соотношение численностей беспозвоночных ближе между контрольным и “новым” участками,

Таблица 1. Численность беспозвоночных на выделенных участках.

	Участки:		Контроль	Соотноше- ние числен- ностей
	“Старый”	“Новый”		
Численность фуражиров <i>F. aquilonia</i> в травостое (экземпляров)	331	42	0	7.9 : 1 : 0
Численность фуражиров <i>F. aquilonia</i> на почве (экземпляров)	329	147	0	2.2 : 1 : 0
Численность хортобионтов (экземпляров)	445	530	828	0.5 : 0.6 : 1
Численность герпетобионтов (экземпляров)	9	39	44	0.2 : 0.9 : 1
Общее число беспозвоночных (экземпляров)	1114	758	872	1.3 : 0.9 : 1
% доля беспозвоночных (без учета <i>F. aquilonia</i>)	24	30	46	100%

чем между контрольным и “старым”. На участках с *F. aquilonia* отмечено значительное снижение встречаемости у представителей следующих таксонов: Opilionidae, Cicadeliidae, Aphidinea, Nabidae, Pentatomidae, Lygaeidae, Thea, Propylaea, Staphylinidae, *Lasius niger*, *Myrmica rubra*, *M. ruginodis*, Nematocera. В целом, снижение встречаемости отмечено более чем у трети выявленных таксонов. У представителей почти третьей части таксонов не изменяется встречаемость в учетах. Сравнительно меньше представителей увеличивают встречаемость: Thomisidae, Aphrophoridae, Chrysopidae, что составляет десятую часть.

Таксономическое разнообразие беспозвоночных выше в травостое по сравнению с напочвенным ярусом: (31 и 11 таксонов, соответственно).

Наибольшая численность хортобионтов обнаружена на контрольном участке. На “новом” – их запас уменьшается на 36% по сравнению с контролем, и на “старом” учетами выявлено еще меньше, только 54% от запаса на контрольном участке.

Наибольшее количество герпетобионтов также обнаружено на контрольном участке, если его принять за 100%, то у “новых” гнезд отмечается незначительное снижение плотности (до 93%), а у “старых” гнезд – резкое снижение в 4 раза (до 25%).

В целом, в изучаемых ярусах лесных участков присутствие *F. aquilonia* сопряжено со снижением численности беспозвоночных. Однако, если встречаемость фуражиров низкая (как отмечено на “новом” участке),

запас остальных беспозвоночных в травостое снижается почти на треть по сравнению с контрольным, а при возрастании их плотности в 8 раз (как отмечено на «старом» участке), количество остальных беспозвоночных уменьшается по сравнению с контрольным участком в 1.9 раза. Таким образом, нет пропорциональности в изменении числа фуражиров и остальных беспозвоночных на участках.

В напочвенном ярусе на участках *F. aquilonia* из 11 таксонов беспозвоночных 64% встречаются в меньшем числе, чем в контроле, тогда как 9% увеличивают встречаемость и 27% не изменяют ее. По сравнению с контрольным участком при низкой численности фуражиров *F. aquilonia* численность остальных беспозвоночных почти не снижается увеличение плотности фуражиров в 2.2 раза на «старом» участке приводит к уменьшению числа остальных беспозвоночных в 4 раза.

На рисунке 1 представлена диаграмма, отражающая соотношение процентных долей *F. aquilonia* и остальных беспозвоночных, учтенных в наземном ярусе трех участков. На «старых» участках герпетобионты составили 2%, на «новых» – 7%, на контрольных – 8% от общего числа беспозвоночных в учетах.

На рисунке 2 представлена диаграмма, отражающая соотношение процентных долей *F. aquilonia* и остальных беспозвоночных, учтенных в травостое трех участков. В пределах «старых» участков хортобионты составили 20%, на «новых» – 24%, на контрольных – 39% от общего числа беспозвоночных в учетах.

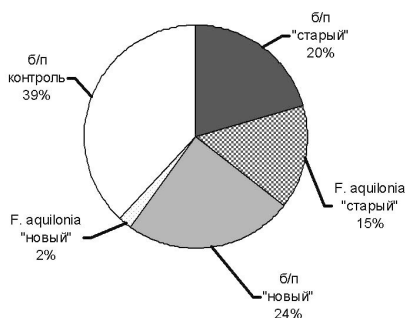


Рис. 1. Соотношение количества беспозвоночных трех участков в наземном ярусе.

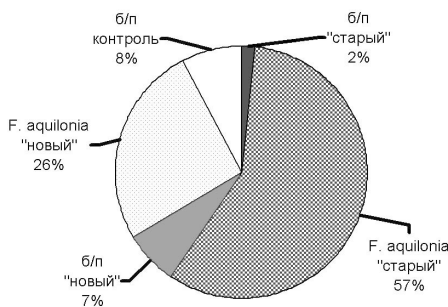


Рис. 2. Соотношение количества беспозвоночных трех участков в травостое.

Итак, при высокой плотности фуражиров *F. aquilonia* и при их длительном обитании на «старом» участке происходит снижение количества хортобионтов в 2 раза, а снижение количества герпетобионтов – в 4 раза по сравнению запасом этих групп беспозвоночных на «новом» участке.

Таким образом, при длительной эксплуатации фуражиром *F. aquilonia* кормового участка, отмечается более значительное снижение запаса потенциальных жертв по сравнению с кратковременной его эксплуатацией. При низкой плотности фуражиров их влияние на снижение плотности остальных беспозвоночных заметнее в травяном ярусе. При высокой плотности фуражиров на участке более значительное уменьшение численности остальных беспозвоночных происходит в напочвенном ярусе.

INFLUENCE OF DURATION OF RESIDING OF *FORMICA AQUILONIA* YARR. ON THE QUANTITY OF INVERTEBRATA ON THE SURFACE OF SOIL AND IN HERBAL LAYERS

*N.M. Bugrova*¹, *E.Z. Kvon*², *N.A. Sinyakova*², *A.A. Ermakov*², *A.G. Bugrov*^{1,2}

¹ *Institute of Animal Systematics and Ecology, SB RAS, Novosibirsk*

² *Novosibirsk State University*

bugrov@fen.nsu.ru

The operation of a timber land by ants *F. aquilonia* results in decrease of the number of other invertebrates of herbal layer and soil surface. A more significant decrease in the number of invertebrates – potential victims – is marked at long operation of a hunting ground in comparison with its short-term operation by foragers of *F. aquilonia*.

МУРАВЬИ И ЗАЩИТА ЛЕСА

Материалы XII Всероссийского мирмекологического симпозиума,
Новосибирск, август 2005 г.

ANTS AND FOREST PROTECTION

Materials of the XII All-Russian Myrmecological Symposium,
Novosibirsk, August 2005

МИРМЕКОТОПНЫЕ АССАМБЛЕИ ТРАВЯНОГО ПОКРОВА

Н.М. Бугрова¹, Л.Б. Пшеницына²

¹Институт систематики и экологии животных СОРАН, Новосибирск

²Новосибирский государственный университет

LBP@fen.nsu.ru

Муравьи, обитающие многочисленными семьями в стационарных убежищах, существенно влияют на окружающую среду в своих стациях. Муравейники становятся центрами консорциев, где формируется своеобразное население растительных и животных организмов (Гришина, Патуриная 1980; Сергеев, 1987; Резникова, 2001; Резникова, Слепцова, 2003). Известно о тесной связи муравьев с растениями. Растительный материал является компонентом гнездовых построек муравьев, семена и сладкие выделения растений используются в питании (Gorb, Gorb, 1999), опосредованной связью с растениями является использование в питании большого количества насекомых-фитофагов (Wilson, Holldobler, 1990). В степных ценозах выявлено изменение обилия злаков вблизи гнезд *Formica pratensis* Retz. (Малышева, 1989). Нами показано влияние *F. aquilonia* Yarr. на пространственную структуру травостоя (Бугрова, Пшеницына, 2003). Этот вид муравьев строит длительно существующие на одном месте крупноразмерные муравейники. Численность рабочих особей в одной их семье исчисляется сотнями тысяч. В пределах участков обитания *F. aquilonia* встречаются и другие виды муравьев, имеющие сравнительно малочисленные семьи, меньшие размеры рабочих особей. Наиболее массовыми из них являются *Lasius niger* L. и *Myrmica rubra* L. (Бугрова, 1987, 2005). У вида *L. niger* численность семей составляет несколько тысяч особей. У *M. rubra* L. численность семей – несколько сотен особей. Их муравейники имеют период существования меньшей длительности по сравнению с *F. aquilonia*. Однако до настоящего времени не изучены топические связи этих видов муравьев с травянистыми растениями.

Цель исследования: выявление особенностей территориального размещения трав вблизи муравейников *F. aquilonia*, *L. niger* и *M. rubra* с помощью сравнительного анализа видового состава пригнездовых ассамб-

лей трав, определения степени их видового разнообразия и степени своеобразия, соотношения доминаций и преференций отдельных видов.

Сбор материала проведен в лесопарковой зоне новосибирского Академгородка в 2004 году. С целью выявления муравейников, выбранных для исследования видов, в пределах разнотравного сосново-березового участка лесопарка с полнотой древостоя 0.4 было проведено маршрутное обследование. У муравейников *F. aquilonia* (**Fa**), диапазон размеров наземных построек варьировал: диаметр основания – от 100 до 160 см, высота – от 35 до 55 см. Выбранные гнезда *M. rubra* (**Mr**) и *L. niger* (**Ln**) имели наземные купола из растительно-минерального сырья. Размеры наземных построек: у первого диаметр основания – от 7 до 10 см, высота – от 10 до 15 см, у второго диаметр основания – от 15 до 20 см, высота – от 10 до 15 см. Учеты видов трав проведены на площадках размером 2500 см² в 4-х позициях: с южной стороны купола муравейника каждой позиции из выбранных видов муравьев и за пределами контролируемой муравьями исследуемых видов территории (**вне**) (не ближе 20 метров от первого вида и не ближе 2 м от второго и третьего). Проведено по 10 учетов в каждой позиции. Встречаемость вида травянистого растения оценена в баллах, при этом присваивали по 1 баллу за его присутствие в отдельном учете (таким образом, вид мог иметь максимально 10 баллов встречаемости в каждой позиции). Обилие вида в учете оценивали по 5-балльной шкале. Для сбора фактического материала привлекались студенты ФЕН НГУ.

Степень сходства видовых составов трав отдельных позиций оценена по Сьеренсену: $K = (2xc/a+b) \times 100\%$, где c – число общих видов, a – число видов в первой позиции, b – число видов во второй позиции

Степень разнообразия оценена по Шеннону: $H = -\sum p_i \ln p_i$ (Мэгарран, 1992), p_i – отношение встречаемости i - вида к суммарной встречаемости видов.

Степень своеобразия видового состава трав оценена по Н. Бугровой: $P_i = \sum p_i / N_i \cdot (M-1)$, где $\sum p_i$ – сумма баллов отсутствия, N_i – число видов в данной позиции, M – число выделенных позиций (Бугрова, 2001).

В целом на 40 площадках выявлено 38 видов трав (табл. 1). В основном это представители травянистых мезофитных многолетников, предпочитающих лесные и луговые сообщества. Из них обнаружено на контрольном участке – 22 видов трав (58 %), у гнезд *F. aquilonia* – 20 (53%), у гнезд *L. niger* – 23 (61%), у гнезд *M. rubra* – 19 вида трав (50%).

В среднем на площадке встречается: у гнезд *F. aquilonia* (6 ± 1.6), у *L. niger* – (8 ± 1.3) у *M. rubra* (7 ± 1.2), на контрольной площадке (7 ± 1.2) видов трав. Достоверных различий средних значений встречаемости трав и их видового богатства не обнаружено.

Во всех позициях наибольшую долю составляют виды, встретившиеся не более 3 раз. Наименьшую долю – встретившиеся 7 – 10 раз. На пригнездовых участках уменьшается доля редко встречающихся видов

при увеличении совокупной доли обычно и часто встречающихся. Изменения в соотношении 3-х классов встречаемости видов в большей степени заметны у (Mr), в наименьшей – у (Ln).

В ассамблеях трав пригнездовых площадок *M. rubra*, при наименьшем видовом богатстве, наибольшая доля трав из класса часто встречающихся (47% видов). Немного меньше доля часто встречающихся трав у *L. niger* – 30%, и в контроле – 27% видов. В то время как в ассамблее *F. aquilonia* с такой встречаемостью наименьшее количество, только 19% трав

В каждой позиции отмечен единственный вид, который имеет высокую встречаемость только в данной позиции: (Fa) – *Melica nutans*, (Ln) – *Agrostis tenius*, (Mr) – *Angelica sylvestris*, на контрольном участке – *Vicia unijuga*.

Сходство видовых составов (по Сьеренсену) между каждой из 3-х пригнездовых ассамблей трав и контрольной ассамблеей: $K_{(вне)-(Fa)}=62\%$; $K_{(вне)-(Ln)}=58\%$; $K_{(вне)-(Mr)}=49\%$, а степень сходства видовых составов трав пригнездовых площадок разных видов: $K_{(Fa)-(Ln)}=60\%$; $K_{(Fa)-(Mr)}=56\%$; $K_{(Mr)-(Ln)}=76\%$. Несмотря на недостоверность разницы средних значений коэффициентов сходства «между контрольными и пригнездовыми территориями» (а) и «между пригнездовыми территориями разных видов» (b): ($K_a=56\pm 4.9$) и ($K_b=64\pm 8$), заметна тенденция большего сходства по видовому составу трав пригнездовых территорий.

Максимальное значение индекса относительного видового разнообразия отмечено в контроле, $H_{(вне)}=2.95$; а у гнезд видовое разнообразие уменьшается: $H_{(Mr)}=2.796$; $H_{(Ln)}=2,781$. Минимальное значение относительного видового разнообразия трав отмечено у гнезд *F. aquilonia*, $H_{(Fa)}=2.679$.

Степень своеобразия видового состава трав для участков у гнезд: (Fa): $P_{(Fa)}=37\%$, (Ln): $P_{(Ln)}=36\%$, (Mr): $P_{(Mr)}=35\%$, для участков «вне»: $P_{(вне)}=44\%$. По-видимому, существует тенденция уменьшения степени своеобразия видовых наборов трав на участках вблизи с муравейниками. Степень своеобразия оказалась наименьшей на участках (Mr). Сравнительно большей степенью своеобразия характеризуется контрольная группа видов трав. Вблизи муравейников в первую очередь перестают встречаться виды, имеющие относительно меньшую встречаемость и в контроле.

Различия количественных соотношений групп трав, характеризующихся определенными баллами обилия довольно существенны. На контрольных площадках отмечена обратно пропорциональная зависимость между числом представителей определенного уровня обилия и величиной этого обилия. Сходные соотношения с контролем наблюдаются на площадках у гнезд *L. niger*. В ассамблеях трав (Fa) и (Mr) сокращается число низкообильных видов при одновременном увеличении высокообильных, особенно это выражено во втором случае.

На контрольных участках узловым компонентом является популяция сныти (*Aegopodium podagraria*), в связи с тем, что этот вид имеет 100% встречаемость и 3.7 баллов обилия. Это мезофитное корневищное растение, способное и к вегетативному и к семенному размножению, широкие листовые пластинки которого образуют высокое проективное покрытие и способствуют поддержанию постоянного уровня влажности на поверхности почвы. Эдификаторная роль этого растения сохраняется и на участке (Fa), тогда как у гнезд (Mr), (Ln) эдификаторная роль принадлежит орляку (*Pteridium aquilinum*), (90% и 60% встречаемость, 3.9 и 3.7 баллов обилия, соответственно). Его сильно расчлененные листовые пластинки создают сквозистость травяного покрова и меньший уровень влажности.

Травяной покров сосново-березового леса сложен по видовому составу и максимальные значения доминанции отдельных видов не достигают и 10%. Наивысшие показатели доминанции сныти 5.7-8.2, и орляка 7.0-9.6%. Близость гнезд изучаемых видов муравьев не влияет на этот показатель. Однако, комплекс видов, включающий *Equisetum pratense*, *Rubus saxatilis*, *Thalictrum minus*, демонстрируют повышение уровня доминанции вблизи муравейников. Сравнение суммарных доминанций 9 трав, наиболее значимых для всех позиций, указывает на неоднозначность мирмекотопного влияния. Наибольшее значение этого показателя отмечено в контроле (61.3%), вблизи гнезд (Mr) показатель минимально изменяется: до 60.9. В отличие от первого случая, у гнезд (Fa), (Ln) этот показатель снижается заметно значительно: до 46.9% и 48.6% соответственно.

Преференция у гнезд всех изучаемых видов снижается у чины луговой (*Lathyrus pratensis*), орляка, но возрастает – у костяники (*Rubus saxatilis*), василисника (*Thalictrum minus*), хвоща лугового (*Equisetum pratense*). Для каждой позиции выделяются комплексы видов с максимальной преференцией, перекрывающиеся в весьма незначительной степени.

Показатели ценотической значимости покрытосеменных растений класса однодольных всегда повышается в позициях «у гнезд». У (Fa), (Ln) отмечено повышение в 1.7-1.8 раз. Одновременно снижается уровень ценотической значимости двудольных растений. Для споровых растений этот показатель снижается у (Ln), (Mr), но возрастает у (Fa). В основном при появлении муравьев изучаемых видов в местообитании растительный покров становится более монотонным. При этом ценотическая значимость семейств *Ariaceae*, *Fabaceae*, *Rosaceae*, *Roaceae* оказывается чрезвычайно устойчивой к присутствию этих видов муравьев.

Таким образом, мирмикогенная трансформация пространственной структуры травостоя отмечена вблизи гнезд всех 3 видов муравьев. Однако ее степень зависит от вида муравьев, от характера их наземных построек. Наибольшее снижение разнообразия видового состава

трав отмечено вблизи гнезд *F. aquilonia*. Своеобразной чертой (Ln) ассамблеи является уменьшение доли корневищных трав при увеличении доли трав, имеющих мочковатые корни и узкие листовые пластинки. Наиболее значимая трансформация соотношения встречаемости и классов обилия травяного покрова отмечена у гнезд *M. rubra*. Своеобразиие (Mr) ассамблеи выражено в максимальной доле часто встречающихся видов трав при низком видовом богатстве.

MYRMECOPLACING ASSAMBLY OF THE HERBAL COVER

N.M. Bugrova¹, L.B. Pschenicyna²

¹Institute of Animal Systematics and Ecology, SB RAS, Novosibirsk

²Novosibirsk State University

LBP@fen.nsu.ru

Myrmecogenic transformation of spatial structure of the herbal cover near antshills of species *Formica aquilonia* Yarr, *Lasius niger* L., *Myrmica rubra* L. was shown. The degree of the transformation depends on condition of antsr colonies, as well as their sizes and age.

МУРАВЬИ И ЗАЩИТА ЛЕСА

Материалы XII Всероссийского мирмекологического симпозиума,
Новосибирск, август 2005 г.

ANTS AND FOREST PROTECTION

Materials of the XII All-Russian Myrmecological Symposium,
Novosibirsk, August 2005

ВЛИЯНИЕ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ НА ФОРМИРОВАНИЕ СТАЦИАЛЬНЫХ ГРУПП МУРАВЬЕВ

Н.М. Бугрова¹, В.В. Молодцов²

¹Институт систематики и экологии животных СОРАН, Новосибирск

²Новосибирский государственный университет

vv@fen.nsu.ru

К.В. Арнольди (1968) развил идеи об экологической приуроченности поселений отдельных видов муравьев. При анализе зональных зоогеографических и экологических особенностей мирмекофауны и населения муравьев Русской Равнины, им показано влияние климата на формирование зонально-различимых группировок муравьев. В основе его доказательств лежит утверждение о существовании «экологического стандарта» (выражающегося в стабильности требуемого видам диапазона условий). Основными действующими факторами являются при этом свет, влажность, тепло. Зональные группы муравьев имеют биотопические подразделения, специфичность составов которых определяется в основном лесорастительными условиями, в частности, степенью затененности и антропогенной трансформацией, где затененность и продуктивность биоценозов являются наиболее значимыми факторами для поддержания неоднородности населения муравьев (Омельченко, Жигульская, 1997; Омельченко, Бугрова, 1999). Неоднородность условий внутри биотопа в свою очередь играет роль. Так, было показано, что видовое богатство муравьев зависит от тропиночно-дорожной сети и от степени рекреационного пресса (Бугрова, 1998; 2001).

Целью настоящего исследования является сравнение степени влияния отдельных экологических факторов стациального уровня на формирование населения муравьев. В качестве таковых нами были выделены особенности состояния древостоя и травостоя, степень рекреационного пресса и степень вытоптанности.

Население муравьев выявляли с помощью маршрутного метода для крупноразмерных видов, и площадковым методом – для мелкоразмерных видов. Материал собран в местообитаниях города Новосибирска и

его окрестностей, в течение 1990–2000 годов. Обследования проведены в приречных ленточных сосновых борах, березовых колках, на лугах, в лесопарковой зоне, на участках в зоне застройки. Антропогенные и трансформированные рекреационным воздействием станции характеризуются определенным сочетанием экологических признаков, которые были выделены как факторы, в некоторой степени влияющие на формирование населения муравьев:

1. Наличие или отсутствие древесного яруса, т.е. открытые и лесопокрытые станции.

2. Видовой состав древостоя: сосна, береза, тополь, сосново-березовые леса.

3. Происхождение лесонасаждений: естественные или посадки.

4. Степень рекреационного воздействия: слабая, умеренная, сильная.

5. При сильной степени рекреационного воздействия степень вытаптывания: участки лесопарка с полным отсутствием травяного покрова, с травостоем у троп, с травостоем вдали от троп.

6. Степень сомкнутости древостоя: сильная (полнота леса более 0.6), умеренная (0.4-0.5), слабая (0.1-0.3).

Всю поддающуюся оценке совокупность условий среды мы исследовали с помощью факторного анализа, что позволило выделить два основных комплексных фактора обуславливающих разнообразие исследованных местообитаний.

Всего обследовано 28 станций (рис.1). В каждой станции сделано по 10 площадковых учетов ($S=25 \text{ м}^2$), и – по 3 повтора 500 метровых маршрутов.

В ходе учетов обнаружено 33 вида муравьев. Сообщества муравьев были сгруппированы с помощью иерархического кластерного анализа (Дюран, Оделл, 1977). В качестве метода классификации использовался метод Варда, при этом, поскольку исходные данные рассматривались как категориальные, мерой расстояния был выбран так называемый «процент несогласия». Кластеры, выделенные в процессе анализа дендрограммы (рис. 1), оказалось возможным отобразить в виде ориентированного в пространстве признаков связанного графа (рис. 2), который отображает структурные перестройки населения муравьев. Этот подход хорошо зарекомендовал себя при анализе населения различных групп организмов (Равкин, 1977; Омельченко, 1996). Наибольший «процент несогласия» (1.3) выявлен между населением открытых и лесопокрытых местообитаний. Почти столь же значимо различие составов муравьев естественных лесонасаждений при сильном рекреационном прессе или расположенных у троп от такового в подобных станциях, но с умеренной степенью рекреации или в отдалении от троп (1.19). Сравнительно небольшие различия в составе видов муравьев наблюдаются в лесонасаждениях при слабой или умеренной степени рекреа-

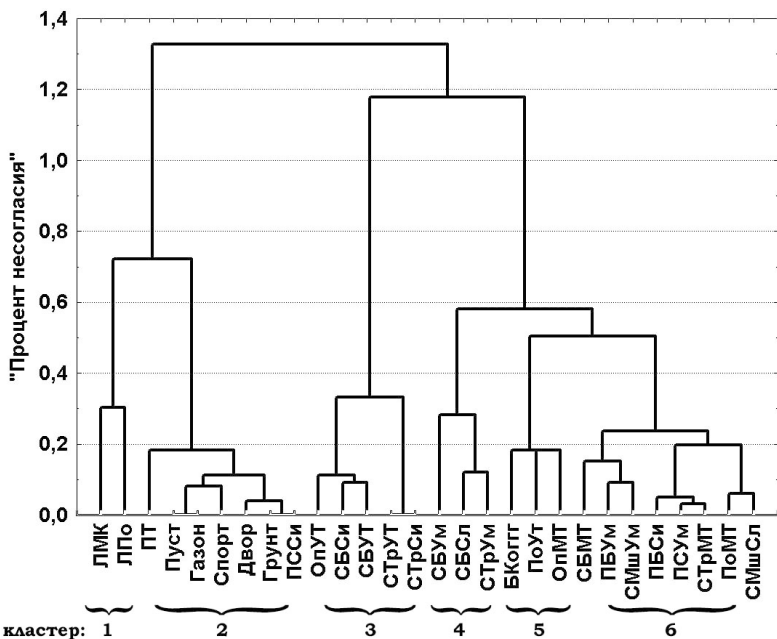


Рис. 1. Классификационная дендрограмма группировок муравьев.

Условные обозначения: станции: «ЛМК» – луг межколковый. «ЛПо» – луговойменный.

«ПТ» – посадки тополя, пылезащитные полосы, сильный рекреационный пресс.

«Пуст» – пустыри с разнотравьем в зоне застройки. «Газон» – газоны разнотравные уличные.

«Спорт» – спортплощадки с гравийным покрытием в смешанном лесу.

«Двор» – дворовые территории с одиночными деревьями и кустарниками, фрагментарный травостой, сильный рекреационный пресс.

«Грунт» – грунтово-площадки в смешанном лесу. «ПССи» – посадки сосны, сильный рекреационный пресс.

«ОпУТ» – опушки смешанного леса, утроп. «СБСи» – сосново-березовый разнотравный лес, сильный рекреационный пресс.

«СБУТ» – сосново-березовый разнотравный лес, утроп. «СТрУТ» – сосняк травянистый, утроп.

«СТрСи» – сосняк травянистый, сильный рекреационный пресс. «СБУМ» – сосново-березовый разнотравный лес, умеренный рекреационный пресс.

«СБСл» – сосново-березовый разнотравный лес, слабый рекреационный пресс. «СТрУМ» – сосняк травянистый, умеренный рекреационный пресс.

«БКоГ» – березовые колки, умеренный рекреационный пресс. «ПоУт» – поляны в смешанном лесу, утроп. «ОпМТ» – опушки смешанного леса, меж троп.

«СБМТ» – сосново-березовый разнотравный лес, меж троп. «ПБУМ» – посадки, береза, умеренный рекреационный пресс.

«СМШУМ» – сосняк мшисто-ягодниковый, умеренный рекреационный пресс. «ПЕСи» – посадки, береза, сильный рекреационный пресс.

«ПСУМ» – посадки, сосна, умеренный рекреационный пресс. «СТрМТ» – сосняк травянистый, меж троп.

«ПоМТ» – поляны в смешанном лесу, меж троп. «СМШСл» – сосняк мшисто-ягодниковый, слабый рекреационный пресс.

1 – 6 – кластеры, объединяющие станции, в которых группировки видов муравьев имеют процент несогласия менее 0.35.

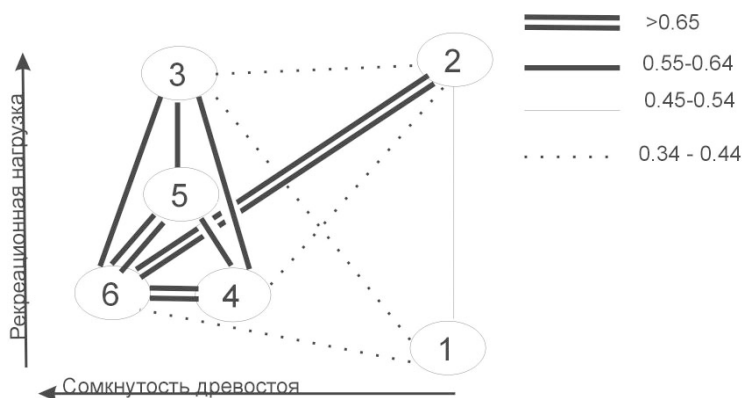


Рис. 2. Граф степени сходства стациальных группировок муравьев.
 Условные обозначения: 1 – 6 – кластеры.
 Толщина линий указывает на степень сходства.

ционного пресса (0.1-0.3). Посадки тополя и посадки сосны с сильной рекреационной нагрузкой и низкой степенью затенения входят в кластер №2 открытых антропотрансформированных местообитаний и имеют значительное сходство (0.10-0.19). Сильно различаются составы открытых местообитаний с умеренной и с сильной степенью антропогенной трансформации травостоя (кластеры №1 и №2: 0.72)

Влияние на видовые составы муравьев происхождения древесных насаждений зависит от породного состава древостоя и степени рекреационного пресса, но в основном состав древостоя не влияет на формирование населения муравьев (различия всегда менее 0.35).

В пределах лесных участков, виды муравьев группируются независимо от состава древостоя, а, в основном, в зависимости от степени рекреационного пресса и состояния травостоя. Оказывается, что состояние травостоя более значимо для видового богатства, чем освещенность, так как видовые наборы муравьев сосново-березовых разнотравных участков в позициях «у троп» и «меж троп» более отличаются (1.19), чем в позициях «меж троп» «поляны» (0.5).

Состав группировок муравьев варьировал от 2 до 17 видов. Минимальный состав видов отмечен у группировок муравьев, обитающих в стациях, где выделенные факторы действуют или в минимальной или в максимальной степени. На территории со слабой степенью рекреации, с сильным затенением наземного яруса и слабым развитием травостоя (например, в сосняке мшисто-ягодниковом, при слабой рекреационной нагрузке – 2 вида, *Lasius flavus*, *Myrmica rubra*). На сильно измененных

человеком дворовых территориях с фрагментарным травостоем, с минимальным затенением – 2 вида, *L. niger*, *Tetramorium caespitum*. При этом доминируют виды из класса часто встречающихся. Сравнительно богатые видами группы муравьев, включающие как часто, так и редко встречающиеся, отмечены в пределах стаций, характеризующихся действием факторов «средней силы».

Наибольшее число редко встречающихся видов муравьев отмечено в стациях с умеренной степенью рекреационного пресса, с разреженным разнотравьем: на лугах межколковых (8 видов), и в сосново-березовых насаждениях (5 видов).

Ориентация графа в выделенных комплексных факторах (рис. 2) доказывает, что структурные перестройки населения в основном вызваны усилением рекреационной нагрузки и изменениями сомкнутости древостоя. Сила связей между кластерами лесистых местообитаний имеет наибольшие значения, что отражает наличие максимальной близости их населения.

ECOLOGICAL FACTOR INFLUENCE ON FORMATION OF ANT HABITAT GROUPS

N.M. Bugrova¹, V.V. Molodtsov²

¹Institute of Animal Systematics and Ecology, SB RAS, Novosibirsk

²Novosibirsk State University

vv@fen.nsu.ru

The influence of ecological factors on formation of ant habitat groups has been studied with the use of methods of multivariate statistics. Recreation press predominates over wood species composition.

МУРАВЬИ И ЗАЩИТА ЛЕСА

Материалы XII Всероссийского мирмекологического симпозиума,
Новосибирск, август 2005 г.

ANTS AND FOREST PROTECTION

Materials of the XII All-Russian Myrmecological Symposium,
Novosibirsk, August 2005

СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА МИКРОБИОЛОГИЧЕСКОЙ АКТИВНОСТИ СЕРЫХ ЛЕСНЫХ ПОЧВ ПОД МУРАВЕЙНИКАМИ *LASIUS NIGER*

*М.В. Голиченков, А.Л. Нейматов, Ю.В. Закалюкина,
А.В. Кирюшин, А.С. Терехов*

*Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова,
факультет почвоведения
affen@mail.ru*

Муравьи, как типичные почвообитающие представители полевых стадий, являются одним из видов почвенной фауны, определяющих развитие экосистемы..

В настоящее время малоизученным остается вопрос влияния жизнедеятельности муравьев на биологические и физико-химические свойства почв различных естественных и сельскохозяйственных угодий в сезонном аспекте.

В настоящей работе исследовали сезонные изменения ряда свойств серых лесных почв Рязанской области под влиянием муравьев *Lasius niger*. Объектами исследования служили образцы почвенных горизонтов, расположенных непосредственно под муравейником, надпочвенной части муравейника – «купола» и образцы из контрольного разреза. Образцы отбирали в пределах площадки 10x10 м, расположенной на пологом склоне южной экспозиции, в начале (первые числа мая), середине (конец июля) и конце (конец сентября) вегетационного периода. В образцах газохроматографическим методом определяли потенциальные показатели микробиологической активности: интенсивность процессов азотфиксации, денитрификации, метаногенеза и эмиссии углекислого газа. pH водных суспензий образцов определяли потециометрически.

В начале вегетационного периода достоверное понижение уровня актуальной кислотности в муравейнике, по сравнению с контрольной почвой, видимо, обусловлено дыханием насекомых. Вопрос о нормализации муравьями уровня кислотности своего жилища по сравнению с вмещающей почвой остаётся открытым.

По величинам потенциальной активности азотфиксации и денитрификации верхние горизонты почвы под муравейником существенно от-

личаются от контрольной почвы (в верхнем горизонте различия достигают порядка). Значения показателей потенциальной дыхательной и метаногенной активности бактерий в контроле и под муравейником в ряду сезонной динамики различались незначительно.

Динамика потенциальных значений дыхания, азотфиксации и денитрификации существенно изменяется при развитии муравейника в течение вегетационного периода. Сезонная динамика потенциального метаногенеза слабо зависит от наличия муравейника.

Пространственно-временное варьирование химических и биологических показателей почв в условиях существования муравейника говорит о необходимости более детального динамического (желательно в полевых условиях) контролирования процессов.

На основании проведённых исследований, муравейники можно рассматривать как центры, влияющие на физико-химические и биологические свойства почвы.

ANNUAL DYNAMICS OF MICROBIOLOGICAL ACTIVITY OF GRAY-FOREST SOILS UNDER INFLUENCE OF *LASIUS NIGER* ANT-HILLS FORMING

*M.V. Golichenkov, A.L. Neymatov, Yu.V. Zakalukina,
A.V.Kiriushin, A.S.Terekhov*

*Moscow Lomonosov State University, Soil science dept.
affen@mail.ru*

The microbiological and chemical characteristics of gray-forest soils influenced by ant-hills activity have been studied in present work. Respiration and nitrogen fixation activities have been changed significantly under the influence of ant-hills.

МУРАВЬИ И ЗАЩИТА ЛЕСА

Материалы XII Всероссийского мирмекологического симпозиума,
Новосибирск, август 2005 г.

ANTS AND FOREST PROTECTION

Materials of the XII All-Russian Myrmecological Symposium,
Novosibirsk, August 2005

ВЛИЯНИЕ СЕВЕРНОГО ЛЕСНОГО МУРАВЬЯ (*Formica aquilonia* Yarrow.) НА ВИДОВОЙ СОСТАВ И РАЗВИТИЕ РАСТЕНИЙ ВОЗЛЕ МУРАВЕЙНИКА

В. К. Дмитриенко, Н. Л. Людвиг
Красноярский государственный университет
bgc@lan.krasn.ru

Муравьи от других групп лесных насекомых отличаются не только общественным образом жизни, но и устойчивой приуроченностью к определенным местообитаниям, четко фиксируемой их многолетними гнездами. Многие виды муравьев наших лесов являются почвенными обитателями, поэтому они оказывают значительное влияние на физические и химические свойства почвы, тем самым, воздействуя и на растительный состав ценоза.

Исследования проводились в окрестностях г. Красноярска в березняке разнотравном и сосняках осочково-разнотравном и разнотравном. На основе собранных материалов было проведено количественное и качественное сравнение флор муравейников с травостоем прилегающих к гнездам территорий.

Из 65 видов высших растений (21 семейство), произрастающих возле муравейников в сосняке разнотравном, только 12 видов из 6 семейств встречаются на гнездах. В сосняке осочково-разнотравном из 26 видов (14 семейств) – 9 видов из 6 семейств, а в березняке из 29 видов растений (13 семейств) на земляном валу обнаружено 15 видов из 10 семейств. В травяном покрове лесного фитоценоза доминируют растения семейств *Rosaceae* (17%), *Asteraceae* (14%), *Fabaceae* (12%), *Poaceae* (11%), *Ranunculaceae* (9%). На гнездах характерно преобладание семейств *Fabaceae*, *Poaceae*, *Rosaceae*. Не отмечены представители семейств *Asteraceae*, *Ranunculaceae*, *Boraginaceae*, *Caryophyllaceae*, *Hypolepidaceae*.

Среди жизненных форм в сосняке разнотравном преобладают гемикриптофиты (50%), меньше криптофитов (25%). В сосняке осочково-разнотравном в равной мере (44.5%) присутствуют обе группы. В березняке более многочисленны (53.3%) криптофиты. В исходном древостое доминируют гемикриптофиты. Остальные группы фанерофиты,

Таблица 1. Коэффициенты сходства видового состава растений на муравейниках и на прилежащих территориях, вычисленные по формулам Шимкевича-Симпсона (K_{szs}) и Кульчинского (K_k)

№ гнезда	K_{szs}	K_k
1	1.00	0.65
2	0.83	0.57
3	0.86	0.61

хамефиты представлены одним видом на муравейнике. Все растения на гнездах принадлежат к мезофитной экологической группе.

При сравнении травостоев муравейников и 5-метровой зоны с помощью индексов общности Шимкевича-Симпсона и Кульчинского (табл.1) были выявлены небольшие различия между этими территориями. Так как индекс Шимкевича-Симпсона указывает на производность одной флоры от другой (травостоя муравейника от окружающего) следует, что растительные сообщества на гнезде муравьев сформировались за счет растений одного фитоценоза. В то же время коэффициент Кульчинского свидетельствует о том, что растения и, возможно, муравьи проявляют некоторую избирательность в образовании растительного сообщества.

При оценке обилия растений (табл.2) на муравейнике и около него выделяются три группы, по-разному реагирующие на место произрастания. Первую группу составляют виды, обилие которых на муравейнике значительно выше, чем в окружающем сообществе. К ним относятся подмаренник (*Galium boreale* L.), шиповник (*Rosa acicularis* Lindl.), таволга (*Spiraea salicifolia* L.). Вторая группа – растения, обилие которых очень близко или равно их обилию в прилегающем к муравейнику сообществе. Это осока (*Carex macroura* Meinsh.), костяника (*Rubus saxatilis* L.), злаки (*Elytrigia repens* (L.) Nevski, *Deschampsia caespitosa* (L.) Beauv.). В третью входят виды, обильность которых мала, или они являются слабо вегетирующими.

При сравнении с помощью индекса Кульчинского растительности на муравейниках оказалось, что сходство травостоев зависит от величины схожести окружающих фитоценозов. Так, при изменении индекса общности основных сообществ с 0.78 до 0.94, величина общности травостоев муравейников увеличивается от 0.59 до 0.72.

Таким образом, травостой гнезда муравьев представляет собой неполную копию фитоценоза, с большим отклонением в количественном соотношении видов растений.

Из травянистых растений доминирующим видом на земляному валу муравейников является подмаренник борельный (*Galium boreale*). На его долю здесь приходится до 51% от общей численности произрастающих трав. По мере удаления от гнезд обилие снижается и на рассто-

Таблица 2. Оценка обилия растений на гнездах в сосняке разнотравном.

№ гнезда	Растения травостоя	По валу гнезда	Около гнезда
1	<i>Carex macroura</i>	N	N
	<i>Deschampsia caespitosa</i>	N	C
	<i>Elytrigia repens</i>	N	N
	<i>Galium boreale</i>	M	N
	<i>Rosa acicularis</i>	C	P
	<i>Sanguisorba officinalis</i>	S	S
	<i>Spirea salicifolia</i>	N	P
	<i>Vicia megalotropis</i>	S	P
2	<i>Carex macroura</i>	C	N
	<i>Deschampsia caespitosa</i>	N	N
	<i>Galium boreale</i>	M	N
	<i>Lathyrus pratensis</i>	S	P
	<i>Mainthemum biflorum</i>	S	P
	<i>Rosa acicularis</i>	C	P
	<i>Rubus saxatilis</i>	N	N
	<i>Spirea salicifolia</i>	N	P
	<i>Trifolium lupinaster</i>	P	N
	<i>Vicia megalotropis</i>	S	P
3	<i>Carex macroura</i>	P	P
	<i>Elytrigia repens</i>	N	N
	<i>Deschampsia caespitosa</i>	P	P
	<i>Galium boreale</i>	M	N
	<i>Lathyrus pratensis</i>	S	P
	<i>Mainthemum biflorum</i>	S	S
	<i>Rubus saxatilis</i>	S	P
	<i>Sanguisorba officinalis</i>	S	S
	<i>Trifolium lupinaster</i>	P	N

Примечание: М – массово (более 40%), С – обильно (25-40%), N – умеренно (10-25%), P – мало (5-10%), S – единично (менее 5%).

янии 3-3.5 м не превышает 19% (в сосняке) – 25.6% (в березняке). Представленность костяники и герани наибольшая на расстоянии 1-1.5 м (7.7 и 17%, соответственно). Эти виды, как и подмаренник, нитрофилы. Следовательно, влияние муравейника на химический состав почвы сказывается и на некотором удалении от него. Горошек (*Vicia unijuga* A.Br. и *V. silvatica* L.) чаще встречается на расстоянии 1-1.5 (18.4% от общего обилия трав в березняке и 28% в сосняке). Данные представители бобовых сами фиксируют азот, благодаря бактериям р. *Ryuzobium*, поэтому они в меньшей степени требовательны к плодородию почвы. Доля фиалок (*Viola mirabilis* L., *V. uniflora* L.) возрастает на расстоянии 2-2.5 м. В березняке на муравейнике отмечено 10% от общего обилия, на расстоянии 2 м – 34.7%, что определяется использованием присемянников этих растений как источника корма и последующим удалением данных мирмекохорных растений из гнезд. Подоб-

Таблица 3. Высота подмаренника в березняке разнотравном, см

Расстояние	Экспозиция					
	Север			Юг		
	М	М	V, %	М	м	V, %
Вал	53.8	0.6	4	50.2	0.8	5
1 м	48.8	2.4	17	40.5	1.4	12
2 м	41.2	1.9	16	39.5	3.3	28
3 м	32.5	1.9	21	35.3	2.1	21
4 м	31.0	2.2	25	33.5	2.0	21

ная закономерность выявлена и для майника двулистного (*Mainthemum bifolium* L.). Следует отметить, что *V. silvatica* и *V. mirabilis* являются неморальными реликтами, поэтому они представлены на богатых минеральными и органическими веществами почвах муравейников и прилежащих к ним территорий.

Измерение высоты доминирующего на валу гнезд муравьев подмаренника показало, что в данных условиях растения отличаются наибольшим ростом (табл.3). Подмаренник выше в сосняке. Так, на валу этот показатель составил с южной стороны 61.3 ± 2.8 см., с северной – 64.0 ± 2.0 см. Как следует из приведенных данных, с южной стороны гнезда подмаренник ниже, что обусловлено не только температурой на поверхности постройки, но и обилием камер с расплодом на прогреваемой стороне муравейника.

На земляном валу отмечены более ранние сроки зацветания подмаренника, майника, кровохлебки, шиповника. Выявлено, что прирост у шиповника, произрастающего на муравейнике, существенно больше, чем на удалении в 2-3 м (36.0 ± 3.2 и 20.9 ± 1.0 см, соответственно).

Таким образом, в результате почвообразующей деятельности муравьев на гнездах и вокруг них складываются благоприятные условия для развития растений. Плодородие почвы является важным фактором формирования растительности. Повышенное содержание азота в почве около муравейников определяет доминирование видов нитрофилов.

FORMICA AQUILONIA YARROW. INFLUENCE ON VEGETATION SPECIES COMPOSITION AND PLANT GROWTH NEAR ANTHILL

V.K. Dmitrienko, N.L. Ludvig
Krasnojarsk State University
bgc@lan.krasn.ru

МУРАВЬИ И ЗАЩИТА ЛЕСА

Материалы XII Всероссийского мирмекологического симпозиума,
Новосибирск, август 2005 г.

ANTS AND FOREST PROTECTION

Materials of the XII All-Russian Myrmecological Symposium,
Novosibirsk, August 2005

РЕАЛЬНЫЕ И МНИМЫЕ ПРОБЛЕМЫ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ МУРАВЬЕВ В БИОЛОГИЧЕСКОЙ ЗАЩИТЕ ЛЕСА

А.А. Захаров

Институт проблем экологии и эволюции РАН, Москва
ferda@bk.ru

Рыжие лесные муравьи (группа *Formica rufa*) играют важную положительную роль в жизни леса. Они эффективно защищают древостои от многих опасных хвое- и листогрызущих вредителей, обеспечивают увеличение численности других лесных энтомофагов, являются активными почвообразователями, способствуют расселению многих видов лесных растений, служат пищей и поддерживают численность певчих птиц и боровой дичи и др. (Wellenstein, 1965; Gцsswald, 1970, 1990). Совокупный эффект от обитания рыжих лесных муравьев для леса выражается в увеличении продуктивности и росте биологической устойчивости лесного сообщества и в сохранении его биологического разнообразия. Стала очевидной необходимость сохранения рыжих лесных муравьев и открылись перспективы их искусственного расселения в другие насаждения.

О полезной роли муравьев в лесу известно давно. В ряде европейских государств приняты специальные законы по охране этих насекомых. В Российской Федерации в 1973 г. решением Совета Министров РСФСР были введены таксы по возмещению ущерба лесному хозяйству разорением муравейников. Все эти позиции неоднократно подтверждались в последующие годы. В настоящее время действуют таксы за разорение муравейников, утвержденные Постановлением Правительства Российской Федерации № 388 от 21 мая 2001 г.

Мультифункциональная положительная роль муравьев в лесу, их общее благоприятное воздействие на сообщество никогда не вызывали сомнений. Именно так всегда рассматривали проблему основатели и разработчики научно-прикладного направления использования муравьев в лесу (Gцsswald, 1951, 1990; Wellenstein, 1965). В этом же ключе постоянно работали и отечественные мирмекологи – В.И.Гримальский, В.К.Дмитриенко, В.Ю. Маавара, П.И. Мариковский и др. Следует отме-

тить, что лесозащита как таковая никогда не сводилась к истребительным мероприятиям. Она всегда включала в себя комплекс лесохозяйственных и биотехнических мероприятий, направленных на оздоровление лесных насаждений и повышение их биологической устойчивости (Воронцов, 1966, 1984).

Для успешного решения научных и прикладных задач потребовались углубленные знания биологии муравьев: морфогенеза и поведения, процесса естественного расселения, формирования и развития отдельных муравейников и их комплексов, гнездостроения, использования муравьями территории и специфики их взаимодействия с различными насекомыми-жертвами, фенологии отдельных видов, их зональному и биотопическому распределению и т.д. Усилиями многих исследователей из разных стран был получен огромный объем информации по самым разным сторонам жизни муравьев р. *Formica*, которые благодаря своей ценотической значимости стали одной из наиболее изученных групп насекомых. Эти знания стали основой для разработанных методов изучения и искусственного расселения муравьев, вылившихся в практические рекомендации, методические сводки и учебные курсы (Длусский, Смирнов, 1968; Захаров, 1974; Катаев, Шендерова, 1983; Арнольди и др., 1979; Мамаев, 1985; и др.). Оригинальные методы искусственного переселения были разработаны не только для *Formica s.str.*, но и для тонкоголового (Дмитриенко, Петренко, 1971) и псчаных (Энтин, Гримальский, 1982) муравьев.

Практическое применение муравьев в биологической защите леса началось как у нас, так и в Западной Европе в конце тридцатых годов XX века, а его пик пришелся на 50-е – 70-е годы. При этом внимание специалистов по защите леса было сконцентрировано на роли муравьев как энтомофагов в очагах массового размножения вредителей леса и переселении муравьев в такие очаги. В эти годы были выполнены крупномасштабные переселения муравьев в Италии и ФРГ, произведена интродукция *Formica lugubris* из Альп в Канаду (Finnegan, 1975), началось использование муравьев в комплексно-очаговом методе защиты леса (Koehler, 1976). Десятки тысяч искусственных отводков были переселены в эти же годы в Европейской части России, Украине, Белоруссии, Прибалтике. Успешность переселений была прямо связана с квалификацией исполнителей. Приживаемость отводков, переселенных специалистами, составляла 80-90%, тогда как у неспециалистов редко превышала 60% (Захаров, 1974; Маавара, 1979; Gösswald, 1981). Поэтому в 60-е – 80-е годы в лесных регионах России было проведено около 150 школ-семинаров по биологии и технике расселения муравьев, а также введены специальные учебные курсы по муравьям в программы лесных вузов и техникумов.

Выраженный акцент в 50-е – 60-е годы на роль муравьев как энтомофагов и прямой защите ими насаждений от хвое- и листогрызущих вредителей был в целом не случаен и объективно обусловлен рядом

причин. Во-первых, в эти годы по всей Европе, включая Европейскую часть СССР, происходили крупномасштабные массовые размножения опасных лесных вредителей, наносившие огромный ущерб лесному хозяйству. Во-вторых, для химической защиты леса тогда использовались ДДТ и ГХЦГ, которые не подавляли всплеск вредителей, но нанесли колоссальный ущерб полезной энтомофауне и позвоночным леса. В-третьих, в это время технологии использования энтомофагов, комплексно-очагового и интегрированного методов находились еще в стадии разработки, а микробиометод делал лишь только первые шаги. Наконец, общая экологическая обстановка была еще вполне благоприятной, что выражалось, в частности, в достаточно высокой численности муравьев *Formica* в лесах. В этих условиях муравьи как энтомофаги стали естественной альтернативой безоглядным химобработкам. Многочисленные примеры эффективной защиты муравьями *Formica s.str.* насаждаемых ими насаждений от вредителей служили и служат подтверждением правомочности и такой постановки вопроса. Важным доводом в пользу искусственных переселений муравьев были дешевизна метода, а также способность создаваемых комплексов муравейников к саморазвитию. Муравьи – это не просто средство разовой борьбы. Способность муравейников к саморазвитию, почкованию семей и самостоятельному расселению по насаждению позволяют проводить колонизацию насаждений с минимальными затратами, обеспечивая сохранность и благополучие лесных сообществ в течение многих лет.

Внедрение этих разработок в практику лесозащиты стало возможным благодаря объединению усилий лесохозяйственных организаций, Всероссийского общества охраны природы и науки. С 1971 г. в течение 25 лет под эгидой Министерства лесного хозяйства и ЦС ВООП проводилась Всероссийская операция «Муравей» (Гарбар, 1988; Каплан, 1992). В основные задачи операции «Муравей» входили распространение знаний о муравьях, обоснование и реализация постоянно действующей системы мероприятий, направленной на сохранение муравьев в лесах России. Помимо лесхозов и отделений ВООП в этой Операции принимали участие несколько тысяч школьных лесничеств и биологических кружков, что способствовало становлению самой системы школьных лесничеств и активизации их деятельности. В ходе Операции были взяты на учет и под охрану десятки тысяч комплексов муравейников. Кроме того, в лесных регионах России организовано около 80 мирмекологических заказников. Использование муравьев в биометодике и операция «Муравей» стимулировали активизацию и расширение тематики мирмекологических исследований и вовлечение в круг изучаемых объектов все новых видов, а также обеспечили условия для обстоятельного изучения других аспектов биологии муравьев и их ценотических связей.

Тем не менее, в 70-е – 80-е годы отношение к искусственным переселениям начало резко меняться на негативное. Это также было обус-

ловлено вполне объективными причинами, которые, однако, никак не были связаны ни с переоценкой роли муравьев в лесу, ни с недостаточностью фундаментальных или методических разработок. Переселения муравьев стали нерациональными в силу совсем других обстоятельств, – это экологический кризис и, применительно к России, кризис лесного хозяйства, развивающийся и по настоящее время. Ведущими факторами деградации лесов и гибели в них полезной энтомофауны (в том числе и муравьев) стали различные химические загрязнения и бесхозяйственность. Последнюю, впрочем, нельзя ставить в вину конкретным лесохозяйственным организациям. Ведь численность лесной охраны, например в Подмосковье, сократилась за последние 50 лет почти в 10 раз, а оставшиеся лесники используются как разнорабочие и просто лишены возможности выполнять свои прямые служебные обязанности.

В последние десятилетия в результате резкого ухудшения состояния экологической среды, запущенности лесного хозяйства и увеличения рекреационных нагрузок численность полезных видов муравьев в лесах России стала резко сокращаться и упала в ряде регионов до критического уровня. Основными факторами снижения численности рыжих лесных муравьев в этот период являются:

1) токсикация почв, воды и всей среды обитания выбросами промышленных предприятий и автотранспорта, ядохимикатами, удобрениями и бытовыми отходами;

2) регулярное разрушение крупных, особо ценных для комплексов муравейников интродуцированными и размножившимися при содействии охотничьих хозяйств кабанами, разрушающими в течение зимы до 30% общего числа муравейников и до 80% маточных гнезд, оставшихся неогороженными;

3) истощение комплексов муравейников хищническим промыслом куколок, «мурашки» и муравьиного спирта, добываемых браконьерами самыми варварскими способами;

4) резкое сокращение пригодных для благополучного существования муравейников территорий в результате повсеместно возрастающей захламленности лесов, ухудшения их санитарного состояния и связанных с этим ухудшением дренажа и развитием под пологом леса рудеральной растительности;

5) механические разрушения гнезд в ходе рубок леса и при рекреационном использовании насаждений, гибель муравейников на лесосеках.

В результате совокупного действия этих негативных факторов численность муравьев в российских лесах постепенно сокращается, многие комплексы муравейников погибли, а значительная часть сохранившихся деградирует. Резко снизился расселительный потенциал уцелевших поселений. Так, вероятность достижения отводком размеров взрослого муравейника упала с 0.72 в 1970г. до 0.15 в 1995г., а вероятность

гибели выросла за тот же период с 0.20 до 0.82 (Захаров, 2001).

Эффективность муравьев как видов-эдикаторов прямо связана с их численностью.

Ожидать эффекта от деятельности муравьев можно только при условии защиты самих муравейников (уже имеющихся и переселенных нами) от уничтожения их при рубках леса, от разорения гнезд кабанам, браконьерами и скучающими отдыхающими. И, разумеется, нет смысла переселять муравьев в места, где они погибли из-за химических загрязнений среды, если такие загрязнения продолжаются (Захаров, 1991б). Современные социально-экономические и экологические реалии не снимают вопроса о роли и потенциальных возможностях муравьев как важного фактора защиты леса, повышения его продуктивности и биологической устойчивости. Но они ставят перед нами новые задачи, решение которых необходимо для восстановления эффективности лесных муравьев в этом качестве.

Для сохранения полезных лесных муравьев срочно необходимо проведение комплекса целенаправленных мероприятий. В противном случае лесное хозяйство страны на многие годы утратит муравьев как эффективный биологический ресурс, обеспечивающий здоровье и продуктивность леса, а целые популяции и даже виды окажутся на грани исчезновения. Для этого, помимо юридических актов и отлова браконьеров, необходимо выполнение ряда требований при ведении хозяйственной деятельности: сохранение оптимальных для муравьев биотопов, уничтожение которых в длительной перспективе могут быть более опасными, чем механическое повреждение гнезд; защита гнезд от зоо-генных повреждений огораживанием и контроль численности кабанов; безусловный предварительный вывоз муравейников с лесосек; целевая поддержка имеющихся и организация новых мирмекологических заказников. Для обеспечения данных условий необходима реанимация действенного лесного хозяйства хотя бы в лесах I и II групп.

Вклад мирмекологии в обеспечение выживания и эффективности муравьев в лесу заключается в разработке научных основ и методической базы мероприятий по сохранению полезных лесных муравьев как ценного биологического ресурса повышения продуктивности и биологической устойчивости лесов, а также в активном внедрении этих разработок в практику. К числу наиболее актуальных в данном аспекте научных задач можно отнести:

А) Поведенческие и структурные адаптации муравьев к аномальным условиям обитания; специфика развития муравейников в различных условиях; взаимодействие муравьев и растительности на их гнездах; популяционная биология видов и миграционные процессы в поселениях муравьев.

Б) Специфика воздействия различных антропогенных факторов на лесных муравьев; устойчивость поселений разных видов муравьев к

антропогенной трансформации среды и различным формам ее загрязнения; «минимальная экология» видов; анализ причин деградации поселений муравьев в современных условиях.

В) Роль муравейников как узловых структур и механизмы их воздействия на животное население и растительность; организация многовидовых сообществ муравьев и их трансформация в антропогенных условиях; пути сохранения видового разнообразия муравьев.

Г) Адаптация имеющихся принципиальных разработок по биологии, ценотической роли, методам использования и сохранения муравьев к региональной специфике и к современным экологическим условиям.

Обеспечение этих задач требует оперативной разработки целого ряда методических вопросов: биотехнических методов поддержания муравейников; методов стимуляции почкования крупных одиночных муравейников; современной технологии вывоза гнезд с лесосек; региональных систем резерватов для сохранения полезной энтомофауны леса. Как обязательные элементы научно-методической программы должны быть разработаны методы диагностики состояния муравейников разных видов и мониторинга муравьиных поселений, в том числе и как индикаторов состояния среды их обитания.

REAL AND WOULD-BE PROBLEMS OF ANT USE IN BIOLOGICAL FOREST PROTECTION

A.A. Zakharov

*Severtsov Institut of Ecology and Evolution, RAS, Moscow
ferda@bk.ru*

Wood ants, especially *Formica* s. str., are known to play importance multifunctional roles in forest life. The red wood ants are long being used for biological forest protection. In the present environmental conditions, the conservation and rehabilitation of ants as an important resource for increasing both the production and the biological stability of forest communities is a complex problem requiring the solution of a number of actual organizational, scientific and technological questions.

МУРАВЬИ И ЗАЩИТА ЛЕСА

Материалы XII Всероссийского мирмекологического симпозиума,
Новосибирск, август 2005 г.

ANTS AND FOREST PROTECTION

Materials of the XII All-Russian Myrmecological Symposium,
Novosibirsk, August 2005

НАЧАЛЬНЫЙ ЭТАП РЕКОЛОНИЗАЦИИ НАСАЖДЕНИЙ МУРАВЬЯМИ

Д.А. Калинин

*Институт проблем экологии и эволюции РАН, Москва
dmitry@ferret.ru*

Комплексы муравейников, образуемые рыжими лесными муравьями, в своем существовании проходят ряд последовательных этапов: формирования, роста и развития, стабилизированного состояния, депопуляции, деградации. Депопулировавшие комплексы, при условии сохранения определенного потенциала к развитию и при улучшении среды обитания, могут начинать восстанавливаться, а муравьи вновь осваивать утраченные охотничьи территории. Анализ комплексов на разных этапах состояния имеется в литературе (Захаров, 1991, 2003, Захаров, Калинин, 1998), тогда как процессы, происходящие при восстановлении поселений, не изучены. Целью настоящей работы является описание некоторых закономерностей в динамике размерных и структурных характеристик комплекса при его возрождении и анализ реакций семей такого комплекса на лимитирующие воздействия внешних факторов.

Материал и методы. Исследование проведено на комплексе муравейников *Formica aquilonia* Yagow «Квили», расположенном на территории мирмекологического заказника «Верхняя Клязьма» (Солнечногорский ОЛХ, Московская обл.) в период 1997-2004 гг.

Комплекс находится под регулярным наблюдением с 1966 г. Ежегодно проводили картирование жилых гнезд, кормовых и обменных дорог, регистрировали образование отводков, миграции гнезд, изменение числа дорог. Измеряли общую высоту гнезда и диаметр купола муравейника (d , см), по которому рассчитывали площадь основания купола, характеризующую мощность гнезда и комплекса (S_0 , м²). Повреждения гнезд оценивали в долях от единицы с учетом специфики поломки и указанием источников повреждения, подсчитывали суммарную степень повреждений за сезон.

История комплекса включает период роста и расселения (1966-1976), период массовых разрушений гнезд кабанями и общего ухудшения ус-

ловий обитания (1977-1988) и период депопуляции и фрагментации (1989-1996) (Захаров, Калинин, 1998).

Результаты и обсуждение. Восстановление модельного комплекса стало возможным благодаря улучшению лесопатологической обстановки на его территории. С 1996 г. снижается отравляющее действие городской свалки, расположенной в 3 км на Ю-З от комплекса (Хметьевский карьер), в результате чего прекратилось оглеение почвы и улучшился ее дренаж. Началось естественное очищение насаждений от валежа (образовавшегося после ветровалов в конце 1970-х – 1980-х гг.), осветление леса, снижение доли рудеральной растительности и др.

В 1997 г. комплекс состоял из трех зон, в которых оставались жилые гнезда (рис. 1). Наиболее благоприятной для муравьев была зона I, где располагалось 46 гнезд. В последующие годы биотопические условия здесь улучшались. Зона II включала 3 муравейника, в том числе два относительно крупные ($d=80-95$ см). Лесопатологическая обстановка здесь была хуже, а ее улучшение происходило медленнее, в результате гнезда этой зоны находились в состоянии стагнации до 2003 г. В зоне III условия обитания для муравьев оставались неблагоприятными, и последние муравейники в этой зоне погибли в 2000 г.

По динамике мощности комплекса период наблюдения разделяется на три выраженных временных отрезка: 1997-99 гг., 2000-02 гг. и 2003-04 гг. (рис. 2). В 2000 г. S_c увеличилась в 1.3 раза, а в 2003 г. – в 1.4 раза по сравнению с предшествующим годом. Изменение S_c не зависело от общего числа муравейников в комплексе, погодных условий и повреждений гнезд в годы наблюдения. Небольшое снижение S_c внутри выделенных отрезков объясняется все еще недостаточной устойчивостью составляющих комплекс семей. Несмотря на это, репродуктивный потенциал семей возрастал, и по достижении определенного критического уровня происходил рост муравейников и переходы их в более высокие размерные классы (табл. 1).

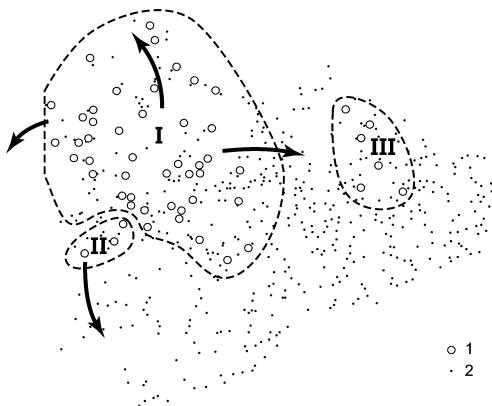


Рис. 1. Комплекс «Кевили». Границы зон в 1997 г. обозначены пунктирными линиями. Стрелками показаны векторы расселения муравьев в 1997-2004 гг. 1 – жилые гнезда в 1997 г.; 2 – все жилые гнезда за период 1966-2004 гг.

Рост S_c в значительной степени был обусловлен определенной группой муравейников – пулом базовых гнезд.

Таблица 1. Общие характеристики подопытного комплекса в 1997-2004 гг.

	1997	1998	1999	2000	2001	2002	2003	2004
Размерный класс d, см	Число гнезд в размерном классе							
I. ≤ 40	7	5	6	4	4	1	2	1
II. 45-60	16	17	18	15	16	22	18	22
III. 65-80	20	20	20	16	15	10	17	12
IV. 85-100	8	10	9	12	11	10	9	9
V. 105-120	3	3	2	4	5	6	8	6
VI. 125-140	1	0	0	3	1	2	2	3
VII. > 145	0	0	0	0	1	0	3	2
Число жилых гнезд	55	55	55	54	53	51	59	55
Мощность комплекса S_c , M^2	22.3	21.5	20.6	25.9	25.0	24.0	34.0	30.4
Суммарное число колонн N_c	128	131	125	132	128	121	155	148
Средний диаметр купола d, см	68.4	67.6	66.3	73.6	73.9	73.2	80.0	78.6
Среднее число колонн в гнезде, n_{cm}	2.33	2.38	2.27	2.44	2.46	2.37	2.63	2.69

Данную группу составляли активно развивающиеся муравейники, значительно укрупнившиеся в 2000 и 2003 гг. и, при отсутствии сильных повреждений (>0.4), как минимум, сохранявшие свои размеры в течение всего учетного периода. Это 19 гнезд, из которых 10 играли ключевую роль в увеличениях S_c и в 2000, и в 2003 гг. В 2000 г. 89% прироста мощности комплекса приходилось на 16 гнезд из базового пула, в 2003 г. 64% прироста стало вкладом 13 базовых муравейников.

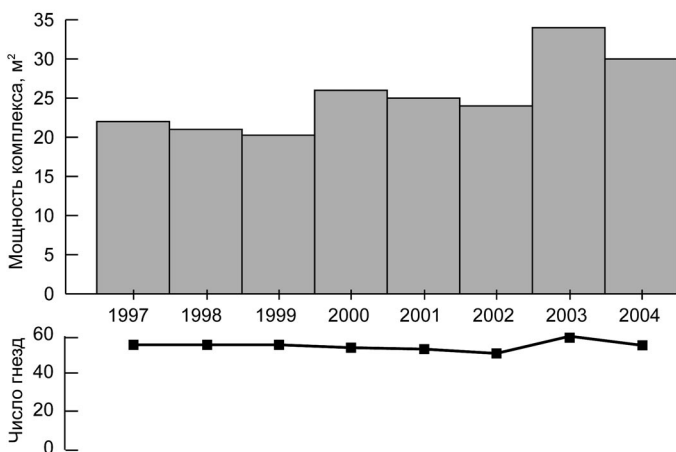


Рис. 2. Динамика мощности модельного комплекса в 1997-2004 гг. и изменение числа жилых гнезд.

Пул базовых гнезд составляли сохранившиеся, бывшие и ранее крупными 15-40-летние муравейники, которые в разные периоды играли важную роль в жизни поселения. В результате депопуляции населяющих их семей 12 базовых гнезд к 1997 г. оказались в III-IV классах и только 3 относились к V размерному классу.

Рост S_c сопровождался образованием новых колонн в крупных семьях. В 2000 г. новые колонны сформировались в 10 муравейниках, впервые за 8 лет в комплексе появился муравейник с 6 колоннами (входящий в базовую группу). В 2003 г. новые колонны образованы в 13 гнездах, в базовом пуле появилось 2 семиколонных муравейника. Суммарное число колонн (N_c) в поселении в этот год возросло до 155, или в 1.3 раза по сравнению с предыдущим годом.

Попытки образования новых отводков предпринимались крупными семьями ежегодно, однако успешными они оказывались только в годы усиления комплекса. За период 1997-2002 гг. было образовано 17 новых отводков, из них 70% вернулись в материнские гнезда в течение 1-2 лет. В 2000 г. за северную границу комплекса было выделено 4 отводка, которые оставались жилыми в 2004 г. Увеличение S_c в 2003 г. позволило базовым муравейникам образовать еще 4 новых отводка, к следующему году жилыми из них оставались 3.

Таким образом, пул базовых гнезд играл значительную роль не только в росте мощности комплекса, но и в образовании новых структурных единиц (колонн и отводков). Новые структуры образовывались как непосредственно в семьях базовых гнезд, так и при их участии (вселение колонн) в других муравейниках. Справедливо заключить, что базовый пул гнезд выполняет функцию накопления репродуктивного потенциала поселения и играет ключевую роль в его восстановлении.

Превалирующий вклад в S_c в разные годы определяли муравейники разных размерных классов: в 1997-99 гг. – III класса, в 2000-02 гг. – IV и V, в 2003-04 гг. – V и VI классов, что отражает устойчивую тенденцию активных муравейников к укрупнению.

Небольшие гнезда с $d < 65$ см (I-II классы) значимой роли в процессе регенерации комплекса не играли. До 2000 г. они составляли около 42% от общего числа жилых гнезд и являлись взрослыми деградировавшими муравейниками. Около 45% из них имели статус отводков благодаря сохранившимся связям с крупными гнездами, тогда как новые отводки возникали редко. Ежегодно часть гнезд II размерного класса пыталась расти, однако через 1-2 года большинство из них вновь уменьшались до исходного размера. Муравейники I класса были особенно уязвимыми; за период наблюдения в этом классе состояли 33 гнезда, из них 19 (57%) не росли и были покинуты муравьями в течение 1-3 лет, 10 гнезд (30%) увеличились в размерах, но 5 из них были также брошены через 1-2 года. Лишь 5 муравейников, которые получали регулярную поддержку от крупных гнезд-доноров, стабильно укрупнялись и оставались жилыми вплоть до 2004 г.

В предыдущей публикации (Захаров, Калинин, 1998) было показано, что на этапе деградации подопытного комплекса гнезда I-II классов составляли 40%, новых жизнеспособных отводков среди них не было. Таким образом, доля и социальный статус гнезд этих классов на начальном этапе возрождения комплекса сопоставимы с таковыми в деградирующем поселении, что говорит о слабом репродуктивном потенциале составляющих комплекс семей, недостаточным для стабильного роста, и сильной зависимости от влияния внешних факторов. Рост и развитие таких муравейников возможен лишь при участии гнезд-доноров.

Не последнюю роль в процессе восстановления комплекса играет способность муравейников быстро восстанавливаться после сильных (>0.4) повреждений. Эффективность и скорость восстановления муравейника, помимо прочего, зависит от того, обособлен он или связан с другими гнездами. Связанность муравейников оказывается важным фактором их сохранения и роста, что особенно важно для небольших семей.

Постоянно одиночные гнезда не образуют связей с другими взрослыми муравейниками; в прошлом они обычно входили в состав группировок, остальные члены которых погибли. Вымершая зона III целиком состояла из таких изолятов, а их число в зонах I и II к 2000 г. в разные годы составляло 8-12. Суммарно зафиксировано 8 случаев повреждений (>0.4) пяти изолированных гнезд в I и II зонах. Муравейники с $d < 75$ см в результате поломок погибали или их семьи целиком переселялись в расположенное поблизости изолированное гнездо. Гнездо с $d = 90$ см, в течение трех лет подвергавшееся серьезным поломкам, отреагировало выделением нескольких фрагментов.

Группировки состоят из родственных гнезд, между которыми существуют более-менее регулярные связи либо сохраняется возможность таких связей. Структурно они могут включать колонии, квазиколонии и одиночные гнезда, которые в определенных условиях способны оперативно устанавливать связи с другими членами своей группы. Модельный комплекс включает 7 группировок в зоне I (от 2 до 15 гнезд), в том числе 3 крупные и активно развивающиеся. Всего за 1997-2004 гг. зафиксировано 42 крупные поломки (25 гнезд, входящих в группировки). В 36 случаях (86%) поврежденное гнездо инициировало возникновение квазиколонии. Муравьи восстанавливали поврежденные гнезда до исходного или большего размера в течение текущего сезона в 22 случаях (52%), в течение следующего года – в 5 (12%). Только в 3 случаях после поломок муравьи бросали гнездо и строили новое. Характерно, что судьба поврежденных гнезд – членов группировок не зависела от их размера.

Определенное положительное значение в реколонизации муравьями насаждений имела фрагментация семей, причинами которой явля-

лись серьезные поломки гнезд кабанями, браконьерами, а также механические повреждения. Всего за период наблюдения зафиксировано 17 случаев фрагментации (13 гнезд), в результате которой образовалось 26 вторичных гнезд-фрагментантов. В течение нескольких лет после фрагментации 9 муравейников воссоединились, 5 погибли. 12 фрагментантов (46%) не реинтегрировались, но успешно развивались и росли. Все они образовались в процессе дезинтеграции активно растущих муравейников и имели не менее двух колонн. Фрагментация активных муравейников может способствовать более оптимальному освоению муравьями территории (Захаров, 2003), что и происходило в данном комплексе. Сравнение судьбы новообразованных отводков и гнезд-фрагментантов позволяет предположить, что на данном этапе жизни комплекса фрагментанты оказываются более устойчивыми и жизнеспособными, а процесс фрагментации играет более значимую роль по сравнению с образованием новых отводков в реколонизации муравьями лесных насаждений.

Семьям модельного комплекса удалось избежать полной деградации и восстановить репродуктивный и расселительный потенциалы. Это проявилось в возрождении пула крупных гнезд, процессе образования новых колонн и отводков и начале реколонизации ранее утраченных территорий.

Автор благодарит Захарова А.А. за предоставленные данные, помощь в трактовке результатов и сделанные замечания. Работа поддержана РФФИ (03-04-49063) и программой Биоресурсы ООБ РАН (проект № 2.3.2).

INITIAL STAGE OF FOREST RECOLONIZATION BY ANTS

D.A. Kalinin

*Severtsov Institut of Ecology and Evolution, RAS, Moscow
dmitry@ferret.ru*

The initial stage of recovery of *Formica aquilonia* 's colony is described. The situation in the colony has been stabilized by ants after prolonged period of depopulation and degradation and the process of colony revival has been started. This process has been accompanied by the recovery of pool of large and active ant hills, increasing numbers of foraging routs, renewal of branching of the routs formation and the beginning of recolonization.

МУРАВЬИ И ЗАЩИТА ЛЕСА

Материалы XII Всероссийского мирмекологического симпозиума,
Новосибирск, август 2005 г.

ANTS AND FOREST PROTECTION

Materials of the XII All-Russian Myrmecological Symposium,
Novosibirsk, August 2005

ДИНАМИКА ПЛОТНОСТИ ПОСЕЛЕНИЯ МУРАВЬЕВ НА ГАРЯХ СОСНОВЫХ БОРОВ АЛТАЙСКОГО КРАЯ

И.В. Кудряшова

Алтайский государственный университет

irikudr@mc.dcn-asu.ru

В 1998-99 годах для изучения динамики восстановления лесных экосистем после катастрофических пожаров 1997 года сотрудниками Алтайского государственного университета при поддержке Алтайского управления лесами на месте крупномасштабных гарей в лесах Приобья (Бобровское и Среднеиньское лесничества) и ленточных борах (Волчихинское и Угловское лесничества) были заложены мониторинговые полигоны, которые представляют собой площади размером 3 га в однотипных участках леса на горельниках и в не пройденных пожаром древостоях. На гари Бобровского лесничества сформировалось разнотравное сообщество, являющееся этапом пирогенной сукцессии орляково-хвощевого сосново-березового леса (контроль). Фитоценоз гари Среднеиньского лесничества – орляково-снытевое сообщество сосново-березового леса, на контрольной площади располагается зеленомошно-брусничный сосновый бор с подростом березы и осины. Указанные полигоны расположены в среднелесостепной зоне.

Мелколепестниково-осоковое сообщество горельника Волчихинского лесничества является этапом пирогенной сукцессии сухого лишайникового соснового бора (контроль). Фитоценоз горельника Угловского лесничества представлен мелколепестниково-верблюдково-осоковым сообществом, контрольный участок – полынно-злаково-осоковым сосняком, вторичным по отношению к мохово-лишайниковому бору вследствие часто повторяющихся пожаров. Оба полигона расположены в засушливо степной зоне.

Материалом для исследований послужили сборы муравьев, полученные традиционными методами (Резникова, Бугрова, 1989) в лесах Приобья с 1999 по 2002 год, в ленточных борах – с 1998 (Угловское лесничество) по 2004 год. Площадь учетных площадок 5х5 м. В данном сообщении представлены результаты по динамике плотности поселения видов, играющих наиболее заметную роль на начальных эта-

пах пирогенной сукцессии мирмекофауны в исследованных лесонасаждениях.

Всего на мониторинговых полигонах на данный период обнаружено 26 видов муравьев, из них 22 в приобских борах, 21 в ленточных. Выделены виды, которые встречаются как на гари, так и в контроле всех изученных территорий (100%). Это *Tetramorium caespitum* L., *Lasius flavus* F., *Formica cunicularia* Latr. Чуть менее распространены (87.5 -75% пробных площадей) *L. alienus* Forster (нет на гари в Волчихинском лесничестве), *Camponotus saxatilis* Ruzsky (не зарегистрирован на гари Среднеинского лесничества), *Formica fusca* L. (нет на гари в Угловском лесничестве), *L. niger* L. и *F. sanguinea* Latr. (нет на пробных площадях Волчихинского лесничества). Большинство этих видов (за исключением *F. cunicularia* и *F. sanguinea*) в разные годы (иногда на протяжении нескольких лет) на разных площадях являлись численными доминантами. Избегают селиться на горях рыжие лесные муравьи (*F. lugubris* Zett., *F. rufa* L., *F. polystena* Forst.). Только на гари в Угловском лесничестве встречаются *Cardiocondyla elegans* Emery и *Cataglyphis aenescens* Nyl.; роль последнего была особенно заметна на четвертый послепожарный год.

В исследуемых сообществах приобских боров на второй – четвертый послепожарные годы в большинстве случаев (из-за технических и погодных условий не всегда было возможно провести количественный учет) как для гарей, так и для контрольных площадей по количеству гнезд преобладал *L. niger*. Показатель доминирования принимал значения от 40% до 64% на горях и от 29% до 84% на контрольных площадях. Плотность поселения варьировала в пределах от 520 гн./га до 1320 гн./га на горях и от 323 гн./га до 889 гн./га на контрольных площадях. В качестве субдоминанта чаще всего выступал *F. fusca* с показателем доминирования от 27% до 13%. Общая плотность поселения на горях варьировала от 1300 до 2280 гн./га, на контрольных площадях – от 800 до 3600 гн./га.

Особый интерес представляет динамика состояния видов - количественных доминантов на мониторинговых площадях ленточных боров. На данных участках леса после устойчивого низового пожара вследствие изменений гидротермического режима почв, режима солнечной инсоляции, растительного покрова протекают разнонаправленные процессы: опустынивание в Угловском и заболачивание в Волчихинском лесничествах (Баранник, 2003). В ленточных борах на каждой изученной территории динамика плотности поселения лидирующих видов имела свою специфику.

В Волчихинском лесничестве (рис 1.) на второй – четвертый послепожарные годы видом – доминантом по количеству гнезд как в горельнике, так и в контроле являлся *T. caespitum*.

Показатель доминирования варьировал в разные годы от 54% до 75% на гари и от 21.5% до 64% в контроле. При этом плотность поселе-

ния на обеих площадках неуклонно снижалась от 730-780 гн./га до 170-240 гн./га. В 2004 году (седьмой после пожара) этот вид при сохранении той же плотности поселения утратил свои позиции на обеих пробных площадях (показатель доминирования 10-14%). Таким образом, снижение плотности поселения муравьев и численное преобладание *T. caespitum* на гари Волчихинского лесничества нельзя отнести только на счет пирогенного фактора.

Кроме *T. caespitum* на третий год после пожара на гари было заметно представительство *L. flavus* (показатель доминирования 39%, плотность поселения 524 гн./га), однако в последующие годы этот вид на гари не регистрировался, в то время как на контрольной площадке его гнезда составляли 9-22% от общего числа.

К сожалению, в 2004 году на мониторинговом полигоне Волчихинского лесничества не удалось провести полноценный количественный учет, однако имеющиеся данные вкупе с визуальной оценкой позволяют говорить о значительном (не менее чем в 2-3 раза) росте плотности поселения на обеих пробных площадях, причем, в горельнике это произошло за счет видов рода *Murmys* (главным образом, *M. schenki*), а на контрольной площадке – за счет *L. alienus*. При

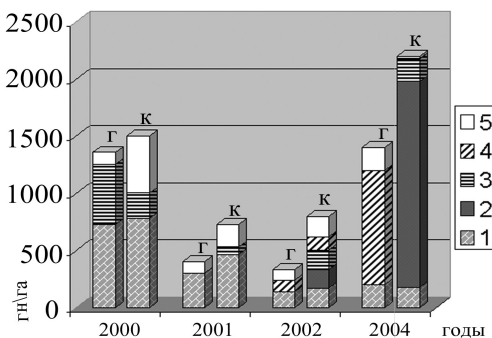


Рис. 1. Динамика плотности поселения некоторых видов муравьев в сухом лишайниковом бору Волчихинского лесничества.

1 – *T. caespitum*; 2 – *L. alienus*; 3 – *L. flavus*; 4 – *M. schenki*; 5 – общая плотность поселения. Г – гари; К – контроль.

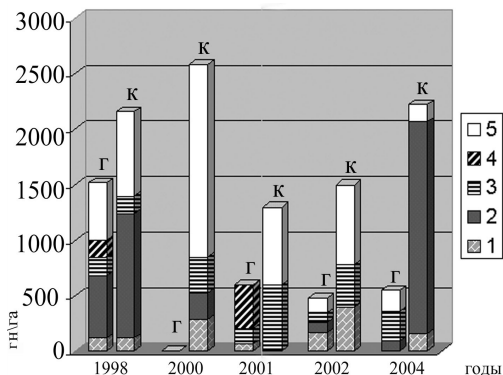


Рис. 2. Динамика плотности поселения некоторых видов муравьев в остепленном сухом бору Угловского лесничества.

1 – *T. caespitum*; 2 – *L. alienus*; 3 – *C. saxatilis*; 4 – *C. aenescens*; 5 – общая плотность поселения. Г – гари; К – контроль.

этом сохраняется обедненный видовой состав как на гари (4 вида: *M. schenki*, *Myrmica* sp., *C. saxatilis*, *T. caespitum*), так и в контроле (5 видов: *L. alienus*, *T. caespitum*, *L. flavus*, *F. cunicularia*, *Leptothorax* sp.).

Структура сообществ муравьев Угловского лесничества (рис.2) характеризовалась ежегодной сменой доминантов.

В первый год после пожара на обеих мониторинговых площадях количественным доминантом являлся *L. alienus* (индекс доминирования от 36.8% на гари до 55.5% в контроле, плотность поселения от 647 гн./га до 1198 гн./га соответственно). В последующие два года выявление доминантов на гари не представлялось возможным из-за резкого падения плотности поселения (встречались только единичные гнезда). На 4-й послепожарный год доминировал *C. aenescens* (индекс доминирования 66.7%, плотность поселения 355 гн./га). На следующий год господствующее положение занимал *T. caespitum* (показатель доминирования 40%, при весьма низкой плотности поселения – 192 гн./га). Представительство *C. aenescens* практически не было заметно. В целом второй – пятый послепожарные годы характеризовались очень низкой плотностью поселения муравьев (от единичных гнезд в начале периода до 480-532 гн./га в конце).

На контрольном участке динамика населения муравьев была обусловлена не предусмотренным влиянием локального повального пожара, произошедшего на третий год наблюдения на его границе. Если в течение первых трех лет мирмекофауна характеризовалась достаточно богатым видовым составом (9-11 видов) и сравнительно большой плотностью поселения (от 2160 до 2580 гн./га), то в 2001 году на этой площади отмечены только 3 вида (*C. saxatilis*, *F. pratensis* Retz., *F. cunicularia*). На учетных площадках практически не регистрировались виды мелких муравьев (*Lasius*, *Myrmica* и *T. caespitum*). При этом резко возросло количество гнезд лугового муравья (6 на 100 м², большинство их было вновь образованными) при снижении общей плотности поселения практически в 2 раза. Однако уже на следующий год популяция *F. pratensis* вернулась к исходному состоянию, а *T. caespitum* повысил свое представительство (показатель доминирования 18%, плотность поселения 400 гн./га). В течение этого периода, как и в горельнике, происходила смена численных доминантов. После *L. alienus* наиболее заметной была роль *C. saxatilis* на четвертый-пятый послепожарные годы (показатели доминирования 46% и 29%, плотность поселения 600 гн./га и 382 гн./га соответственно) и *F. fusca* на пятый (35.5% и 525 гн./га).

Седьмой послепожарный год (2004) в Угловском лесничестве характеризуется сохранением обедненного видового состава мирмекофауны как на гари (4 вида: *L. alienus*, *C. saxatilis*, *F. cunicularia* *C. aenescens*), так и в контроле (6 видов *L. alienus* *C. saxatilis*, *T. caespitum*, *F. pratensis*, *F. fusca*, *F. exsecta* Nyl.– новый для данной площади вид). Плотность поселения в горельнике остается на прежнем низком уровне

(545 гн./га), но при этом увеличивается количество гнезд *C. saxatilis* (273 гн./га). На контрольной площади резко возрастает плотность поселения муравьев (2220 гн./га) за счет *L. alienus* (1908 гн./га). Учитывая данные по контрольному участку Волчихинского лесничества, вероятно, можно допустить, что вспышка численности этого вида не локальна, а характерна в целом для засушливо степной зоны. В то же время на горях *L. alienus* пребывает в стабильно угнетенном состоянии.

Таким образом, на начальных этапах пирогенной сукцессии мирмекофауны в приобских борах ведущую роль играл *L. niger*; на горях ленточных боров видовой состав и положение численных доминантов в целом отличались нестабильностью. Для обеих территорий характерны значительные колебания плотности поселения муравьев, ее увеличение происходит за счет одного или немногих видов. Однако отмеченные особенности не могут быть отнесены только на счет пирогенного фактора, так как аналогичные процессы протекают и на контрольных площадях.

Автор выражает благодарность студентам биологического факультета Алтайского госуниверситета Бойко С.А. и Круговой Т.М. за помощь в сборе материала.

DYNAMIC DENSITY OF ANTS' SETTLEMENTS IN THE PLACES OF BURNT PINE FORESTS OF ALTAI REGION

I.V. Kudrjashova
Altay State University
irikudr@mc.dcn-asu.ru

Dynamic density of settlements and index of domination of the species playing the most important role on the initial stages of the pyrogenetic succession of the fauna in the Ob and tape pine-forests of the Altai Region have been studied. In the places of burnt in brake fern-horsetail pine-birch forests and green moss red bilberries – pine forests *Lasius niger* always plays a role of the dominant, with various degree of density of settlements. In the place of burnt in dry lichen pine forests in the conditions of bogging up the density of settlement of *T. caespitum* was reduced. In the places of burnt in dry stepped forests under conditions of deserting and changeable dominating of ant species with low density of settlements the role of *C. saxatilis* and *C. aenescens* was noticeable.

МУРАВЬИ И ЗАЩИТА ЛЕСА

Материалы XII Всероссийского мирмекологического симпозиума,
Новосибирск, август 2005 г.

ANTS AND FOREST PROTECTION

Materials of the XII All-Russian Myrmecological Symposium,
Novosibirsk, August 2005

МЕСТА ОБИТАНИЯ ЛУГОВОГО МУРАВЬЯ *FORMICA PRATENSIS* RETZ. В ТАЕЖНОЙ ЛЕСНОЙ ЗОНЕ КАРЕЛЬСКОГО ПЕРЕШЕЙКА

Д.С. Малышев
МОУ № 58, Санкт-Петербург

Первичные леса Северо-Запада были утрачены в первой половине XIX столетия. К началу прошлого века от них остались отдельные островки, иногда достигающие десятков гектаров, но за период военных действий уцелели лишь отдельные деревья или группы деревьев. Подтверждением принадлежности этих куртин деревьев к остаткам первичных лесов служит обитающая здесь фауна, в том числе и муравьев подрода *Formica s.str.* (Малышев, 1998, 2001).

Лесная форма поселений луговых муравьев была обнаружена на Карельском перешейке на территории Медно-Заводского лесничества, в 35–40 км к северо-западу от Санкт-Петербурга.

Луговой муравей *F. pratensis* распространен от южной границы северной тайги до южной границы степей, заходит в зону пустынь (Длусский, 1967, 1981). Типичный обитатель лесостепи, предпочитает сухие биотопы с редким и низким травостоем (Нефедов, 1930, Резникова, 1983). В лесной зоне редок, встречается на хорошо прогреваемых местах – полянах, опушках, чаще молодняках и лесах жерднякового возраста (Валента и др., 1971, Гримальский, 1971, Гниненко, Скрыльков, 1973, Дмитриенко, Петренко, 1976, Сейма, 1971). В лесостепной зоне заходит под полог разреженных древостоев, чаще в борах и субориях (Гримальский, Лозинский, 1971, Малоземова, 1972, Поддубный, Лиховидов, Лунгу, 1977, Поддубный, Лиховидов, Верлан, 1980, Лиховидов, 1984), здесь же отмечен в молодняках (Астафьев, 1974б, Сергеева, 1975). Преобладает в южной лесостепи (Апостолов, Лиховидов, 1973, Кобзева, 1975), в пойменных и байрачных лесах (Лиховидов, Пилипенко, 1971).

Встречается в открытой степи (Караваев, 1936). В зоне пустынь Средней Азии встречается обильно в тугайных зарослях (Мариковский, 1962а). В Березинском заповеднике, на Среднем и Южном Урале отмечен как лесной вид, с плотностью поселения 2–5 гнезд на гектар (Малоземова, Мараева, 1975, Малоземова, 1981, Блинов, 1991). Та же плотность поселения наблюдается в Сибирских лесостепях, где он является эвритопным видом (Малоземова, Карасева, 1977, Рузский, 1946, Сейма, 1979, Стебаев, Резникова, 1975). На Кавказе, Крыму и Карпатах

встречается в прогреваемых биотопах до высоты 2500 м (Гримальский, Малышева, 1972, Малий, 1984, Паньшин, 1963, Радченко, Малий, 1989). В горах Средней Азии обычен от самых низинных пойменных лесов до верхней границы елового леса, 2600 м (Тарбинский, 1976). В Средней и Восточной Сибири редок (Жигульская, 1969, Плешанов, 1966), на Дальнем Востоке отсутствует (Купянская, 1989).

Исследователями неоднократно поднимался вопрос о расах у *F. pratensis* (Длусский, 1967, Тарбинский, 1992). Очевидно, у лугового муравья имеется как минимум две экологические расы: одна лесостепная (степная), другая – лесная. Лесная раса встречается значительно реже, и отличается от степной полигинностью – в одном гнезде может быть до 30 самок (Тарбинский, 1976), а также возможностью образовывать колонии. Как известно, более широко распространенная лесостепная (степная) экологическая раса колоний не образует (Длусский, 1976, Дмитриенко, Петренко, 1976, Резникова, 1983) и имеет в гнезде только одну самку. При этом численность рабочих особей в южной лесостепи Западной Сибири составляет 15-30 тысяч особей (Самошилова, 1979), в предгорьях Крыма – около 40 тысяч особей (Малий, 1984), в редколесье ели аянской среднего пояса на Северном Тянь-Шане – 68.3-76.8 тысяч особей (Анциферов, 1971). Максимальная численность населения гнезда этого вида отмечена в Болгарии: 500 тысяч особей при 6-8 самках (Атанасов, Длусский, 1992).

На территории Медно-Озерского лесничества обнаружено лишь два гнезда лесостепной расы и около 150 гнезд лесной расы. Самое крупное гнездо лесной расы имеет диаметр вала 3.4 м, общую высоту гнезда 1.2 м, диаметр купола 1.8 м, высоту – 0.6 м и численность рабочих более 300 тысяч особей. Большинство гнезд лесной расы имеет численность рабочих более 100 тысяч особей, а также обменные тропы между муравейниками, то есть образует колонии.

Колонии *F. pratensis* лесной расы были обнаружены в борах-беломошниках на вершинах и южных склонах озовых холмов. Именно эти местообитания лугового муравья оказались наиболее уязвимы при антропогенном воздействии, поскольку почвы в этих типах леса одновременно с древостоем практически не восстанавливаются. Поэтому спелых и перестойных боров-беломошников на Северо-Западе Европы практически не осталось, чем и можно объяснить редкость встречаемости лесной расы *F. pratensis* в этом регионе.

NESTING HABITS OF *FORMICA PRATENSIS* RETZ. IN KARELIAN TAIGA FOREST

D.S. Malyshev
St Petersburg

Two ecological forms of *Formica pratensis* were discovered in the taiga near St. Peterburg. The ant population included 2 forest-steppe form nests and 150 forest form nests different in super-family characters. Forest form population of *F. pratensis* and its relationship with primeval forest habits is discussed.

МУРАВЬИ И ЗАЩИТА ЛЕСА

Материалы XII Всероссийского мирмекологического симпозиума,
Новосибирск, август 2005 г.

ANTS AND FOREST PROTECTION

Materials of the XII All-Russian Myrmecological Symposium,
Novosibirsk, August 2005

***APOIDEA* В УПРАВЛЕНИИ БИОРАЗНООБРАЗИЕМ ФИТОЦЕНОЗОВ**

И.Н. Мишин

ФГОУ ВПО «Смоленский сельскохозяйственный институт»
sshi@sci.smolensk.ru

В оценке современного состояния, в составлении долгосрочных и краткосрочных прогнозов экологической безопасности, при разработке региональных экологических программ и управленческих решений, при оценке взаимодействия эколого-биологических и социально – экономических систем часто необоснованно недооцениваются средообразующие и биоиндикаторные возможности отдельных видов флоры и фауны, обеспечивающие повышение устойчивости и продуктивности аграрных и естественных биоценозов в интеграционном рациональном природопользовании (Макаров и др., 2004).

Исследования по оценке биологических ресурсов фитоценозов различных аграрных и естественных ландшафтов проводились с использованием геоботанических, эколого – зоотехнических и других методов анализа и экологического мониторинга (апимониторинга) на основе изучения видового и количественного состава насекомых-опылителей, энтомофильных и анемофильных растений и их биологической продуктивности. На основании проведенных многолетних исследований, можно отметить, что особое значение в сохранении генофонда флоры и фауны, воспроизводстве огромного количества растений, развитии аграрных и естественных биоценозов имеют насекомые – опылители и особенно пчелиные (*Apoidea*) с огромным разнообразием родов и видов.

Анализ встречаемости на цветках насекомых- опылителей различных видов показал, что из наиболее часто встречаемых отрядов – *Himenoptera*, *Diptera*, *Lepidoptera*, максимальный вклад в опыление вносят эвритропные виды *Apoidea*, среди которых в различные периоды сезона доминантами выступали *Apis mellifera*, *Bombus* и одиночные пчелы (Таблица 1 и 3). Численность различных видов насекомых – опылителей на цветках существенно зависит от периода сезона, количества энтомофильных растений, от экологического состояния биоцено-

зов, направления сукцессионных процессов и от степени хозяйственного использования угодий.

В таблицах (1-4) представлены выборочные материалы исследований по оценке взаимодействия видового и количественного состава насекомых – опылителей и растений в биоценозах на примере крайних случаев. Так высокая численность насекомых-опылителей (таблица 1) характерна для биоценозов имеющих слабую антропогенную нагрузку в течение длительного времени (таблица 2) и устойчивое экологическое состояние. На этих угодьях сохраняется высокое количество энтомофильных растений, в частности бобовых. Такие биоценозы имеют высокую биологическую продуктивность и соответственно достаточное количество кормовых ресурсов для опылителей. Плотность насекомых – опылителей в среднем за сезон составляла 40 особей на мониторинговой площадке (около 200м²), а доля *Apoidea* – 47%. В период массового цветения энтомофильных растений количество пчелиных достигало 85%, среди которых две трети составляли *Apis mellifera*. В травостое биоценоза достаточно длительное время сохраняется высокий процент бобовых и энтомофильных растений, в том числе благодаря интенсивному опылению медоносными пчелами и шмелями. Представленный биоценоз находится в экологическом равновесии по совокупности видов растений и насекомых – опылителей.

При этом на угодьях замедляются сукцессионные процессы, длительное время в фитоценозах сохраняется высокое видовое разнообразие, как опылителей, так и растений. Такие процессы наблюдаются, чаще всего в биоценозах, на территории которых расположены круп-

Таблица 1. Соотношение групп насекомых-опылителей на цветках энтомофильных растениях в разные периоды сезона экологически устойчивого биоценоза

Систематическая группа	Степень доминирования по периодам сезона, %			
	Май	Июнь	Июль	Август
<i>Apoidea:</i>				
<i>Apis mellifera</i>	5.36	10.53	65.85	12.00
<i>Bombus</i>	1.79	2.63	14.63	16.00
<i>Megachilidae, Halictidae, Andrenidae, Melittidae</i> и др.	19.64	21.05	4.88	20.00
<i>Vespidae, Sphecidae</i>	3.57	7.89	2.44	4.00
<i>Tentredinidae, Ichneumonidae</i>	7.14	5.26	–	–
<i>Sepsidae, Empididae, Syrphidae, Museidae</i> и др.	19.64	10.53	7.32	40.00
<i>Pieridae, Nymphalidae, Lycaenidae, Zygaenidae</i> и др.	12.50	42.11	4.88	8.00
<i>Coleoptera, Pentatomidae, Orthoptera, Mecoptera</i>	33.92	5.26	–	–

Таблица 2. Биологические ресурсы экологически устойчивого биоценоза (неиспользуемые естественные сенокосы)

Наименование	Занимаемая площадь в контуре, га	Занимаемая площадь в контуре, %	Доступные ресурсы для опылителей (медовая продуктивность, кг)*
Бобовые	9.2	15.4	720
Сложноцветные	10.2	17.0	585
Разнотравье	7.5	12.5	165
Злаки и Осоковые	39.1	65.1	—
Количество доступных ресурсов 1 гектара угодий, кг			24.5
Общая биологическая продуктивность, кг/га			27520

* – средние данные по разным растениям и периодам сезона

ные пасеки и соответственно имеются благоприятные условия для жизнедеятельности медоносных пчел и других насекомых-опылителей.

Низкая численность насекомых – опылителей (таблица 3) характерна для биоценозов, которые имеют высокую антропогенную нагрузку (пахота, выпас скота, сенокосение), а также угодья в течение 6-8 и более лет, неиспользуемые в сельскохозяйственном обороте, экологическое состояние которых близко к деградации.

В биоценозе (таблица 3) энтомофильные растения вытеснены из травостоя малоценными злаками, угодья зарастают кустарниками. Состав опылителей очень беден, для них в биоценозе явно недостаточно

Таблица 3. Соотношение групп насекомых-опылителей на цветках энтомофильных растений в разные периоды сезона для биоценоза близкого к деградации

Систематическая группа	Степень доминирования по периодам сезона, %			
	Май	Июнь	Июль	Август
<i>Apoidea: Apis mellifera</i>	7.69	–	–	14.81
<i>Bombus</i>	–	7.69	–	55.56
<i>Megachilidae, Halictidae, Andrenidae, Melittidae</i> и др.	23.08	38.46	–	11.11
<i>Vespidae, Sphecidae</i>	–	–	–	–
<i>Tentredinidae, Ichneumonidae</i>	–	–	–	–
<i>Sepsidae, Empididae, Syrphidae, Museidae</i> и др.	46.15	15.38	100.00	18.52
<i>Pieridae, Nymphalidae, Lycaenidae, Zygaenidae</i> и др.	–	30.77	–	–
<i>Coleoptera, Pentatomidae, Orthoptera, Mecoptera</i>	23.07	7.69	–	–

Таблица 4. Биологические ресурсы фитоценоза Ценоз №3 (через 4 года после ликвидации палеки)

Наименование	Занимаемая площадь в контуре, га	Занимаемая площадь в контуре, %	Доступные ресурсы для опылителей (медовая продуктивность, кг)*
Бобовые	1.2	0.8	108
Сложноцветные	12.0	8	720
Разнотравье	21.4	14.3	224.7
Злаки и Осоковые	92.8	61.9	—
Кустарники	22.4	15.0	—
Количество доступных ресурсов 1 гектара угодий, кг			7.0
Общая биологическая продуктивность, кг/га			10240

* – средние данные по разным растениям и периодам сезона

пищевых ресурсов. Экологическое состояние биоценоза нарушено, фактически он по совокупности видов деградировал. Количество доступных пищевых ресурсов для опылителей на деградировавших угодьях минимально и составляет 5-7 кг/га. Соответственно плотность опылителей также низкая – в среднем 14 особей на площадку, из которых 60% *Apoidea*. На отдельных мониторинговых площадках, в некоторые периоды сезона, отмечались единичные экземпляры насекомых – опылителей или полное их отсутствие. Исключение составляет ранневесенний период, когда на цветущих первоцветах, ивах и других раннецветущих растениях встречаются в больших количествах и в равной степени пчелиные, двукрылые, жесткокрылые и другие насекомые.

Как правило, в экологически благоприятных условиях (таблица 1) доминируют пчелиные. В биоценозах с экологически неблагоприятными условиями (таблица 3) *Apoidea*, как правило, доминируют в конце лета, а в остальные периоды сезона доминантами выступают *Diptera* и *Lepidoptera*.

Один из путей управления экологическим состоянием и биоразнообразием фитоценозов – это сохранение и увеличение численности насекомых-опылителей, в частности пчелиных, численность которых в наибольшей степени поддается регулированию. Этого можно достичь, оставляя полосу не обработанной земли шириной 3-5 метров (кроме дорог) по контуру обрабатываемых земель и созданием микрозаказников. Такой опыт существует (Бейко и др., 1988), но практически не применяется. Выбывшие из сельскохозяйственного оборота земли, на которых имеются благоприятные условия жизнедеятельности опылителей, также можно использовать в качестве микрозаказников для сохранения гнездовых пчелиных, увеличения их численности, видового разнообразия опылителей и растений и для управления опылением естественных и аграрных культур.

Таким образом, анализ численности насекомых – опылителей на цветках энтомофильных растений и состава травостоя в фитоценозах показал, что экологические условия биоценоза полностью определяют количество опылителей и их жизнедеятельность на его территории. При этом высокая численность насекомых-опылителей, частично определяет экологическое состояние биоценозов. Взаимные связи энтомофильных растений и пчелиных, полны глубокого биологического смысла и указывают на высокую степень их эволюционной приспособленности друг к другу, обеспечивая гармоничное сосуществование представителей флоры и фауны в биоценозах. Нарушение биологических связей, приводит к деградации биоценозов, к сокращению биоразнообразия и потере генофонда и растений и опылителей. С другой стороны, восстановление экологического состояния биоценозов включает древнейший эволюционный механизм развития экосистем, когда рост численности энтомофильных растений обеспечивает пищевыми ресурсами опылителей, рост популяций которых, в свою очередь, обеспечивает эффективное размножение растений. А на основе этих биологических связей возможно направленное развитие и управление состоянием биоценозов.

USING APOIDEA IN CONTROLLING VARIETY OF PHYTOCENOSIS

I.N. Mishin

Smolensk Agrarian Insitute

sshi@sci.smolensk.ru

A high number of *Apoidea* and intensive pollination slow down the ecological succession, and partly define the ecological condition and biological variety of phytocenosis. The biological connection between *Apoidea* and entomophilous plants can be used for purposeful development and management of the condition of ecosystems.

МУРАВЬИ И ЗАЩИТА ЛЕСА

Материалы XII Всероссийского мирмекологического симпозиума,
Новосибирск, август 2005 г.

ANTS AND FOREST PROTECTION

Materials of the XII All-Russian Myrmecological Symposium,
Novosibirsk, August 2005

ПОДТВЕРЖДЕНИЕ СТАТУСА ПЕНКИНСКОГО МИРМЕКОЛОГИЧЕСКОГО ЗАКАЗНИКА

А. В. Палагуца

*9 класс Новкинской основной общеобразовательной
школы Камешковского района Владимирской области
(Руководители: З.Т. Футерман – учитель биологии,
Ю.И. Футерман – мастер леса Ковровского лесхоза)*

Актуальность исследования. Департамент природопользования и охраны окружающей среды администрации Владимирской области предложил нашему школьному лесничеству провести летом 2004 года экспедицию в мирмекологический заказник «Пенкинский». Такая необходимость возникла в связи с тем, что специалисты лесного хозяйства Владимирского лесхоза, проводя очередную инвентаризацию муравьиного комплекса, зафиксировали его угасание и потому поставили вопрос перед Департаментом о снятии с этого мирмекологического комплекса статуса Заказника. Это предложение было сделано именно нашему школьному лесничеству, так как наши руководители Зинаида Тимофеевна и Юлий Иосифович Футерман ранее занимались изучением муравьиных комплексов.

Цель работы: исследование состояния муравьиного комплекса в мирмекологическом заказнике «Пенкинский».

Задачи исследования: 1) Установить количество действующих муравьиных гнёзд на площади заказника. 2) Заложить пробную площадь в некоторой части муравьиного комплекса с картированием и замером каждого гнезда, чтобы рассчитать средние биометрические показатели гнёзд разных категорий. 3) Рассчитать биомассу гнёзд и площадь под муравейниками, а также плотность поселения.

Некоторые сведения о заказнике «Пенкинский». Сведения взяты из паспорта, составленного доцентом Ивановского государственного университета М.И.Шиловым 20.01.1994 г., и некоторых кадастровых ведомостей, составленных до нашей экспедиции.

Пенкинский мирмекологический комплекс был объявлен заказником Решением Владимирского облисполкома № 67 п/2 от 26.03.1983. Кате-

гория мирмекологического комплекса – Государственный природный заказник, профиль заказника – мирмекологический, статус – региональный. Площадь заказника – 69.0 га. Местонахождение – в 1.5 км на юг от посёлка Пенкино Камешковского района Владимирской области, в квартале 134 Пенкинского лесничества Владимирского лесхоза, близ котлоура лесничества. Этот квартал относится к 1 группе лесов, к лесопарковой части зелёной зоны. Преобладают сосновые насаждения 80-100-летнего возраста, 1 бонитета, со средней полнотой 0.6, брусничниковые и зеленомошниковые типы леса. В 2004 году произведено очередное лесоустройство.

Имеющиеся данные учёта гнёзд дают противоречивые сведения о количестве муравейников на территории заказника. 1) По данным инвентаризации 1985 года, на территории заказника было учтено 61 гнездо рыжих лесных муравьёв вида *Formica polyctena* Forster с общим объёмом гнёзд 25.2 кубических метров. 2) Согласно списку мирмекологических заказников Владимирской области, приведённому в памятке «Рыжие лесные муравьи. Их охрана во Владимирской области. Владимир, 1989 г.», в квартале 134 Пенкинского лесничества, на площади 69 га. приводится количество гнёзд – 36 с общим объёмом 17 куб.м. 3) Согласно Акту лесопатологического обследования мирмекологического заказника, проведённого 22 июня 2001 года «на предмет соответствия биологического состояния, активности и жизнеспособности колонии рыжих лесных муравьёв статусу мирмекологического заказника», комиссией отмечено следующее: «...В западной части (?) выполнена закладка пробной площади размером 50*630 метров (фактически, проба заложена в восточной части), где по инвентаризации 1994 года было зафиксировано и огорожено наибольшее количество муравейников. В ходе проведённой внеплановой инвентаризации колонии рыжих лесных муравьёв на части площади заказника специалистами комитета природных ресурсов выполнен учёт наземных гнёзд и кормовых почек в количестве 54 штук. Из наземных учтённых гнёзд в количестве 26 штук выявлено: с активной жизнедеятельностью – 8 штук – 30 %, гнёзд средней активности – 5 штук – 19 %, гнёзд слабой активности – 6 штук – 24 %, мёртвых (погибших) гнёзд – 7 штук – 27 %». На основании этих данных, а также в соответствии с классификацией гнёзд по их форме (молодое, остановившееся в развитии, пришедшее в упадок гнездо), комиссия посчитала, что «на территории заказника идёт угасание биологической активности комплекса муравьиных семей».

Методика. Посчитав не оправданным выбор комиссией некоторого участка муравьиного комплекса для инвентаризации, при отсутствии материала об общем количестве гнёзд и плотности поселения муравьёв в различных местах заказника, мы решили начать исследование с ликвидации этих «пробелов».

Для установления количества муравьиных гнёзд решено провести сплошное «прочёсывание» территории. Во время «прочёсывания» тер-

ритории все участники должны были фиксировать муравьиные гнёзда по следующим категориям: а) живые мелкие гнёзда высотой до 0.5 м, б) живые средние гнёзда высотой 0.55 – 0.8 м, в) живые крупные гнёзда высотой от 0.85 м и выше, г) мёртвые гнёзда. Предварительно каждому участнику учёта были показаны гнёзда разных категорий.

Практически, прочёсывание осуществлялось так: по границе между кварталами 100 и 134 Пенкинского лесничества, начиная от южной границы квартала 134, была расставлена развёрнутая цепь из участников экспедиции с расстоянием между участниками в 10-15 метров, имея в виду, что каждый учётник должен был зафиксировать муравейник, находящийся на расстоянии от него в 5-7 м. По определённом азимуту, заданному направляющим, цепь начинает своё движение, постоянно поддерживая связь с учётчиками слева и справа. Связь каждого участника цепи с соседом позволяет не учитывать дважды одно гнездо. За один проход в одном направлении при «прочёсывании» территории охватывается ширина около 100 м. Конечный пункт – ручей, где участники учёта переходят параллельно ручью в северном направлении и вновь расставляются через 10-15 м друг от друга. Направляющий даёт направление по обратному азимуту, и цепь движется в обратном направлении до границы. При остановке цепи, перед её перестройкой, у ручья или у границы, руководитель записывает данные о количестве гнёзд каждой категории от каждого участника.

В южной части заказника заложена пробная площадь. Общая длина пробы 400 м, ширина – 60 м, площадь – 2.4 га. Эта проба не предназначена для переноса полученных на ней результатов на всю исследуемую площадь, а имеет целью определение средних арифметических показателей кубомассы гнёзд и средних арифметических показателей площадей основания гнёзд каждой категории, а потому оправдана её закладка в части заказника с большой плотностью гнёзд.

На заложённой пробной площади наносили на карту каждый муравейник и измеряли диаметр основания купола и высоту гнезда с помощью мерной планки, со шкалой, проградуированной через 5 см. По этим замерам определяли площади оснований муравейников и их кубомассу. Рассчитав средние показатели для каждой категории гнёзд, высчитывали общую кубомассу муравейников и плотность поселения.

Результаты исследования сведены в таблицу № 1. Приводится также схема проведения сплошного учёта гнёзд с обозначением территории с различной плотностью поселения (приложение).

Вопреки утверждению комиссии лесхоза о том, что «исследована вся территория заказника», мы выяснили, что имеется в виду только восточная часть квартала 134, расположенная к западу от границы с кварталом 100 и до шоссе/асфальтной дороги от Пенкина на Спас-Купалищи. Эта площадь составляет 41 га, остальная же площадь, 28 га, к западу от шоссе, представляет собой дачные участки под пологом леса, и обследование муравейников на этой площади никто никогда не занимался.

Таблица 1. Результаты учета и замера гнезд в ирменкологическом заказнике «Пенжинский» и расчета кубомассы, площади основной гнезд и плотности поселения (2004 г.)

Площ. в га	Число гнезд (шт./%)						Общая кубомасса живых гнезд в куб.м	Общая площадь основной куполов живых гн. в кв.м	Плотность на 1 га		
	живых			мертв.	всего	гнезд (шт.)			в куб. м.	в кв.м.	
Кр.	Ср.	Мелк.	Итого				Кр.	Ср.			Мелк.
15	32 9.5%	161 47.8%	110 32.6%	303 89.9%	34 10.1%	337 100%	95.9	167.0	20	6.4	11.1
В т.ч. проба 2,4 га	9 14.5%	19 30.6%	19 30.7%	47 75.8%	15 24.2%	62 100%	16.2	26.8	20	6.8	11.2
26	-	25 25.8%	48 49.5%	73 75.3%	24 24.7%	97 100%	14.0	30.2	3	0.5	1.2
Всего 41	32 7.4%	186 42.9%	158 36.3%	376 86.6%	58 13.4%	434 100%	109.9	197.2	9	2.7	4.8

Как видно из таблицы, количество живых муравьиных гнёзд на площади 41 га составляет 376 штук с общей кубомассой 109.9 куб.м, или 2.7 куб.м на 1 га площади, плотность же поселения – 9 муравейников на 1 га, или 4.79 кв.м на 1 га.

Плотность муравьиных гнёзд на площади 41 га не одинакова. Наибольшая плотность – на южной части территории, составляющей 15 га, где имеется 303 живых, действующих гнезда, что составляет 20 гнёзд на 1 га. (Эти цифры подтверждаются пробной площадью, заложенной на этой части территории). На северной части территории и к западу от ручья (всего – 26 га) имеется 73 гнезда, или 3 гнезда на 1 га.

Выводы и их обсуждение.

В результате наших исследований, мы заключаем, что в связи с существованием на территории заказника действительно уникальной площади с большой плотностью поселения муравьёв, должен быть сохранён статус мирмекологического заказника на этой территории. Этот вывод соответствует предложению, высказанному на 8-м Симпозиуме «Муравьи и защита леса» (Захаров и др., 1987.): в лесопарковых зонах и пригородных лесах в режим заказников нужно переводить все уцелевшие комплексы муравейников. Этот комплекс даже на самой «густонаселённой» территории заказника имеет плотность поселения (отношение суммы площадей оснований гнёзд к площади участка, контролируемого муравьями) 11.2 кв.м/га, что ниже показателя плотности 12-15 кв.м/га, когда комплекс близок к перенаселению (Захаров, 1971.). Резервной площадью для расселения муравьёв является северо-восточная часть квартала 134 (до ручья на западе) и квартал 100, восточнее квартала 134. Дальнейшее сохранение муравьиного комплекса почти не требует дополнительных затрат со стороны лесхоза, так как соответствует перечню ограничений хозяйственной деятельности для лесопарковой зоны

Заключение комиссии лесхоза об угасании мирмекологического комплекса не оправдано, так как оно сделано на основании исследования некоторой части заказника и не может быть перенесено на всю площадь.

AFFIRM OF STATE OF THE PENKINO MYRMECOLOGICAL SANCTUARY

A.V. Palaguta

The condition of ants colony on the territory of Penkino myrmecological sanctuary has been investigated to verify conclusion of forest management specialist that this myrmecocomplex becomes degraded. The unique area with high density of active ant nests has been found on this territory by special expedition. So state of myrmecological sanctuary must be remained for this territory.

МУРАВЬИ И ЗАЩИТА ЛЕСА

Материалы XII Всероссийского мирмекологического симпозиума,
Новосибирск, август 2005 г.

ANTS AND FOREST PROTECTION

Materials of the XII All-Russian Myrmecological Symposium,
Novosibirsk, August 2005

БУМАЖНЫЕ ОСЫ – ОБЪЕКТ МЕДИЦИНСКОЙ ДЕЗИНСЕКЦИИ

О.П. Ромашкова, Г.Ц. Дашев

Некоммерческое партнерство «Лига Независимых
Дезинфекционистов Москвы» ООО «МЕДИАРС», Москва
dashev@online.ru

В последние годы население центральной России все чаще сталкивается с проблемой, которая еще недавно не привлекала особого внимания специалистов. Связана она с непривычно массовым размножением общественных ос.

Чаще всего при упоминании ос имеют в виду представителей подсемейства *Vespinae*. В мировой фауне известно 63 вида, объединенные в 4 рода, но в европейской части России встречаются только 11 видов из 3 родов (Таблица 1).

Сами по себе эти осы не являются переносчиками каких-либо опасных для человека инфекционных заболеваний. Вероятно, поэтому ни эпидемиологам, ни сотрудникам служб дезинсекции разного уровня до сих пор не приходилось уделять им особого внимание. В европейской части Рос-

Таблица 1. Фауна общественных складчатокрылых ос (*Hymenoptera: Vespidae, Vespinae*) европейской части России

Род (число видов в мире)	Виды, обитающие в средней России *	
<i>Vespa</i> L. – шершень (22 вида)	<i>V. crabro</i> L.	шершень обыкновенный
<i>Vespula</i> Thomson – короткощечкая оса (10 видов)	<i>V. germanica</i> F. <i>V. rufa</i> L. <i>V. vulgaris</i> L. <i>V. austriaca</i> Panz.	оса германская оса рыжая оса обыкновенная оса австрийская
<i>Dolichovespula</i> Rohwer – длиннощечкая оса (18 видов)	<i>D. media</i> Retz. <i>D. norwegica</i> F. <i>D. saxonica</i> F. <i>D. sylvestris</i> Scop. <i>D. adulterina</i> Buysson <i>D. omissa</i> Bisch.	оса средняя оса норвежская оса саксонская оса лесная оса ложная оса беззаботная

* Выделены наиболее часто встречающиеся виды

сии ежегодно регистрируются несколько смертельных случаев в результате ужалений осами. Однако при значительной численности ос резко возрастает вероятность нежелательных контактов людей с этими небезопасными насекомыми, способными причинять ущерб здоровью человека. Поэтому выявилась необходимость включения таких членистоногих как осы, шершни и т.д. в перечень объектов медицинской дезинсекции.

Укусы ос, даже одиночные, а тем более множественные, могут стать роковыми для здорового человека. Осы кусают, а не жалят, как пчелы (поэтому и остаются в живых), а в ранке остается только яд. Повышенная чувствительность (идиосинкразия) к укусам пчел и ос не такая уж редкость. В США смертельные исходы от ужаления пчелами наблюдаются в три раза чаще, чем от укуса гремучих змей. В нашей стране в зависимости от региона, число людей, страдающих аллергией на укусы насекомых, колеблется от 1 до 4 чел./тыс. Инсектной аллергией страдает около 4% населения всего мира. При ужалении насекомое выделяет 0.2–0.3 мг яда. Яд перепончатокрылых насекомых содержит большое количество биологически активных веществ – гистамин, норадреналин, пептиды, аминокислоты. Токсичность яда каждого насекомого различна, она зависит от состава секрета жала. Например, в секрете жала ос содержатся серотонин и брадикинин, а в секрете жала шершней – ацетилхолин.

Самым необычным из всех видов чувств насекомых является способность распознавания запахов от очень малых доз вещества – химическое чувство. Энтомологами установлено, что вырабатываемый насекомыми в случае приближения врага фермент, фактически по запаху дублируется некоторыми сложными органическими соединениями. К их числу можно отнести пентанол-2, применяемый в парфюмерной и пищевой промышленности. Пентанол-2 входит в состав ароматических добавок с запахом яблока и банана. Получается, что «фальшивый» банан привлекает ос и шершней больше, чем натуральный сладкий фрукт. Осы и шершни воспринимают его запах как сигнал к немедленной организованной атаке.

Яд насекомых также содержит ароматические вещества, именно поэтому человек, ужаленный осой или шершнем, часто становится жертвой многочисленных повторных укусов из-за специфического запаха.

Для предотвращения нежелательного контакта с осами рекомендуется соблюдать:

- Избегать пастек и других мест скопления насекомых — рынков, мусоросборных контейнеров.

- Не ходить босиком по траве из-за опасности наступить на насекомое.

- В сезон вылета пчел, ос, комаров и других насекомых драпировать окна в доме мелкой сеткой, не пропускающей их при открывании окна.

- Не готовить пищу и не есть на улице, так как еда привлекает ос.

- Не пользоваться в сезон вылета пчел и ос сильно пахнущей парфюмерией, так как ее запах привлекает насекомых.

- Не носить одежду яркого цвета, так как это привлекает внимание насекомых.

- При работе в саду или огороде оставлять минимум открытых частей тела, на ноги надевать обувь на плотной подошве, брюки и блузы с длинными рукавами из плотной ткани, головной убор, так как запутавшееся в волосах насекомое обязательно ужалит.

- Не делать резких движений, отгоняя осу или пчелу, активная жестикуляция только побуждает насекомое к нападению.

- Не уничтожать пчел и ос вблизи их гнезда – это вызывает распространение запаха, который служит рою сигналом к вылету и нападению.

Клинические проявления аллергии на ужаление насекомого чрезвычайно многообразны. Они подразделяются на местные и системные.

С местной аллергической реакцией на ужаление можно справиться своими силами.

При некоторых недугах (астма, аллергические и сердечно-сосудистые заболевания) или повышенная чувствительность к инородным белкам даже единичная доза яда может спровоцировать анафилактический шок или отек Квинке (*Quincke's oedema*). В таких случаях врачи рекомендуют немедленно обращаться за медицинской помощью, одновременно приняв меры против общей интоксикации (покой и обильное питье). Люди, склонные к аллергии должны иметь при себе документы, которые обеспечат быстрой и действенной помощи («Паспорт больного аллергическим заболеванием» с указанием диагноза и объема необходимой помощи), а также набор подходящих антиаллергенных препаратов.

Место ужаления необходимо охладить. Хорошо сделать содовые примочки (1 ч.л. соды на полстакана воды). Можно приложить ватку с нашатырным спиртом, разведенным водой в соотношении 1:5. Сразу после укуса выпить стакан воды с разведенной в нем ложкой меда. Привязать на место укуса лист белокочанной капусты, можно наложить сырой картофель в виде кашицы или ломтиков. Если ужаленное место распухло, покраснело и нещадно чешется, то взрослому можно принять 1-2 таб. антигистаминного средства, а детям – по назначению педиатра.

В последнее время Московская область подверглась ожесточенной атаке ос. Необходимо учитывать, что осы могут быть пассивными разносчиками кишечных инфекций.

Расширению кормовой базы ос благоприятствует хаотическое расположение в населенных пунктах многочисленных открытых пищевых торговых точек, где часто не обеспечиваются даже самые элементарные условия хранения продуктов. В то же время, расширению диапазона подходящих мест гнездования способствует размещение в пригородах значительного числа садовых и дачных поселков, для которых характерно непостоянное или сезонное проживание людей, а также кустарные методы их застройки. Наконец, к тем же факторам можно отнести вырубку в лесах старых дуплистых деревьев, приводящих к снижению числа мест естественного гнездования и вытеснения ос в антропогенные станции.

Для строительства жилища предпочтение они отдают тем местам, где уже в прошлые годы были осиные гнезда.

Осы иногда досаждают садоводам, объедая созревающие яблоки, груши, сливы и вишни. На человека они нападают лишь в случае угрозы их жилищу или им самим. Но зато в саду они кормят свой выводок личинками листоверток, листоедов, точильщиков. Заготавливают впрок для своих личинок и взрослых насекомых: златок, жуков-долгоносиков, листоедов.

Некоторые осы предпочитают гусениц ночных бабочек, другие любят медведок – злейших врагов овощных культур. Питаются они также нектаром и сладкими выделениями тлей («медвяной росой»).

Истребительные мероприятия против ос необходимо осуществлять с учетом их суточной и сезонной биологической активности (ранней весной, поздней осенью, после захода солнца). При проведении дезинсекции спецодежда должна гарантировать защиту от ужалений (плотные одежда, обувь и головной убор с защитой лица, толстые перчатки).

Для достижения максимальной безопасности целесообразно пользоваться опрыскивающей аппаратурой с телескопической штангой, чтобы обработчик находился на расстоянии не менее 6 м от гнезда. После обработки (тщательного, обильного орошения) погибших и неактивных насекомых вместе с гнездом поместить в плотный пластиковый мешок вынести на безопасное расстояние, а лучше сжечь.

В аннотациях инсектицидов иностранного производства осы рассматриваются как объекты медицинской дезинсекции. Для борьбы с ними могут применяться препараты, содержащие действующие вещества из разных групп (пиретроиды, фосфоорганические соединения, карбаматы и т.д.) в разных препаративных формах (дуст, приманочные станции, аэрозоли, концентраты для профессионального применения).

В инструкциях препаратов отечественного производства целенаправленное действие против ос не указывается. Только в последнее время в Научно-исследовательском институте дезинфектологии Минздрава России осуществляется оценка дезинсекционных средств для борьбы с осами. Сотрудниками института были проведены опыты по определению чувствительности ос к инсектицидам. Установлено, что она во много раз больше, чем у комнатных мух. Так LD₅₀ (Dosis Letalis 50%) для комнатных мух тетраметрина и перметрина составляют 85 и 12 мкг/особь соответственно, а для ос 28.0 и 2.0 мкг/особь соответственно. На основании этих данных можно предположить, что препараты, предназначенные для борьбы с имаго комнатных мух, будут эффективны и против ос.

Простую приманочную станцию для борьбы с осами можно сделать из обычной литровой пластиковой бутылки. Верхняя коническая часть отрезается и в виде воронки вставляется в получившийся цилиндр. В полученный контейнер наливают стакан сахарного сиропа или такое же количество смеси варенья с водой. Приманочные станции ставят в местах скопления ос. Время от времени раствор для приманки обновляют. Выбраться из такой ловушки осы не могут.

Как утверждают специалисты, общее потепление климата приведет к тому, что количество ос с каждым годом будет только увеличиваться.

Влияние членистоногих на людей – проблема, открытая до тех пор, пока мы существуем. Медицинская энтомология должна изучать членистоногих, наносящих вред здоровью человека. А вредить они могут как паразиты, переносчики возбудителей болезней и как ядовитые животные.

Скорее всего, наступление человека на естественную среду обитания общественных ос будет еще продолжаться, и в будущем необходимость контрольных мероприятий лишь возрастет. Однако, в любом случае, следует учитывать, что в подавляющем большинстве осы являются хищниками, истребляющими множество насекомых, в том числе и тех, которые наносят значительный ущерб человеку. Следовательно, истребление этих полезных перепончатокрылых позволено только там и тогда, где и когда это продиктовано бесспорной необходимостью.

PAPER WASPS: AN OBJECT OF THE MEDICINE DISINSECTION

O. Romashkova, G. Dashev

*Uncomercial Partnership «League of Independent Desinfectionists
of Moscow», «MEDIARS», Moscow
dashev@online.ru*

Wasps become a problem only when they sting humans. About 0.4 – 0.8 percent of humans are allergic to venom of social wasps and bees. Nearly 80 percents of all serious venom-related deaths occur within one hour of the sting. Multiple stings are especially dangerous. Some people may develop sensitivity to venom after repeated stinging episodes over a short or long period of time.

Some social wasps are predators during almost a year and provide a great benefit by killing large numbers of plant-feeding insects and nuisance flies. Paper wasps tend to shy away from human activity except when their nests are located near doors, windows, or other high traffic areas. The wasps build nests of paper made from fibers scraped from wood mixed with saliva.

The best way to prevent unpleasant encounters with social wasps is to avoid them. Paper wasps can become very defensive when their nests are disturbed.

Aerosol formulations of insecticides on the market labeled for use on wasp and hornet nests can be effective against paper wasps, but they must be used with extreme caution. Wasps will attack applicators when sensing a poison applied to their nests. It is prudent to wear protective clothing that covers the whole body including gloves and veil over the face. But stinging incidents are likely to sting even with formulations that shoot an insecticide stream up to 20 feet.

МУРАВЬИ И ЗАЩИТА ЛЕСА

Материалы XII Всероссийского мирмекологического симпозиума,
Новосибирск, август 2005 г.

ANTS AND FOREST PROTECTION

Materials of the XII All-Russian Myrmecological Symposium,
Novosibirsk, August 2005

ВЛИЯНИЕ ПОСЕЛЕНИЙ РЫЖИХ ЛЕСНЫХ МУРАВЬЕВ (*FORMICIDAE*, *FORMICA* S. STR.) НА ПОЧВЕННУЮ ФАУНУ В «ПАРКЕ ДРУЖБА» (КАРЕЛИЯ – ФИНЛЯНДИЯ)

Л.Б. Рыбалов

Институт проблем экологии и эволюции им А.Н. Северцова РАН,
Москва

rybalov@sevin.ru

В работе изучалось взаимодействие поселений рыжих лесных муравьев *Formica* s. str. разной плотности и подстилочных беспозвоночных. Часть материалов опубликована (Рыбалов, Рыбалов, 1998). В данной работе приводятся новые материалы, собранные с 1998 по 2004 год в Костомукшском заповеднике и на охраняемых территориях Финляндии, входящих в «Парк Дружба» (Карелия – Финляндия). Исследованы поселения рыжих лесных муравьев двух видов *Formica* – наиболее массового *Formica aquilonia* Yarg. и более редкого в этом районе *Formica polytaena* Foerst. Наиболее распространенные биоценозы, где собирался материал, представлены ельниками чернично-майничково-зеленомошными и сосняками чернично-зеленомошными (таблица 1). Ряд участков располагался на «островах» окруженных болотами или озерами. Два участка были исследованы вблизи Костомукшского ГОКа на расстоянии 1 и 4 км от комбината.

Состав населения почв биоценозов изучался двумя методами: послойными почвенными раскопками и ловушками Барбера. Плотность муравьев определяли непосредственным подсчетом, картированием муравейников на площадках, измерением внешних параметров купола (Захаров, 1978б). Рассчитаны площади всех муравейников на участках, что отражает плотность поселений муравьев.

В таблице 1 участки расположены по нарастанию численности муравьев. Наиболее высокая плотность муравьев зарегистрирована в ельниках-зеленомошниках как в карельской, так и в финской частях «Парка Дружба». Понижение обилия муравьев в изученном ряду биоценозов сохраняется также и с учетом пригодности биотопа для фура-

Таблица 1. Плотность поселений муравьев на изученных пробных участках.

Тип леса	Площадь участка ^{а)}	Кол-во муравейников	Общее кол-во колонн	Общая площадь поселений	Площадь муравейников на 1 га ^{б)}
Ельник-зеленомошник. Карелия	3.24 (2.84)	9	44	10.59	3.27 (3.73)
Ельник-зеленомошник. Финляндия	3.68 (3.35)	8	45	11.42	3.10 (3.40)
Сосняк с елью зеленомошник. Финляндия	4.56 (4.3)	12	46	11.36	2.49 (2.64)
Сосняк-зеленомошник «островной». Карелия	4.2 (2.35)	11	41	7.43	1.77 (3.03)
Сосняк с елью зеленомошник, «островной». Финляндия	4.1 (3.1)	10	39	7.1	1.73 (2.29)
Березняк разнотравный. Карелия	4.68 (4.68)	11	34	7.03	1.50 (1.50)
Ельник майниковый. Карелия	4.32 (3.6)	8	26	5.1	1.18 (1.42)
Ельник майниковый. Финляндия	3.5 (2.9)	7	28	4.05	1.15 (1.39)

^{а)} – в скобках дана площадь, пригодная для фуражировки муравьев.

^{б)} – в скобках – площадь поселений в расчете на 1 га пригодной для фуражировки части участка.

жировки муравьев, однако меняется степень различия между участками, например, в сосняках зеленомошниках «островных», расположенных на песчаных гривах, окруженных болотами, заметно выше плотность поселений на пригодную часть биотопа.

Во всех биоценозах, где присутствовали колонии муравьев выявлена отчетливая тенденция увеличения обилия хищных групп беспозвоночных в ряду пробных площадей, расположенных по мере уменьшения плотности поселений (табл. 2). В значительной мере эта закономерность связана с обилием жужелиц, пауков и стафилинид – основных хищных групп подстилочного комплекса. Наиболее отчетливо эта

Таблица 2. Численность и хищных беспозвоночных в различных биоценозах «Парка Дружба»

Тип леса	Численность хищников (экз/м ²)	Динамическая плотность жужелиц экз/100л-с	Биомасса хищников мг/м ²	Масса хищников на 1 дм ³ всей подстилки	Масса хищников на 1 дм ³ рыхлой подстилки
Ельник-зеленомошник. Карелия	80(57)	6-10	102 (9)	16	28
Ельник-зеленомошник. Финляндия	85 (51)	5-10	110 (11)	19	30
Сосняк с елью зеленомошник. Финляндия зеленомоши	110 (56)	8-12	120 (12)	21	33
Сосняк-зеленомошник «островной» . Карелия	108(61)	6-12	140 (12)	18	35
Сосняк с елью зеленомошник, «островной» . Финляндия зеленомоши	98 (49)	5-8	108 (10)	17	31
Березняк разнотравный. Карелия	72(42)	25-35	72(42)	32	73
Ельник майниковый. Карелия	160(72)	13-15	332(22)	42	67
Ельник майниковый. Финляндия	145 (61)	12-17	270 (31)	37	62

сопряженность выявляется при сопоставлении ельников зеленомошных и ельников майниковых т.е. экологически наиболее сходных. При

уменьшении плотности поселений муравьев в наибольшей степени, возрастает биомасса хищных беспозвоночных (в 2-2.5 раза) в меньшей степени – численность (в 1.2 – 1.5 раза). Помимо плотности поселений муравьев заметное влияние оказывает изолированность биоценоза, создаваемая прилегающими озерами, либо болотами – формируется «островной» эффект. В «островных» сосняках, чистых или с елью локальная плотность муравьев видимо намного больше и поэтому численность и биомасса отдельных почвенных групп, в основном хищных, может быть ниже в 3-5 раз, чем в обширных, неизолированных сообществах. На этих участках сильно снижается численность не только хищных групп, но и других трофических групп, в части личинок жуков щелкунов.

Увеличение биомассы хищных групп при уменьшении численности муравьев можно проследить как в абсолютном выражении, так и в процентном. Это тенденция сохраняется в течение всех изученных сезонов. Если провести сопоставление, учитывая биомассу хищных беспозвоночных на единицу объема подстилки, то тогда сопряженность увеличения биомассы подстилочных хищников и одновременного уменьшения плотности муравьев становится более выраженной во всех изученных биоценозах.

Наиболее сильная зависимость выявлена между плотностью поселений муравьев и динамической плотностью жужелиц и крупных стафилинид. Наиболее низкий уровень обилия жужелиц в течение всех сроков исследования отмечен в ельнике-зеленомошнике – 6-10 экз/100 л-с, в ельнике майниковом динамическая плотность жужелиц выше в 2 раза – 12-17 экз/100 л-с, а в березняке она была выше по сравнению с ельником зеленомошником более чем в 5-6 раз. Сходная тенденция обнаружена для крупных видов стафилинид. Кроме увеличения обилия напочвенных хищников меняется их видовой состав населения. В ельниках-зеленомошниках, с максимальной плотностью муравьев, доминирует только один вид – *Calathus micropterus*, т.е. вид предпочитающий более глубокие, по сравнению с муравьями, слои подстилки. Этот вид господствует и в сосняках, в особенности в «островных» сосняках с относительно высокой плотностью муравьев. Среди стафилинид основная масса особей приходилась на мирмекофильный вид – *Othius myrmecophilus*. В березняке зарегистрирована наибольшая динамическая плотность и разнообразие видов жужелиц – семь видов, среди которых наиболее многочисленными были *Pterostichus oblongopunctatus*, *Carabus glabratus* и *Agonum fuliginosum*, т.е. виды, имеющие сходную экологическую нишу с муравьями, и являющиеся наиболее вероятными их конкурентами. Обилие микробиотопов в березняке, где выделяются 3-4 парцеллы, вероятно способствует увеличению численности и разнообразия хищных подстилочных групп.

Высокая плотность поселений рыжих лесных муравьев является хорошим показателем степени сформированности и нарушенности старовозрастных лесов. На завершающей стадии сукцессии – в перестойном старовозрастном сомкнутом лесу их плотность снижается, а на предклиматических стадиях, рыжие лесные муравьи процветают и формируют федеративные поселения. Во фрагментарных «островных» лесах влияние поселений муравьев может быть еще более заметным чем в сплошных лесных массивах. Ряд видов почвенной фауны отсутствует из-за этой причины и в отдельные годы структура населения заметно искажается присутствием массовых поселений муравьев.

Поселения рыжих лесных муравьев отчетливо реагируют на выбросы металлургического предприятия – Костмукшского ГОКа. В 4-х километровой наиболее пораженной зоне, в типичном для данного ландшафта сосняке с елью, были обнаружены только брошенные (десятки), отмершие муравейники. Таким образом, колонии рыжих лесных муравьев могут служить еще одним хорошим биоиндикатором степени нарушенности северных таежных, лесных сообществ в результате воздействия металлургических комбинатов. В непосредственной близости от комбината (1 км) возникает ветровая тень и на этом участке отмечено сохранение поселений муравьев и малоизмененного по структуре и составу населения почвообитающих беспозвоночных. Наиболее вероятное объяснение этого явления — «ветровая тень» от высокой трубы комбината, и поэтому поражающее действие выбросов комбината меньше сказывается на прилегающих биогеоценозах.

THE INFLUENCE OF RED WOOD ANTS ON COMPOSITION OF SOIL INVERTEBRATES IN «FRIENDSHIP PARK» (KARELIA–FINLAND)

L. B. Rybalov

Severtsov Institut of Ecology and Evolution, RAS, Moscow

rybalov@sevin.ru

Settlements of *Formica polyctena* and *F. aquilonia* considerably decrease the abundance of other soil predators such as Carabidae, Aranei, Staphylinidae. Abundance and composition of predators species depend on the densities of ant hills. Ants settlements are usually suitable to start formation of old-growth forest (sub-climax stage) and more sparse forests in climax stage. Ants are very sensitive to human activities such as emission of sulphur dioxide.

МУРАВЬИ И ЗАЩИТА ЛЕСА

Материалы XII Всероссийского мирмекологического симпозиума,
Новосибирск, август 2005 г.

ANTS AND FOREST PROTECTION

Materials of the XII All-Russian Myrmecological Symposium,
Novosibirsk, August 2005

НЕКОТОРЫЕ АСПЕКТЫ ЭКОЛОГИИ МУРАВЬЯ *FORMICA PRATENSIS* RETZ.

М. И. Сарапий, С. И. Сигида

*Ставропольский государственный университет
muravey2000@gala.net*

В целом экология лугового муравья – *F. pratensis* Retz. изучена достаточно хорошо (Апостолов, Малий, 1981; Длусский, 1967, 1981а; Кириленко, 1975; Резникова, 1977, 1979; Самошилова, 1979), но при этом экология данного вида в разных регионах нашей страны имеет ряд различий. Наши исследования проводились на территории Ставропольского края.

Гнезда лугового муравья встречаются на лугах, опушках, в степях. Муравейники представляют собой холмики собранные из комочков земли, соломы и достигающие в высоту до 50 см, помимо этого гнезда имеют множество выходов и вертикальных стволов, достигающих глубины 1 м. Так же развита система горизонтальных ходов.

F. pratensis Retz. является типичным зоонекрофагом и питается преимущественно мертвыми и малоподвижными беспозвоночными животными, но при этом в его пище присутствует и углеводный компонент (падь тлей, нектар цветов). Размер кормового участка семей данного вида составляет в среднем около 50-60 м в диаметре.

Луговой муравей в изучаемом регионе – вид с типично дневным типом активности. Летом фуражировка начинается в 6–7 часов, когда температура достигает 20–23°C, и прекращается после 19 часов при 25–27°C. Было так же замечено, что фуражировка полностью прекращается, когда температура почвы достигает 47°.

SOME ASPECTS OF ECOLOGY OF *FORMICA PRATENSIS* RETZ.

M. I. Sarapy, S. I. Sigida
Stavropol State University
muravey2000@gala.net

F. Pratensis Retz. is a widespread species on the territory of Stavropol region. It lives in meadows and steppes. It is a predator with a day time type of activity.

Морфология и физиология



Morphology and physiology

МУРАВЬИ И ЗАЩИТА ЛЕСА

Материалы XII Всероссийского мирмекологического симпозиума,
Новосибирск, август 2005 г.

ANTS AND FOREST PROTECTION

Materials of the XII All-Russian Myrmecological Symposium,
Novosibirsk, August 2005

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПОПУЛЯЦИЙ *FORMICA* S.STR. ИЗ СРЕДНЕГО И НИЖНЕГО ПОВОЛЖЬЯ

В. А. Зрянин¹, Т. А. Зрянина², В. В. Беспалов²

¹Нижегородский государственный университет им. Н. И. Лобачевского

²Нижегородский государственный педагогический университет
им. М. Горького

¹zryanin@list.ru, ²zoology@nnspsu.ru

Вопросы фенетики популяций в отношении муравьев до сих пор практически не рассматривались. Лишь в последнее время наметился подход к анализу популяций рыжих лесных муравьев на основе изучения дискретных вариантов окраски головы и мезосомы рабочих (Гилев, 1992 и др.). Наличие видов-двойников и межвидовой гибридизации в группе *Formica rufa* еще более осложняет задачу. В этой связи представляет интерес анализ внутривидовой изменчивости и дифференциации популяций рыжих лесных муравьев на сплошных участках ареала. Пока такой анализ проведен только для Урала (Гилев, 2002). В настоящем сообщении обсуждается изменчивость популяций 4 видов *Formica* s.str. из Среднего и Нижнего Поволжья.

Материалом исследования послужили выборки рабочих с куполов муравейников, проведенные в следующих пунктах: Нижегородская обл. – 1) Килемарский заказник, 2) Тонкинский заказник, 3) Семеновский р-н, долина р. Кезы, 4) там же, окр. с. Спасское, 5) Керженский заповедник, 6) Городецкий р-н, окр. д. Архипиха, 7) Дальнеконст. р-н, Борисово-Покровское, 8) там же, окр. с. Суrowатиха, 9) Арзамасский р-н, окр. с. Ст. Пустынь; Чувашия – 10) окр. г. Алатырь; Самарская обл. – 11) Рачеевский бор, 12) Жигулевский заповедник, 13) окр. г. Тольятти; Волгоградская обл. – 14) окр. г. Калач-на-Дону. Расстояние между крайними пунктами исследования в Среднем Поволжье по прямой составляет около 480 км. Популяция *F. rufa* в Нижнем Поволжье удалена от обследованной популяции этого вида в Самарской области на 640 км. Популяционные выборки рыжих лесных муравьев составили от 95 до 200 рабочих из 2–4 гнезд. Всего обработано 2757 муравьев из 61 гнезда.

Внутрипопуляционное разнообразие (μ) и сходство популяций (r) определены по методике, предложенной Л.А. Животовским (1982). Признаками сравнения служили пигментация и хетотаксия головы и мезосомы рабочих муравьев. Для первого признака использовали шкалу, предложенную А.В. Гилевым (2002); второй признак, имеющий таксономическое значение, оценивали по числу отстоящих волосков и ранжировали по 6-балльной шкале с шагом 3 для затылочного края головы и 5 – для пронотума, мезонотума и проподеума. Известно, что пигментация рыжих лесных муравьев обратно коррелирует с размерами (Длусский, 1967). Для устранения этого артефакта в популяционных выборках были рассчитаны средние и моды длины мезосомы, и сходство оценивалось только для тех популяций, которые имели близкие значения моды.

Сначала было выяснено, какой полиморфный признак вносит максимальный вклад в показатель внутрипопуляционного разнообразия у разных видов. В популяциях *F.pratensis* таким признаком является пигментация мезонотума ($2.90 \leq \mu \leq 4.02$), в популяциях *F.aquilonia* – хетотаксия затылочного края головы ($4.51 \leq \mu \leq 5.50$), в популяциях *F.rufa* и *F.polyctena* – хетотаксия мезосомы (преимущественно пронотума) ($1.99 \leq \mu \leq 5.74$). В последнем случае хетотаксия служит для идентификации видов, поэтому представляло интерес сравнить отклонения от условной «нормы» для вида в изучаемых популяциях. Для *F.rufa* подобные отклонения варьировали от 3 до 16%, для *F.polyctena* – от 8 до 34%. Кроме того, во многих популяциях *F.rufa* и *F.polyctena* были обнаружены нетипичные варианты хетотаксии затылочного края головы. Особенно резкие отклонения в значениях последнего признака зафиксированы в популяции *F.rufa* из Килемарского заказника. Здесь в выборке из одного муравейника попадаются особи с хетотаксией как у *F.rufa*, *F.aquilonia* и даже *F.lugubris*. В этой связи обитание *F.lugubris* на территории Нижегородской области до сих пор остается под сомнением (самки пока не обнаружены). Подобные факты могут свидетельствовать о широкой гибридизации в группе *F.rufa*.

Минимальный полиморфизм у всех видов демонстрируют такие признаки, как пигментация проподеума ($1.00 \leq \mu \leq 3.11$) и головы ($1.00 \leq \mu \leq 2.42$). Хетотаксия головы и мезосомы у *F.pratensis* стремится к мономорфизму. Остальные признаки обладают средней величиной полиморфизма.

Далее был проведен корреляционный анализ изучаемых признаков между собой и с длиной мезосомы. Корреляция между пигментацией и длиной мезосомы оказалась высокой у *F.pratensis* и *F.rufa* (от -0.38 до -0.82), у *F.polyctena* и *F.aquilonia* до -0.56. Подобные различия объясняются более мелкими средними размерами рабочих муравьев у двух последних видов в полигинных колониях. Значительная положительная корреляция между головой и мезосомой по хетотаксии отмечается в

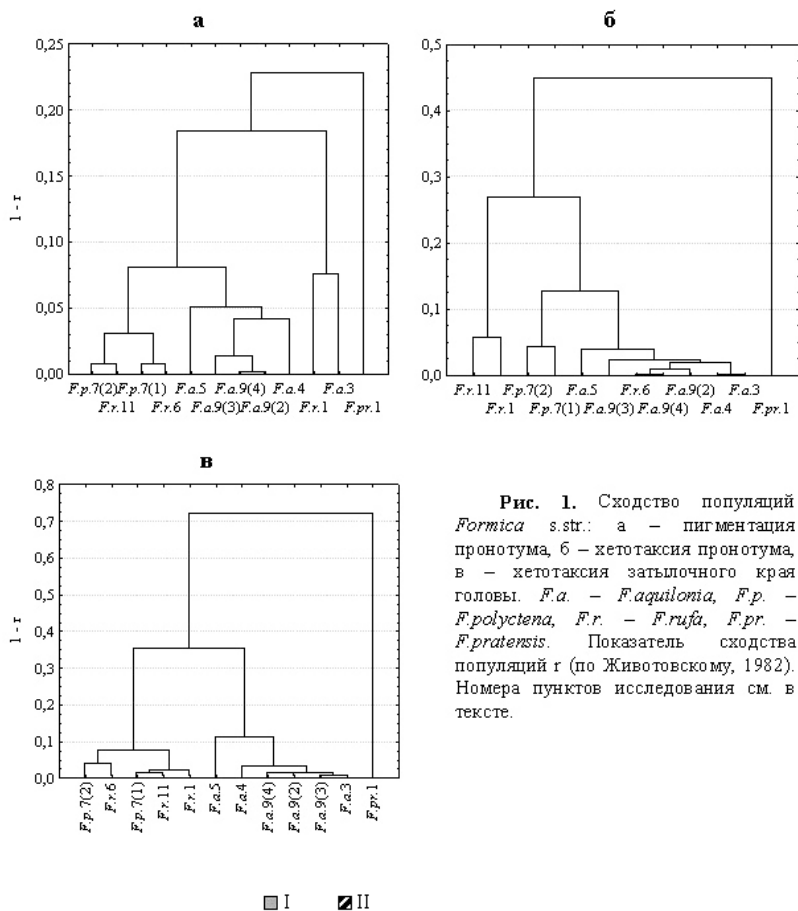


Рис. 1. Сходство популяций *Formica* s.str.: а – пигментация пронотума, б – кетотаксия пронотума, в – кетотаксия затылочного края головы. *F.a.* – *F.aquilonia*, *F.p.* – *F.polyctena*, *Fr.* – *F.rufa*, *F.pr.* – *F.pratensis*. Показатель сходства популяций r (по Животовскому, 1982). Номера пунктов исследования см. в тексте.

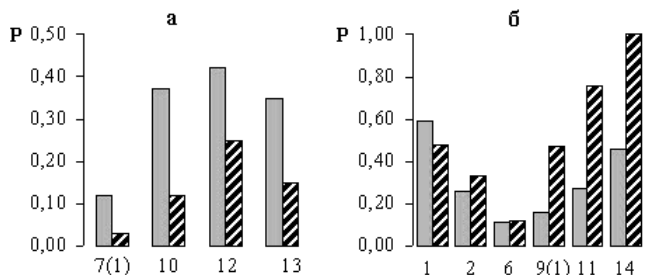


Рис. 2. Доля (P) темных фенотипов (I) и обильного отстоящего опушения (II) пронотума в популяциях *F. polyctena* (а) и *F. rufa* (б). Номера пунктов исследования см. в тексте.

некоторых популяциях *F.aquilonia*, по пигментации – в большинстве популяций *F. polyclteta*. Вероятно, пигментация *F. polyclteta* является более чувствительным признаком, чем у других видов подрода (Гилев, 2002).

При сравнении популяций использовали 3 основных маркирующих признака: пигментация и хетотаксия пронотума, хетотаксия затылочного края головы (рис. 1). По всем трем признакам резко обособлена популяция *F. pratensis*. Достаточно четко выделяются популяции *F. aquilonia*. При этом соседние популяции отличаются большим сходством: F.a.3, F.a.4 по хетотаксии пронотума; F.a.9(2), F.a.9(3) и F.a.9(4) по пигментации пронотума и хетотаксии головы. Судить о сходстве популяций оставшихся двух видов на представленных кластерах затруднительно, т.к. территориально удаленные популяции *F. rufa* отличаются друг от друга не больше, чем соседние популяции *F. polyclteta*. Однако, данные по географической изменчивости этих видов выявляют характерный перепад частот фенотипов между группами северных и южных популяций (рис. 2). В южных популяциях увеличивается доля темных фенотипов и обильного отстоящего опушения мезосомы, причем у *F. polyclteta* более выражены изменения в пигментации, а у *F. rufa* – в хетотаксии.

Таким образом, анализ изменчивости популяций *Formica* s.str. по полиморфным признакам пигментации и хетотаксии головы и мезосомы позволяет выявить характерные отличия как на видовом, так и на популяционном уровне. Установлено большее сходство между соседними популяциями *F. aquilonia* в Нижегородской области, отмечены характерные изменения в хетотаксии и пигментации мезосомы в популяциях *F. rufa* и *F. polyclteta* из Среднего и Нижнего Поволжья.

VARIABILITY OF POPULATIONS *FORMICA* S.STR. FROM MIDDLE AND LOWER VOLGA

V. A. Zryanin¹, T. A. Zryanina², V. V. Bespalov²

¹Nizhni Novgorod State University

²Nizhni Novgorod Pedagogical State University

им. М. Горького

¹zryanin@list.ru, ²zoology@nnspu.ru

The analysis of variability of populations *Formica* s.str. to polymorphic characteristics of pigmentation and chaetotaxy of the head and mesosoma allows to reveal characteristic differences between species and populations of one species. The greater likeness between adjacent populations *F.aquilonia* in the Nizhniy Novgorod area is marked. The characteristic changes in chaetotaxy and pigmentation of mesosoma in populations *F.rufa* and *F.polyclteta* from Middle and Lower Volga was marked.

МУРАВЬИ И ЗАЩИТА ЛЕСА

Материалы XII Всероссийского мирмекологического симпозиума,
Новосибирск, август 2005 г.

ANTS AND FOREST PROTECTION

Materials of the XII All-Russian Myrmecological Symposium,
Novosibirsk, August 2005

АНАЛИЗ МЕЖПОЛОВЫХ И МЕЖВИДОВЫХ РАЗЛИЧИЙ КОЛИЧЕСТВЕННЫХ ПРИЗНАКОВ КРЫЛЬЕВ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ МУРАВЬЕВ

К.С. Перфильева

*Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова
ksenperf@mail.ru*

Если использование качественных крыловых признаков муравьев довольно широко распространено в различных областях мирмекологии, то количественные признаки практически совсем не применяются. Одной из самых очевидных причин, а отчасти и следствием этого, является почти полное отсутствие исследований этих признаков у муравьев. Материалом для изучения изменчивости послужили крылатые особи *Formica rufa* L., *Lasius niger* L., *L. flavus* F., *Myrmica rubra* L. и *M. ruginodis* Nyl., *M. bergi* Ruzs., *Camponotus lateralis* Olivier (п/р. Myrmentone), *C. saxatilis* Ruzs. (п/р. Camponotus), *C. turkestanicus* E. (п/р. Tanaemyrmex). Объем минимальных выборок колебался от 38 до 114 особей.

Исследование изменчивости жилкования крыльев проводилось методами геометрической морфометрии. Геометрическая морфометрия, метод количественного сравнения форм объектов (Bookstein, 1986; Rohlf, 1993), является одним из быстро развивающихся и широко используемых в последнее время методов анализа изменчивости форм (Павлинов, 2000 и др.). Основным свойством данного анализа является возможность количественной оценки различия форм объектов, исключая различия в размерах сравниваемых объектов. Форма объектов, в данном случае изображения крыльев, описывается не линейными промерами или их производными, а декартовыми координатами меток, составленных на изображение объекта, на усмотрение исследователя. Метод не ограничивает числа меток, что позволяет охватить и оценить большое количество признаков. При сравнении заданных объектов таким образом, взаимные преобразования форм представляются как смещения заданных меток (точек) относительно друг друга. Помимо этого методами геометрической морфометрии возможно выделение, так называемой, однородной компоненты, которая отражает долю нелокализуемых изменений формы, т.е. изменений одинаковых в окрестностях

всех меток (например, относительное сужение объекта). Исключение влияния абсолютных размеров происходит благодаря процедуре выравнивания исследуемых объектов относительно некоторого эталонного объекта (например, усредненный для данной выборки объект). Выравнивание объектов осуществляется за счет изометрического сжатия-растяжения, а также вращения объектов друг относительно друга, при которых минимизируется разница значений координат по всем меткам. Все процедуры, вычисления, а также графическое отображение результатов сравнения производятся пакетом программ, находящимся в свободном доступе на сайте <http://www.public.asu.edu/~jmlynch-geomorph-index.html>.

Анализ жилкования проводился по точкам, обозначающим места пересечения жилок друг с другом, а также в местах, характеризующих линейные размеры (длина и ширина крыла, длина птеростигмы) (рис. 1б).

Половой диморфизм. Полученные результаты разбивают исследованные виды на две группы по распределению особей в плоскости векторов однородной компоненты. В одной находятся оба вида *Myrmica*, в другой все остальные виды. Самки видов последней группы в той или иной степени характеризуются относительно более узким крылом, чем самцы. Наибольшие различия наблюдаются у *Camponotus* (см. рис. 1). Это нетривиальный результат, поскольку абсолютные размеры самок *C. lateralis* значимо меньше самцов *C. saxatilis* и можно было ожидать их объединение, при анализе данных признаков. Следовательно, можно утверждать, что такое различие характеризует именно специфическую половую изменчивость, а не прямую связь с размерами особей. Разделение выборок по половой принадлежности в плоскости векторов однородной компоненты наблюдается и в другой группе, состоящей из видов *Myrmica*. Однако самки *Myrmica* отличаются дистальным смещением маркерных точек костального края крыла, в то время как самцы, наоборот, некоторым дистальным смещением заднего края крыла. Такие результаты свидетельствуют о несводимости различий в жилковании крыльев между полами только к изменениям, связанным с разницей в размерах. Возможно, различия в жилковании, связанные с полом, определяются другими параметрами, например, весом и формой тела. Поскольку, например, самки имеют более округлое брюшко, по понятным причинам, имеют больший вес тела относительно линейных размеров.

В то время как различия, характеризующиеся однородной компонентой, для членов одной группы сходны, локальные изменения жилкования между видами одной группы носят неодинаковый характер. Так, например, ячейки $3r$ и $1+2rm$ у самок *C. lateralis* так же, как и у самок *C. turkestanicus* более узкие. Однако, если у *C. lateralis* сохраняются пропорции ячеек, то у *C. turkestanicus* за счет удлинения ячейки $3r$ и

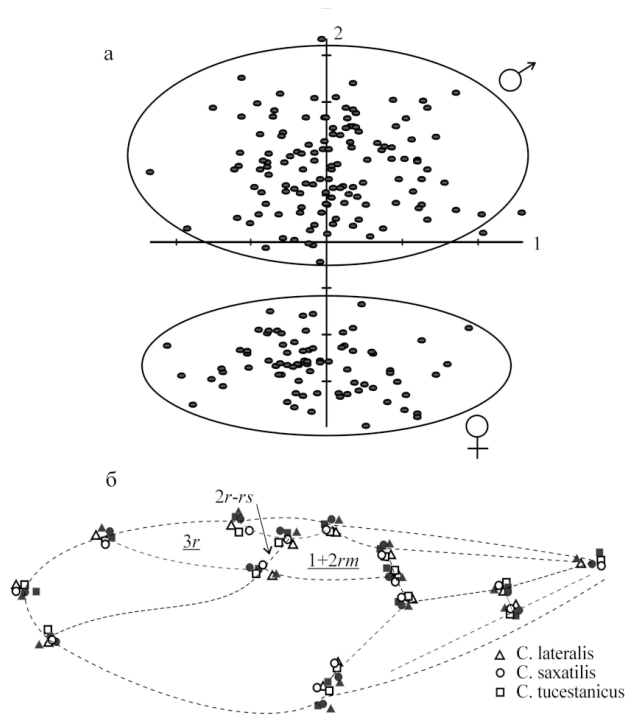


Рис. 1. а) Распределение особей *Camponotus* в плоскости векторов однородной компоненты;
 б) Сравнение крыльев обоих полов трех видов *Camponotus* методами геометрической морфометрии; *Обозначения*: простым курсивом обозначены жилки, подчеркнутым - ячейки. Самцы - закрашенные значки, самки - контуры значков.

смещения жилки *2r-rs* ближе к вершине птеростигмы происходит изменение пропорций указанных ячеек (обозначения жилок и ячеек см. на рис. 1б).

Еще одна заслуживающая внимания особенность распределений особей в пространстве первых двух относительных деформации (специфические переменные формы, принятые в геометрической морфометрии) характеризуется дисперсией, а именно: заметное увеличение дисперсии в выборке самцов. Сравнительный анализ дисперсий выборок самок и самцов по F-критерию Фишера показывает значимое ($p < 0.05$) ее увеличение относительно 2 оси деформации у самцов *C. saxatilis*, *C. tucestanicus*, *L. niger*, *F. rufa*. У самцов обоих видов *Myrmica* значимое увеличение дисперсии относительно самок наблюдается по первой оси деформации (некие переменные формы в геометрической морфомет-

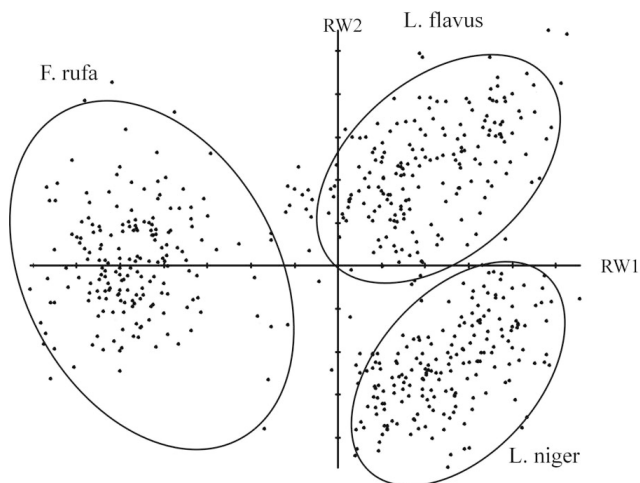


Рис. 2. Распределение выборок *F. rufa*, *L. flavus* и *L. niger* в плоскости 2х первых относительных деформаций (без учета однородной компоненты).

рии). Такой же результат наблюдается у *C. lateralis* за счет двух экземпляров. Следовательно, изменчивость жилкования у самцов, обычно, выше, чем у самок. Одной из причин такого явления можно, по-видимому, считать гаплоидность самцов.

Таким образом, половой диморфизм количественных признаков крыльев у исследованных видов связан со следующими параметрами: 1. абсолютные размеры крыльев; 2. относительная длина и ширина крыльев у видов Formicidae; 3. изменения в пропорциях различных областей крыла у *Myrmica*; 4. вариабельность различных признаков крыла у самцов, как правило, выше, чем у самок;

Межвидовая изменчивость. Многие выборки разных видов, имеющих однотипное жилкование, значительно перекрываются по абсолютному значению длины крыла. Так сравнение по критерию t-Стьюдента не выявило различий по длине крыла между самками *L. flavus* и самцами *C. saxatilis*, а также между самками *L. niger* и самцами *F. rufa*, имеющими один и тот же тип жилкования. Между тем, в однополых выборках внутри одного рода наблюдается более или менее четкое разделение по видовой принадлежности в плоскости векторов относительных деформаций. Степень различия в жилковании отражает таксономическую близость видов. В случае с *Camponotus*, у обоих полов наиболее обособленной оказывается выборка *C. lateralis*. Среди самцов *Myrmica* – *M. bergi*. В отличие от межполовых, межвидовые различия носят локальный характер, т.е. за разделение выборок отвечают конкретные маркерные точки.

Наиболее интересным результатом анализа выборок, объединенных по типу жилкования (все выборки *Camponotus*, *Lasius* + *F. rufa*, все выборки *Myrmica*) явилось то, что смешанные выборки представленных видов формируют с одинаковым типом жилкования, при исключении из расчетов однородной компоненты, характеризующей межполовые различия в жилковании, имеют тенденцию группироваться по видовой принадлежности (рис.2). В то время как при учете всех изменений, включая однородные (такие как, сужение крыла), распределение разбивается на однородные выборки (самки одного вида, самцы одного вида и т.д.). Оказалось, что характер видовых различий в объединенной выборке такой же, как в однополых выборках. При этом сохраняется зависимость между степенью различий и таксономической близостью, обнаруженная в однополых выборках: близкородственные таксоны имеют мелкие различия, более далекие родственники имеют крупномасштабные различия. Важной особенностью обладают крылья с аномальными редукциями. При аномальной потере элемента жилкования не происходит других изменений в жилковании (*Lasius*), тогда как при эволюционной редукции того же элемента происходит компенсационная перестройка других элементов жилкования (*Camponotus*).

ANALYSIS OF INTERSPECIES AND SEXUAL DIFFERENCES OF QUANTITATIVE WING CHARACTERS OF SEVERAL ANT SPECIES

K.S. Perfilieva

Moscow Lomonosov State University

kseper@mail.ru

Formica rufa L., *Lasius niger* L., *L. flavus* F., *Myrmica rubra* L., *M. ruginodis* Nyl., *M. bergi* Ruzs., *Camponotus lateralis* Olivier (s/g. Myrmentone), *C. saxatilis* Ruzs. (s/g. Camponotus), *C. turkestanicus* E. (s/g. Tanaemyrmex) species were studied with geometric morphometrics methods. The certain wing features characterizing separation by sexual belonging were found. Female's wings are narrower than male ones in Formicinae, but not in *Myrmica*. The ratio between costal and posterior areas of the wing determines sexual differences in the latter. However the local differences across species are identical for various samples (only females, only males, females + males). It is quite interesting that the exclusion of features characterizing separation by sexual belonging from analysis of Formicinae leads to independent simple samples (only females, only males) regrouping into species samples. Degree of differences across species depends on taxonomic relations.

МУРАВЬИ И ЗАЩИТА ЛЕСА

Материалы XII Всероссийского мирмекологического симпозиума,
Новосибирск, август 2005 г.

ANTS AND FOREST PROTECTION

Materials of the XII All-Russian Myrmecological Symposium,
Novosibirsk, August 2005

ВАРИАЦИИ ОКРАСКИ И ДОМИНАНТНАЯ СТРУКТУРА ПЛЕОМЕТРОТИЧНЫХ СЕМЕЙ *POLISTES* *DOMINULUS* (HYMENOPTERA: VESPIDAE)

*Л.Ю. Русина¹, А.В. Гилев², О.В. Скороход¹,
Н.Б. Филимонова³, Л.А. Фирман¹*

¹Херсонский государственный университет

²Институт экологии растений и животных УрО РАН

³Национальный университет им. Т. Шевченко, Киев

*lirusina@yandex.ru, gilev@ecology.ran.ru, ksenia-p@yandex.ru,
filiminova@univ.kiev.ua, l-firman@yandex.ru*

Усиленный интерес исследователей в течение последних 60 лет изучения социальной структуры ос-полистов был направлен, прежде всего, на анализ конкурентных отношений между эквипотенциальными, на первый взгляд, соосновательницами в плеометротичных семьях и выявление механизмов становления моногинии доминантной самки.

Перезимовавшие самки-основательницы различаются по размерам, окраске и уровню эндокринной и овариальной активности. Наблюдения показали, что доминантными самками – царицами – становятся особи, имеющие большие размеры, более развитые яичники и более высокую эндокринную активность (Turillazzi, Pardi, 1977; Noonan, 1981; Dropkin, Gamboa, 1981; Rцseler et al., 1980, 1984, 1985, 1986; Turillazzi et al., 1982). Но эти свойства самок имеют значения только в пределах данной семьи, так как иногда субординатная самка по указанным выше показателям может превосходить доминантную самку другой группы.

У самок, зимовавших в более благоприятных условиях и первыми прилетевших на места гнездования, самый высокий шанс приобрести доминантный статус, так как именно в первые дни после выхода из диапаузы резко возрастает активность эндокринной системы (Rцseler, 1985).

Лео Парди описал в деталях агрессивные взаимодействия при первой встрече самок-основательниц на месте гнездования, формы доминантного и субординатного поведения и формирование доминантной иерархии (Pardi, 1942; 1946; 1948).

Питер-Франк Резелер установил, что агрессивность самок определяется активностью прилежащих тел. Самки с объемом *corpora allata* меньше порогового значения (220×10 мкм) не демонстрировали доминантного поведения, а принимали позу подчинения, присоединяясь последними к иерархической цепи. В группах из нескольких основательниц структура иерархии линейная: α -самка доминирует над всеми, β -самка – над всеми, кроме α -самки, и так далее ($\alpha > \beta > \gamma \dots$). Как было установлено, доминирование α -особи над соосновательницами ведет к подавлению активности их *corpora allata* и яичников (Rцseler, 1985). Как оказалось, отношения доминирования-подчинения влияют и на α -самку. Даже нечастые доминантные контакты стимулируют у нее развитие ооцитов. Размеры *corpora allata* и число зрелых ооцитов в яичниках доминантной самки возрастает при увеличении числа субординат в семье (Turillazzi et al., 1982; Rцseler et al., 1984). Точная взаимосвязь между эндокринной активностью, уровнем развития яичников и доминантным поведением еще до конца не ясна, но инъекции ювенильного гормона и 20-гидроксизекдизона способствовали достижению доминантных позиций у перезимовавших самок.

При искусственном изъятии α -самки на какое-то время наблюдали увеличение агрессивных контактов соосновательниц *P. annularis* (L.) (Hughes et al., 1987), и, кроме того, яйцекладку у соосновательниц *P. dominulus* (Christ) и *P. nimphus* (Christ) (Русина, 1999а; Russina et al., 1993). Как оказалось, у видов с частыми доминантно-субординатными отношениями в семисоциальных группировках (объединение соосновательниц) всегда развито разделение функций. Доминантная самка специализируется на яйцекладке, проверяет состояние расплода, периодически натирает концом брюшка стебелек гнезда, строит основания ячеек, летает за строительным материалом. Подчиненные основательницы доставляют в гнездо нектар, воду, животную пищу и кормят личинок, а также строительный материал, и строят стенки ячеек (*P. fuscatus* (Fab.): West-Eberhard, 1969; *P. metricus* Say: Gamboa et al., 1978; *P. annularis*: Strassmann, 1981а).

С увеличением размера гнезда и его населения часть яиц соосновательниц, по всей видимости, остается не обнаруженной доминантной самкой, так как у *P. fuscatus* 33% потомков происходят от субординат (Noonan, 1981).

В ряде исследований было показано, что наличие пустых ячеек в соте стимулирует у самок яйцекладку (Deleurance, 1950; Gervet, 1964; West-Eberhard, 1986). Доминантные основательницы стремятся откладывать яйца во все только что построенные ячейки, и у ряда видов сформировалось поведение охраны пустых ячеек (West-Eberhard, 1986). Доминантные самки всегда могут быть выделены по особым формам поведения, связанным с осуществлением репродуктивной монополии: на уровне оогенеза – поведенческим доминированием; на уровне яй-

цекладки – заполнением пустых ячеей; на уровне эмбриогенеза – дифференциальной оофагией (West-Eberhard, 1969).

Как показали недавние эксперименты, особую роль при индивидуальном опознании особей в семье *P. fuscatus* имеют меланиновые рисунки клипеуса, тергита и стернита брюшка осы (Tibbets, 2002). Характер рисунка (степень его расчлененности) на клипеусе *P. dominulus* является одним из зрительных сигналов, задействованных в механизм распознавания социального статуса особи (Tibbets, Dale, 2004). Однако этот вид характеризуется сильной изменчивостью меланизации на разных частях тела в зависимости от места гнездования и в разные годы, а также степенью разнообразия фенооблика самок-основательниц при одиночном и групповом (плеометротичном) гнездовании. На юге Украины *P. dominulus* заселяет разнообразные укрытия – металлические трубы, используемые человеком в самых разнообразных постройках (ограды, заборы, кресты на кладбищах и т.д.), а также гнездится на чердаках, под кровлями сараев и гаражей. В Черноморском биосферном заповеднике (ЧБЗ) *P. dominulus* селится на растениях (Русина, 1999г). На лесостепных участках ЧБЗ осы предпочитают гнездиться на микросклонах неподалеку от колков и в злаково-полынных понижениях, а также в пограничной полосе тростниково-разнотравных ассоциаций. Ранней весной самки-основательницы основывают гнездо поодиночке или группой.

В первой декаде мая 2004 г. была изучена окраска 538 самок-основательниц из 62 плеометротичных и 312 гаплотротичных семей. Дискретные вариации окраски клипеуса, мезонотума и брюшка описаны ранее (Русина и др., 2004). Наши данные показывают, что окраска особи и способ закладки ею гнезда могут быть взаимосвязаны. В 2003г. на растениях вместе предпочитали гнездиться особи с более светлыми вариантами клипеуса (Русина и др., 2004). В 2004г. у самки из групповых объединений имели более светлый вариант мезонотума (Pearson Chi-square: 10.565, df=2, p=0.0051).

Изучение взаимоотношений соосновательниц было проведено в последней декаде мая – начале июня 2004 г. Гнезда имели типичное для этого периода состояние расплода (без аномалий) и находились на стадии «куколки» и выхода первых рабочих.

Регистрацию единиц поведения II и III уровня при встрече особей друг с другом проводили методом протоколирования с помощью условных значков. Были выделены формы контактов между самками (Русина, 1999а). Для описания структуры взаимоотношений был использован метод построения социограмм по направленности отдельных поведенческих актов. Выявление асимметричных связей в семьях произведено на основе анализа парных взаимодействий. Каждую семью старались наблюдать через день-два в течение 30 минут – 1 часа с 10 до 16 часов. Общее количество часов наблюдений составило 174 часа.

Анализ наблюдений показал, что поведение у самок-соосновательниц различно и между ними наблюдается разделение функций. Процесс установления такой специализации сложный и осуществляется через различные формы социальных взаимодействий разной степени агрессивности (Пусина, 1999; Rцseler, 1991; Strassmann, 1981). Структура взаимоотношений между самками в исследуемых плеометротичных семьях характеризовалась асимметричными агонистическими связями и ранжированием особей в зависимости от их индивидуальных особенностей. В поведенческом репертуаре при агрессивном взаимодействии наблюдали сходные позы и блоки локомоций. Полученные данные о структуре и динамике взаимоотношений в плеометротичных семьях позволяют сделать предположения о механизмах поддержания таких связей. Прежде всего, иерархия доминирования поддерживается за счет агрессивного поведения высокоранговых особей и реакции субординации, свойственной подчиненным самкам.

У ос разных рангов статистически значимо не различается внутри-семейная интенсивность окраски клипеуса (Pearson Chi-square: 12.1, $df=20$, $p=0.9$), окраска мезонотума (Pearson Chi-square: 4.3, $df=5$, $p=0.5$), а также и окраска ос в целом (Pearson Chi-square 94.6 $df=90$ $p=0.4$). Однако в 2004 г. обнаружено статистически значимое различие в окраске брюшка ос разных рангов: Pearson Chi-square: 18.8, $df=10$, $p=0.04$. Кроме того, асимметрия во взаимоотношениях самок с различающимися рисунками на клипеусе поддерживается постоянным более высоким уровнем агонистических контактов и наблюдается слабая выраженность умиротворяющих поз.

Изучение разнообразия фенооблика самок из плеометротичных объединений проведено с помощью показателя фенотипического разнообразия Мю и доли редких фенов (Животовский, 1991). Представлялось интересным посмотреть, изменяются ли показатели фенотипического разнообразия в зависимости от числа ос, объединяющихся в группу. Для клипеуса и мезонотума оба эти показателя оказались практически не различающимися во всех группах. Для окраски первого тергита обнаружены небольшие различия между группами самок по 2-4 и по 5-9 особей (фенотипическое разнообразие 1.59 ± 0.13 и 1.02 ± 0.14 , доля редких фенов 0.47 ± 0.05 и 0.66 ± 0.05 соответственно). Это, на наш взгляд, свидетельствует о том, что в больших группах осы более мономорфны по этому признаку, чем в малых. Пока неясно, является ли это следствием определенных предпочтений у ос друг к другу, той или иной степенью селективности в отношении партнеров, или же более мономорфные группы обладают большей устойчивостью. По-видимому, в отдельные годы и в разных по числу самок семьях характер рисунка не только на клипеусе, но и на других частях тела, может быть сигналом социального статуса особи.

Существенную роль в качестве сигнала социального статуса особи может играть не только характер рисунка, но и степень меланизации рисунка, то есть количество пигмента в кутикуле. Для оценки степени меланизации рисунка мы использовали индекс относительной пигментированности – отношение площади пигментированного участка к площади всей поверхности клипеуса. Анализ связи этого показателя с социальным статусом особи и числом самок-основательниц в плеометротичных семьях показал, что объединение различно окрашенных особей в группы происходит не случайно.

В целом, с увеличением числа самок-основательниц индекс пигментированности в среднем снижается. То есть в большие группы объединяются более светлые самки, а в малые (парные) более темные. Так же закономерно изменяется и окраска альфа-самки: в малых группах (2-4 самки) альфа достоверно чаще имеет наиболее темную окраску клипеуса (15 случаев из 23), а в больших (5-9 самок) этого не наблюдается (2 случая из 8; Pearson Chi-square: 4.3, df=1, p=0.04). Таким образом, сигнальное значение может иметь и тип рисунка, и характер его расчлененности, и степень его меланизации. Относительное значение характеристик рисунка также может меняться в зависимости от экологической ситуации.

COLOUR VARIATIONS AND DOMINANT STRUCTURE IN PLEOMETROTIC COLONIES OF *POLISTES DOMINULUS* (HYMENOPTERA: VESPIDAE)

L.Y. Rusina¹, A.V. Gilev², O.V. Skorokhod¹,
N.B. Filimonova³, L.A. Firman¹

¹Kherson State University

²Institute of Plant and Animal Ecology UD RAS

³National Taras Shevchenko University, Kiev

lirusina@yandex.ru, gilev@ecology.ran.ru, ksenia-p@yandex.ru,
filiminova@univ.kiev.ua, l-firman@yandex.ru

Polistes dominulus (Christ) is nesting on plants in the Black Sea Reserve. There was revealed significant relationship between foundress' founding strategy (haplometrosis versus pleometrosis) and coloration of queens. Variability of colour patterns and social interactions between cofoundresses in 62 pleometrotic colonies were studied in May-June 2004. Coloration of abdominal tergites correlated with social rank of wasps. The differences in clypeus pigmentation were revealed for higher rank queens of small foundresses associations. Co-foundresses from small (2-4-queens) colonies were more darker than females from larger (5-9) associations. Type of colour patterns, brokenness indices and pigment deposition and its signal meaning are discussed.

МУРАВЬИ И ЗАЩИТА ЛЕСА

Материалы XII Всероссийского мирмекологического симпозиума,
Новосибирск, август 2005 г.

ANTS AND FOREST PROTECTION

Materials of the XII All-Russian Myrmecological Symposium,
Novosibirsk, August 2005

РАЗМЕРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ У МУРАВЬЕВ-ЖНЕЦОВ

Е.Б. Федосеева
Зоомузей МГУ
ferda@bk.ru

Муравьи-жнецы среди муравьев-карпофагов представляют особую группу. К жнецам относят виды нескольких родов: *Pogonomyrmex* (американские пустыни), *Messor* (пустыни Америки, Азии и Африки) и *Chelaner* (пустыни Австралии), обладающих конвергентным сходством. Они превосходят других зерноядных *Myrmicinae* пустынь размерами и имеют приспособленные для раздавливания семян сильные мандибулы, с развитым режуще-давящим краем. Обычно наличествует используемый при сооружении гнезд псаммофор. Для многих жнецов характерна размерная вариабельность рабочей касты с проявлениями аллометрии, а иногда диморфизмом (Длусский, 1981а). У крупных рабочих, увеличены размеры головы – в первую очередь, за счет отдела, связанного с деятельностью мощных мандибулярных мышц. Некоторые стороны биологии муравьев-жнецов (конструкции гнезд, способы использования кормового участка) достаточно полно исследованы. Изучена организация групповой фуражировки (Захаров, 1972), установлена избирательность рабочих к весовым категориям семян, влияние межвидовой конкуренции на внутрисемейную вариабельность рабочих (Davidson, 1978). Однако мало известно о межвидовых различиях в индивидуальном поведении фуражиров: манере поиска добычи, способах ее обработки и транспортировки. Между тем, в экспериментах показано, что эффективность фуражировки возрастает почти в 4 раза благодаря обучению рабочего новым приемам индивидуальных действий (Johnson, 1991). Несмотря на основательную теоретическую разработку проблемы полиморфизма и разделения труда в семьях общественных насекомых, выполненную Дж. Остером и Э. Вильсоном, многие вопросы пока еще остаются открытыми в силу недостатка фактических данных (Oster, Wilson, 1978). Поэтому задачи работы состояли в оценке участия особой разных размерных классов в различных формах деятельности, а также – в выделении приемов, применяемых фуражирами *Messor* при поиске, обработке и транспортировке ресурса.

Основными объектами исследования служили муравьи *Messor intermedius* и *M. variabilis*, населяющие полупустынные и пустынные районы Туркмении (Длусский, 1975). Оба вида близки по размерам особей. Но, если *M. intermedius* проводит групповую фуражировку и формирует протяженные фуражировочные дорожки, то *M. variabilis* отличается значительно более низкой численностью семей, смещенным в ночные часы периодом активности, одиночной фуражировкой. Отличаются виды и по конструкции гнезд (Длусский, 1981).

Работа проводилась в Сянт-Хасардагском заповеднике (Кара-Кала) с 10.04 по 7.05 1985 г. в период активизации и фуражировки семей. Под наблюдением были семьи двух видов, гнезда которых располагались по склонам глинистой насыпи. На площади в 280x60 кв.м было найдено 6 гнезд *M. intermedius* и 6 – *M. variabilis*. Минимальные внутривидовые дистанции между гнездами (I_c) были гораздо больше межвидовых (I_v): для *M. intermedius* $I_c=36$ м, для *M. variabilis* $I_c=18$ м; $I_v=8$ м. По составу растительности участки вокруг гнезд не отличались. Самыми обычными были несколько видов *Medicago*, *Hordeum* sp., *Salsola* sp., а также *Poa bulbosa* и *Alyssum desertorum*.

По результатам отборов добычи у фуражиров *M. intermedius*, среди приносимого доминировали *P. bulbosa*, *Al. desertorum*, *Veronica* sp. и *Medicago* sp. Муравьи несли не только семена, но и плоды (стручки, колоски), а иногда и целые фрагменты соцветий. Доля таких утяжеленных грузов составила в среднем 41.5%. В учеты были зарегистрированы приносы и свежей животной добычи (гусеницы и чернотелки). Регулярно в гнезда доставлялись и несъедобные объекты: кусочки растений, чешуи, камешки (табл.1).

Таблица 1. Сравнение типов добычи у двух видов муравьев-жнецов

Тип груза	Средняя доля от всей добычи	
	<i>M. intermedius</i>	<i>M. variabilis</i>
эфемеры (<i>Poa, Alyss., Ver., Medic.</i>)	66.8 %	14.1 %
<i>Peganum harmala</i>	0 %	80.0 %
мусор	18.5 %	2.7 %
соплодия+ соцветия	41.5 %	5.3 %
число учетов	10	8
всего добычи, единиц	334	120

M. variabilis, по данным аналогичных учетов, предпочитали семена гармалы обыкновенной (*Peganum harmala*), распространенного в Туркмении сорного и ядовитого многолетника с осенним плодоношением. Доля приносимых несъедобных частиц была заметно меньше, чем у *M. intermedius*.

Сравнение рабочих с кормовых участков двух семей *M. variabilis* (V3 и V5), с рабочими с кормовых дорог пары семей *M. intermedius* (M4 и M5), показало что фуражиры *M. variabilis* в среднем крупнее и тяжелее (табл.2).

Таблица 2. Размерные и весовые показатели фуражиров семей *M. intermedius* (M4, M5) и *M. variabilis* (V3, V5).

Тип измерений	Длина груди, мм				Вес тела, мг	
	M4	M5	V3	V5	M4	V5
средняя	2.49	2.36	2.87	2.92	7.3	9.5
ст.отклонение	0.51	0.45	0.29	0.33	3.35	3.46
медиана	2.44	2.29	2.88	2.94	6.8	8.4
min-max	1.64-3.64	1.71-3.82	2.31-3.53	2.10-3.69	2.8-13.5	3.1-16.4
N, экз	212	84	56	91	17	17

Тем не менее, как показало взвешивание грузов, доставляемых фуражирами, на 17 рабочих *M. intermedius* пришлось суммарно 83.6 мг, тогда как на то же количество *M. variabilis* – 36. 2 мг. При этом весовой диапазон единичного груза составил у *M. intermedius* 0.8-45 мг, тогда как у *M. variabilis*, приносивших только семена гармалы – 0.5-4.2 мг. Вскрытие гнезд обоих видов 10 мая, по окончании наблюдений, подтвердило кардинальные различия в питании. Запасы семян, локализованные у *M. intermedius* в верхних камерах, были по составу разнообразны, но с преобладанием *Al. desertorum*. Напротив, характерные для

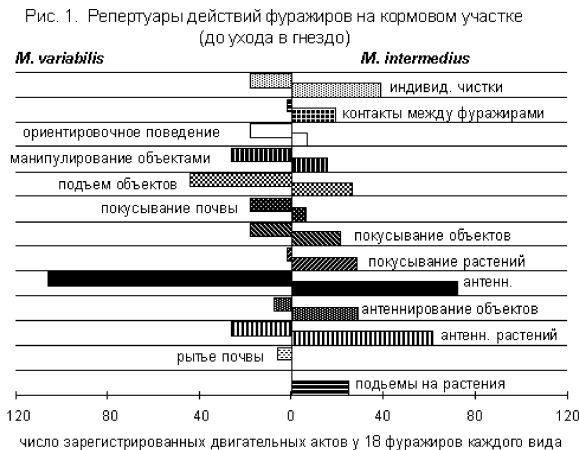
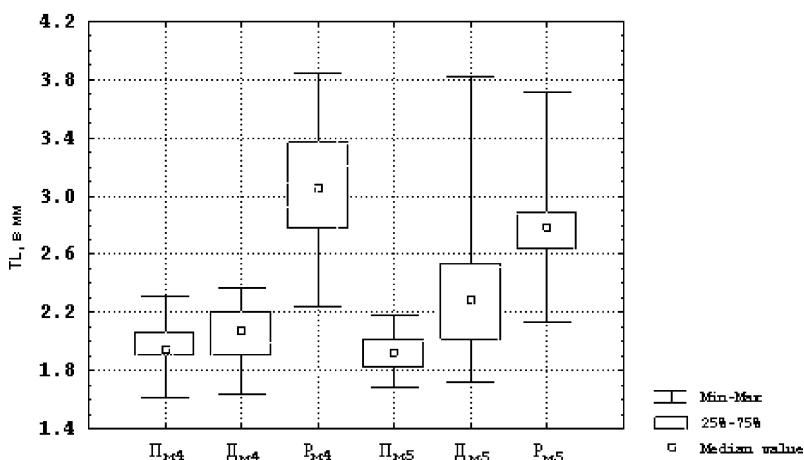


Рис. 2. Изменчивость длины груди (TL) у рабочих семей М4 и М5 в трех типах выборок: П - выносящие почву из гнезда; Д - с фуражировочных дорог; Р - с растений



M. variabilis глубокие галереи с запасами были заполнены почти исключительно семенами гармалы.

Межвидовые различия проявились и в индивидуальном поведении муравьев на кормовом участке. Хронометраж действий фуражиров (до начала транспортировки груза или ухода в гнездо) показал, что, если в репертуаре *M. intermedius* обычны обследования стоящих растений, то *M. variabilis* интереса к растительности не проявляют (рис. 1). В действиях *M. variabilis* отчетливо доминирует обследование поверхности почвы: ее антеннирование, подбор и манипулирование поднятыми с земли объектами, встречается и нехарактерное для *M. intermedius* рытье, а также “заглядывание” в почвенные норки. Контакты между рабочими *M. variabilis* случайны, происходят вблизи гнезда (до 1.5 м), и при встрече муравьи буквально отпрыгивают друг от друга. Размерной специализации рабочих у *M. variabilis* не обнаружено.

Особый интерес представляет взаимодействие фуражиров *M. intermedius*. На начальном этапе активизации семей (10-15 апреля), еще до образования дорог к участкам эфемеров, крупные рабочие успешно охотились на жуков и личинок насекомых в 4-5 м от гнезда. Совместными согласованными действиями за 16 минут два крупных фуражира семьи М4 успешно справились с жуком размером в 15 мм и доставили его в гнездо. Неоднократны случаи совместной транспортировки гусениц 3-4 крупными рабочими. Не менее значима роль крупных рабочих при сборе семян эфемеров. Так, 7 мая на 64 растениях *Al. desertorum*

фуражировочного участка семьи М5 было насчитано 98 рабочих. Среди них крупные особи составили 35%, а мелкие – лишь 3%. Наблюдения за действиями крупных муравьев позволили установить, что их главной задачей является расчленение стеблей и доставка тяжелых грузов. Такие рабочие могут находиться на растении до 1.5 часов. Зажав мандибулами стебель или черешок и удерживая его ногами, они постепенно перетирают его, поворачивая голову из стороны в сторону. В тех случаях, когда фуражир бросает эту работу до завершения, оставленные насечки способствуют полеганию растения, а также его последующей фрагментации другими особями. Более мелкие фуражиры *M. intermedius* заняты в основном подбором выпавших семян и часто вытаскивают их из раскрытых стручков и стручков. Характерно, что самые мелкие рабочие зарегистрированы не среди фуражиров, а в числе муравьев, занимавшихся выносом почвы из гнезд.

У *M. intermedius* на кормовом участке были отмечены передачи плодиков и семечек *Al. desertorum* от одного фуражира другому. Такая эстафетная передача, внешне напоминающая трофаллактический контакт, наблюдалась между фуражирами одной и разных размерных групп. После того как “реципиент” схватывал объект, “донор” разжимал свои челюсти постепенно, обеспечивая таким образом точность передачи.

Сопоставление выборочных показателей трех групп рабочих семей М4 и М5: 1) муравьи с кормовых дорог, 2) на стоящих растениях, 3) занятых выносом почвы из гнезда – указывает на существование размерно-функциональной дифференциации рабочего населения (рис.2.). Самые мелкие особи занимались в обеих семьях *M. intermedius* внутригнездовыми работами, а самые крупные, действуя порознь и совместно, расчленяли растения, переносили тяжелые грузы и охотились на живую добычу. Таким образом, дифференцированное вовлечение разноразмерных участников в те или иные виды деятельности, позволяет семье *M. intermedius*, эффективно использовать имеющийся потенциал рабочего населения, численность которого может достигать по меньшей мере 100 тыс. особей (Длусский, 1975).

Совершенно иная тактика применяется *M. variabilis*, семьи которого насчитывают не более 0.5 тыс. рабочих. Фуражиры этого вида являются одиночными сборщиками, специализированными на поиске упавших и рассеянных семян *Peganum harmala*, что не требует больших и длительных усилий, нужных для фрагментации растений. Семья гармалы имеет плотную оболочку, характерную пирамидальную форму и весит в среднем 2.1 ± 1.1 мг. Сравнительно слабые различия в весе добычи означают, что и затраты на транспортировку варьируют у *M. variabilis* намного меньше, чем у *M. intermedius*. Поэтому более низкая размерная изменчивость фуражиров *M. variabilis* вполне закономерна. В свою очередь, небольшая по сравнению с *M. intermedius* доля несъедобных частиц среди доставляемых в гнезда грузов, объясняется повышенной

избирательностью *M. variabilis* к добыче. Фуражиры тщательно обследуют найденные на земле или в поверхностном слое почвы объекты еще до начала транспортировки в гнездо.

Выражаю свою огромную признательность Нине Ивановне Забелиной, знатоку флоры Туркмении, определившей видовой состав семян растений.

SIZE VARIABILITY AND ROLES IN SEED-HARVESTER ANTS

E.B. Fedoseeva

Zoological Museum, Moscow Lomonosov State University

ferda@bk.ru

Studies of foraging in two species of harvester ants (*Messor intermedius* and *M. variabilis*) reveal difference in diet correspondent to species diversity in worker foraging behavior as well as worker size variety. Both species inhabit desert or semi-desert regions of Turkmenistan and ordinary nest in the same habitat. Methods of finding, capturing and load transporting by the ants were studied under natural conditions in Kara-Kala during a spring period. Furthermore I collected the load samples, and the samples of workers executed different labor types. *M. intermedius* noted by its group foraging form extended roads for sites of mature ephemeral plants (*Poa bulbosa*, *Alyssum desertorum* etc.). Being at foraging area workers orderly climb plants and bite stems. Massive foragers are possible to grate heavy grass stems for 1.5 hour. Sometimes 3-4 of large size ants work at the same plant. Theirs main tasks are both plant fragmentation and heavy load transporting. Moreover workers of large size successfully act together while hunting on living preys. Workers of less size either collect fallen seeds or take them out from open cods. The functional group specialized on soil pulling out of nests consists of *intermedius* workers of minor size. For several times while observation at foraging area I registered the seed transfer between *intermedius* workers that looks like trophallaxis. Foragers of *M. variabilis* are individual collectors preferring the fallen seeds of *Peganum harmala*. Ants never climb plants but carefully antennate soil surface, and also pick any gathered object quite a long time before transporting. As a whole the foragers of *M. variabilis* are larger and heavier but less variable than *M. intermedius* ones. Feeding on less variable seeds *M. variabilis* never cut or transport diverse nutritive objects preferred by *M.intermedius* that use both group foraging and division of labor.

МУРАВЬИ И ЗАЩИТА ЛЕСА

Материалы XII Всероссийского мирмекологического симпозиума,
Новосибирск, август 2005 г.

ANTS AND FOREST PROTECTION

Materials of the XII All-Russian Myrmecological Symposium,
Novosibirsk, August 2005

ТЕХНОЛОГИЧЕСКИЕ СИСТЕМЫ И ТЕХНОЛОГИИ У МУРАВЬЕВ

Е.Б. Федосеева

Зоомузей МГУ

ferda@bk.ru

На современном этапе филогения и морфология насекомых по большей части базируются на субъективных трактовках состояния типологически выделяемых признаков, что привело к утрате целостных представлений об организации и ее эволюционных изменениях. Появилась настоятельная необходимость выработки критериев для оценки места разнообразных структур в организации и их влияния на различные, но неизбежно взаимозависимые стороны жизнедеятельности животного. Более того, традиционные методы мало приемлемы в отношении эволюционной трансформации социальных насекомых, существование которых зависит не столько от качеств индивида, сколько от результативности многообразных совместных действий. Идеи системного подхода к изучению структур, функций и средовых воздействий, заложенные в энтомологии работами М.С. Гилярова и С.И. Малышева (Гиляров, 1949, 1970; Малышев, 1959), к сожалению не получили должного развития в морфологии насекомых. В то же время системный подход весьма успешно развивается в других отраслях биологии, и в первую очередь в физиологии животных, а также в экологии. Так, А.М. Уголевым, исследовавшим многоуровневое построение процесса пищеварения, был выделен один из фундаментальных принципов организации – принцип блочности – и сформулирована концепция естественных технологий (Уголев, 1987). В свою очередь, разноплановая, пространственно-временная реконструкция систем движений, базирующихся на элементарных действиях, стала залогом успешного развития идей школы Н.И. Бернштейна и спортивной биомеханики (Бернштейн, 1990).

О результативности сопряженного исследования структур и функций свидетельствуют достижения в изучении крылового аппарата насекомых (Прингл, 1963). Подобный подход, подразумевающий сопоставление целостных морфо-функциональных систем, а не разрозненных структур, оказался эффективным при построении филогении муравьев, а также в изучении организации головного отдела Aculeata

(Osten, 1982; Длусский, Федосеева, 1988; Федосеева, 2001). Множество работ В. Гроненберга и его коллег, выполненных за последние годы, основаны на близких принципах. Сопряженный анализ строения и функционирования систем позволил получить крайне интересные данные по организации антеннального и мандибулярного аппаратов *Formicidae* (Gronenberg et al., 1997; Ehmer, Gronenberg, 1997). Вместе с тем, существует необходимость в формализации понятий и описании алгоритма применяемого в реконструкции организации.

Под технологической или морфофункциональной системой понимается совокупность частей тела, организованная определенным процессом. В схеме данного процесса, осуществляя отдельные операции, последовательности и комбинации операций, они становятся исполнительными устройствами процесса – его блоками и подсистемами. Элементарный блок – не мультифункционален и, выполняя конкретную операцию, характеризуется значимыми параметрами. В различных технологических системах скелетно-мышечного аппарата насекомых единицей построения служит скелетно-мышечный комплекс, образованный мышцей и связанными с ней скелетными частями. Но только при выполнении конкретных элементарных действий в рамках двигательного процесса такие единицы образуют функциональные блоки. Под элементарным действием в биомеханике подразумевается наименьший пространственный элемент системы движений, имеющий относительно самостоятельное значение, известный смысл и осуществляющий определенное задание. Нервная система, активируя мышцы в различных комбинациях, формирует блоки и устройства более высоких уровней для решения конкретных задач. Соответственно, как устройства, блоки, подсистемы и системы могут быть охарактеризованы по вполне определенным параметрам, существенным для элементарных действий, операций и процесса в целом. Это дает возможность сравнить сходные по эффекту системы различных форм как со структурных позиций (состав устройств, их размещение) так и с функциональных (показатели эффекта, параметры процесса и операций). Поэтому, основываясь на представлениях о функциональных блоках и системах, можно установить взаимное соответствие структурных параметров и характеристик конкретных двигательных актов и производимых эффектов.

В качестве модели построения отношений между действиями и скелетно-мышечным аппаратом применимы алгоритмы, используемые в проектировании реляционных баз данных. Предметная область любой базы включает в виде самостоятельных множеств описания различных информационных объектов, в данном случае ими могут быть множество скелетно-мышечных комплексов и множество элементарных действий. Описанием отдельного действия становится набор его значимых параметров (сила, скорость, ускорение, работа и пр.), а описанием структурного комплекса его принципиальные для действия параметры – масса, пространственные координаты, коэффициенты деформаций, сте-

пени свободы и диапазоны движения и т.д. Связи между скелетно-мышечными образованиями и операциями, устанавливаемые из экспериментов и наблюдений, отражены в модели множеством третьего типа. Его элементом является уникальное сочетание: скелетно-мышечный комплекс – элементарное действие. Тем самым в описании каждого сочетания достигается совмещение параметров структур и функций. В реляционной базе множество сочетаний организовано в виде связующей таблицы. Она позволяет параллельно выделять и спектр действий с участием одного и того же скелетно-мышечного комплекса, и состав скелетно-мышечных комплексов в блоке, исполняющем конкретное элементарное действие. Сходным образом реконструируются связи между устройствами более высокого ранга и двигательными заданиями, состоящими из композиции элементарных действий. Принципиально, что в связующих множествах любое уникальное сочетание помимо структурных и функциональных параметров должно быть охарактеризовано и средовыми показателями, т.е. теми условиями, которые нужны для реализации задач. Таким образом достигается сопряженность изучения структур, функций и условий процессов.

Данный подход не привязан к определенному уровню организации, но закономерно приводит к изучению роли межорганизменных связей в морфологической эволюции, а значит, применим в отношении социальных насекомых и различных форм коадаптации видов.

Анализ скелетно-мышечного аппарата *Formicidae*, выполненный с этих позиций показал, что среди диагностических признаков группы, ключевыми следует считать бескрылость касты рабочих и социальность. Первый отражает кардинальные изменения в пространстве движений индивида, второй – своеобразие условий функционирования и развития технологических систем в биосоциальном пространстве.

Становление специфического прогнатного морфотипа головного отдела муравьев сопряжено с утратой полета и переходом к наземной локомоции. Новый способ передвижения изменил условия функционирования всех систем скелетно-мышечного аппарата. Причем с падением скорости и ограничением свободы перемещения тела в пространстве неизмеримо возросла роль краниоартикулярной системы. Управляя поворотами головной тагмы, она определяет картину ее движений относительно тела. У летающих насекомых, быстро и свободно перемещающихся в трехмерном пространстве, параметры краниоартикулярной системы мало существенны для деятельности других систем, связанных с головным отделом. Но в условиях замедленного наземного перемещения, как и в статике, пространственные диапазоны мандибулярной системы и систем сканирования среды (оптической и антеннальной) оказываются зависимыми именно от подвижности головы, а значит и параметров краниоартикулярной системы.

С утратой полета поменялись ролями и системы сканирования среды: оптическая и антеннальная (механо- и хеморецепторная). Первая целиком зависит от скорости и маневренности движения всего тела,

тогда как вторая более успешна в статичных и низкоскоростных условиях. Тем самым переход к новому типу локомоции способствовал развитию близкодистантных действий. Более того, становление наземной локомоции сопровождалось у *Formicidae* перестроением технологических систем аппарата брюшного отдела, что проявляется в его компактизации и подвижности. Это позволило муравьям повысить скорость и маневренность опорной локомоции.

Сравнение строения систем головной и брюшной тагм *Formicidae* с другими *Aculeata* обнаружило сходные тенденции у одиночных ос, перешедших подобно муравьям к наземному образу жизни. Однако ни в одном из тех таксонов, где встречаются похожие на муравьев формы, специфические морфотипы головы и брюшного отдела, присущие *Formicidae*, не получили прогрессивного развития.

Главной причиной прогрессивного изменения целого ряда технологических систем муравьев, несомненно стала социальность и развитие механизмов поведенческой, онтогенетической и пространственной интеграции, обусловивших оформление биосоциального пространства (Захаров, 1991). Появление групповой координации определило своеобразие параметров биомеханизмов близкодистантных действий, которые нуждаются в разнообразии, дозировании усилий и точности. Становление обратных связей между имагинальными и ювенильными стадиями породило новые виды действий имаго, связанные с кормлением и тактильной стимуляцией расплода. Общность гнезда и его значимость в жизни социума определили и возникновение целого спектра манипуляций с разнородными объектами, а также – новых технологий, основанных на групповых действиях имаго при гнездостроении и защите социума.

Многие типы поведения муравьев: фуражировка, обмена, регуляция гнездового климата – это в сущности технологии, основанные на одних и тех же элементарных действиях особей и их координации в биосоциальном пространстве. Целый ряд движений, из которых складывается поведение муравьев-жнецов при сооружении в гнезде тоннеля, прослеживается в приемах жнецов-фуражиров, откапывающих (или отгрызающих), а также пакующих семена перед транспортировкой. Эстафетная передача добычи на кормовом участке, известная у самых разных представителей *Formicidae* с групповой фуражировкой, аналогична передачам личинок и яиц в гнезде, происходящих у муравьев постоянно. Сложные варианты гнездостроительного поведения муравьев-портных и муравьев-ткачей несомненно являются производными сходных манипуляций с расплодом. Появление многих технологий тесно сопряжено с развитием манипуляторики и способности координировать взаимодействия большого числа особей. Наиболее сложные в конструктивном отношении гнезда, как и формы внегнездовой активности, демонстрируют виды, характеризующиеся самым высоким уровнем численности семей в пределах своих таксонов. Показательно, что эта тенденция прослеживается как среди эволюционно продвинутых групп

(*Atta*, некоторые *Acromyrmex*, *Formica s.str.*, *Oecophylla*), так и в таксонах, считающихся более примитивными (*Myrmecia*).

Перспективность применения системного по содержанию технологического подхода в анализе морфологии и поведения *Formicidae* представляется очевидной на фоне многоплановых исследований экологии группы, раскрывающих сложную организацию внутри- и межвидовых взаимодействий муравьев в популяциях и экосистемах.

TECHNOLOGICAL SYSTEMS AND TECHNOLOGIES IN ANTS

E.B. Fedoseeva

Zoological Museum, Moscow Lomonosov State University

ferda@bk.ru

Modern typological approach to organization as a sum of discrete mechanisms and details is inefficient as a whole, especially in regard to ant evolution dependent upon cooperation and interaction. Principles of system analysis of insect body structure based on technological point of view and conjugate research of both form and function are reported.

The matter of technological approach is a system of body parts united either by running process or active operation. Therefore becoming the execution units of integrated functional systems and subsystems separate parts are characterized by performance parameters. Mass, dimensions, spatial coordinates, temper etc. are specific characteristics in regard to blocks, subsystems and system of skeletal-muscular insect apparatus. Actions are characterized with power, velocity, work and so on. The modeling relations between structure and function looks like data-base designing, that combine various informative objects according to required tasks. Incidentally structural complexes (from muscle and connected skeletal parts) as soon as elementary actions become the elements of two set types. Experimentally detected connection complex-action becomes in its turn a unique element of connective set type. Each element combines characteristics of both structural complex and action. Being organized like data-base table the connective set allows to elicit the structural composition of functional units as well as action spectrum of structural ones. Consequently the procedure opens up the opportunity for conjugate investigation.

Due to the approach the determinant traits of *Formicidae* evolution were stated. Wingless of worker caste determined change in environmental spatial parameters that lead to development of mobility in the head and metasoma as well as the progress in systems of short-distance actions and orientation. Social mode of life determined specific parameters of biomechanisms need in accuracy and diversity for interaction. Moreover, the positive effect of coordination promoted genesis of technologies based on intranidal manipulator behavior. Group foraging, co-operative load transport, gardening, nest building, individual exchange may be determined as derived types of coordinated intranidal manipulations.

Методы полевых и лабораторных исследований



Methods of field and laboratory studies

МУРАВЬИ И ЗАЩИТА ЛЕСА

Материалы XII Всероссийского мирмекологического симпозиума,
Новосибирск, август 2005 г.

ANTS AND FOREST PROTECTION

Materials of the XII All-Russian Myrmecological Symposium,
Novosibirsk, August 2005

МЕТОДЫ ИЗУЧЕНИЯ АРХИТЕКТУРЫ ПОДЗЕМНЫХ ГНЕЗД МУРАВЬЕВ

С.С. Бондарь

Херсонский государственный университет

serge_bondar@mail.ru

На сегодняшний день в мирмекологической литературе описаны два основных метода изучения архитектуры подземных гнезд.

Суть первого метода заключается в послойном раскапывании гнезда от поверхности вглубь, или из почвенного профиля в сторону гнезда. С помощью раскопки гнезд можно определить: глубину гнезда; число камер, их размеры; вертикальное распределение населения; направление и протяженность тоннелей [Bristov et al., 1992; Tschinkel, 1999]. Содержимое гнезда собирают для дальнейшей камеральной обработки. Результатом исследовательской работы являются плоскостные изображения отдельных слоев, а также, при наличии у исследователя хорошего пространственного воображения, трехмерные изображения гнезд, полученные соединением отдельных плоскостных картосхем в один рисунок. Изображения служат иллюстрациями к текстовому описанию гнезда. Замечательным примером использования данного метода является глава "Типы гнезд у пустынных муравьев" из монографии Г.М. Длусского [Длусский, 1981].

Второй метод основан на использовании застывающих пластических материалов, например таких, как строительный гипс или специальный стоматологический пластик [Williams and Lofgren, 1988].

Перед началом активной фуражировки, когда большинство особей семьи находится в гнезде, производят заливку гнезда раствором пластического материала. Для этого материал подают в гнездо под давлением с помощью строительного монтажного шприца или иного приспособления. После застывания материала, слепок гнезда аккуратно раскапывают.

Раскопка гнезда дает информацию о форме, количестве и положении структурных элементов, а также о содержимом камер и распределении их обитателей. При изучении слепка становится возможным наряду с вышеперечисленными получить дополнительно морфометричес-

кие данные. В частности, если поместить слепок в градуированную емкость с водой, можно измерить объем гнезда [Vasconcellos et al., 2004]. Если измерять объем отдельных камер, а затем растворить гипсовый слепок в соленой воде, можно определить соотношение объема камеры к числу её обитателей. [Mikheev, 2002]. Также на слепке возможно с достаточно высокой точностью измерить протяженность всех тоннелей, определить их расположение относительно друг друга. Наконец, слепок можно хранить длительное время, и он может быть исследован в любое время. К положительным сторонам метода относится и моментальность слепка – в той или иной мере мы получаем возможность оценить реальное распределение обитателей гнезда, тогда как при раскопках муравьи успевают перемещать расплод, уносить содержимое камер в более глубокие, часто недоступные исследователю, отделы гнезда. Так, Г.М. Длусский высказал предположение, что нахождение самок в самых глубоких камерах объясняется тем, что они переходят в них во время раскопки гнезда [Длусский, 1981].

К недостаткам метода можно отнести: а) хрупкость слепков. Авторы, использующие этот метод, практически всегда указывают на это, и прибегают к различным приемам: от измерения слепка на месте раскопок, до проклейки слепка эпоксидным клеем [Mikheyev and Tschinkel, 2004]; б) по всей вероятности успешность заливки гнезда не всегда бывает стопроцентной, и необходим определенный опыт в приготовлении растворов и в самой технике заливки, так что можно безвозвратно и без какой бы то ни было научной пользы уничтожить большое количество гнезд, так и не получив информации об их строении; в) наконец, метод абсолютно неприемлем при работе с мелкими видами, имеющими очень узкие ходы (например гнезда *Monomorium barbatulum* [Длусский, 1981]). Ходы и камеры должны быть достаточно больших размеров, чтобы на большой глубине пластический материал проник в них. Но, кроме того, успех операции зависит не только от диаметра ходов, но и от состава почвы – в гнезда, построенные на песчаных почвах пластический раствор проникает хорошо, т.к. воздух, находящийся в камерах, легко проходит сквозь песок, тогда как слепки гнезд на лессовидных почвах получаются некачественными, т.к. воздух практически не проходит в стенки камер и препятствует попаданию в камеры раствора [Tschinkel, 2004].

Разновидностью метода слепков, является заливка гнезд расплавленным металлом – цинком или алюминием [Tschinkel, 2005]. Металл в полевых условиях расплавляется в портативной электрической печи, работающей от автомобильного аккумулятора. В отличие от хрупкого гипса, металлические слепки очень прочные и долговечные. Однако, использование расплавленных металлов естественно сопряжено с не меньшим количеством трудностей, связанных с соблюдением правил техники безопасности и дороговизны материального обеспечения работ.

При разработке нового подхода в изучении архитектуры подземных гнезд муравьев нами сделана попытка совместить положительный опыт послышной раскопки с возможностями оперирования статистическими данными при морфометрии слепков.

Предлагаемый метод состоит из трех этапов:

1. Раскопка гнезда и его картирование.

В непосредственной близости от гнезда предварительно выкапывают стандартный почвенный профиль (2 м в глубину на 2 м в ширину). Далее на профиле послышно снимают почву, и для каждого слоя картируют положение и размеры всех элементов гнезда. Картирование осуществлено с помощью дистанционного лазерного измерителя расстояний. Этот инструмент, широко применяемый в строительстве, как нельзя лучше подходит для исследовательской работы мирмеколога. Даже недорогие модели российского производства имеют память на 1000 и более точек, а при диапазоне от 10 см до 100 м ошибка измерений составляет всего ± 1.5 мм. Немного более дорогие модели лазерных рулеток имеют возможность прямого подключения к компьютеру посредством USB-порта, что дополнительно сокращает время переноса точек из прибора в редактор электронных таблиц. Каждой точке присваивали определенный код, состоящий из кода слоя, на котором она была зафиксирована; кода тоннеля, которому точка принадлежит; индивидуального индекса. Одновременно с кодированием в памяти лазерного дальномера, с помощью диктофона фиксировали описательную информацию о характеристиках узловых точек.

2. Работы с первичной статистической базой.

Все учтенные точки группируют в электронные таблицы, систематизируют и подготавливают к дальнейшей работе по созданию трехмерной модели исследуемого гнезда. Также упорядочивают качественные описания гнезда.

3. Создание трехмерной модели гнезда в CAD-программе.

Программы класса CAD (Computer-Aided Drawing) позволяют создавать пространственные трехмерные модели реальных объектов. Наиболее распространенные и функциональные примеры этого класса программ – AutoCAD, Maya, Corel Bryce и 3D Studio Max. Последняя была использована нами в разработке предлагаемого метода.

Основными преимуществами создания трехмерных моделей муравьиных гнезд с помощью CAD-программ являются:

- **точная математическая база** – все зафиксированные во время картирования точки имеют собственные координаты. Программа предоставляет возможность установить точные пространственные координаты каждой картированной точки с точностью до десятых долей миллиметра;

- **возможность автоматического вычисления** таких параметров, как расстояния между любыми произвольными точками, объем произ-

вольных трехмерных объектов, вычисление длины произвольных траекторий;

– **создание интерактивных демонстраций**, позволяющих выбрать оптимальный ракурс и масштаб исследуемого объекта непосредственно в процессе работы с моделью;

– **создание анимационных демонстраций исследуемого объекта** – программа позволяет максимально визуализировать объект и затем выбрать наиболее удачный ракурс для представления модели в печатном виде.

Последнее свойство соответствует современному состоянию вопроса о публикации научных материалов. Уже достаточное число научных изданий имеют свои официальные страницы в Интернете. А некоторые издания, как например, *Journal of Insect Science* (www.insectscience.org), публикуются исключительно в мировой Сети. Публикации в таких изданиях позволяют размещать иллюстративный материал статей не только в виде рисунков формата печатных изданий (в основном – черно-белых), но и в виде аудио-файлов, видеороликов флэш-презентаций и т.п.. Здесь необходимо отметить, что даже в таком консервативном документе, как Международный кодекс зоологической номенклатуры, в своей последней редакции, хотя пока и не рекомендуется, однако разрешается опубликование научных работ не на бумаге, а с помощью цифровых носителей (ст. 8.6) [Международный кодекс зоологической номенклатуры, 2004].

Предлагаемый метод использования программ трехмерного моделирования позволяет объединить работу с набором математических параметров исследуемого объекта с максимальной визуализацией в процессе представления модели.

Построение объемной модели муравьиного гнезда состоит из пяти этапов:

– перенос координат из таблицы в трехмерную среду создания модели путем размещения в пространственной координатной сетке визуальных отметок;

– создание виртуальных трехмерных объектов по выбранным точкам. Программа 3D Studio Max предоставляет возможность использования стандартных стереометрических форм или фигур в качестве шаблонов для создания сложных пространственных объектов;

– соединение объектов путями (стереометрическими кривыми) и создание на их базе объемных моделей муравьиных тоннелей;

– математические измерения, выбор ракурса и масштаба для презентации модели;

– рендеринг – перевод модели из внутреннего формата программы в портативный кроссплатформенный формат в виде рисунка или видеодемонстрации.

К недостаткам предложенного метода следует отнести плохую чувствительность измерений при описании архитектуры камер. В этом слу-

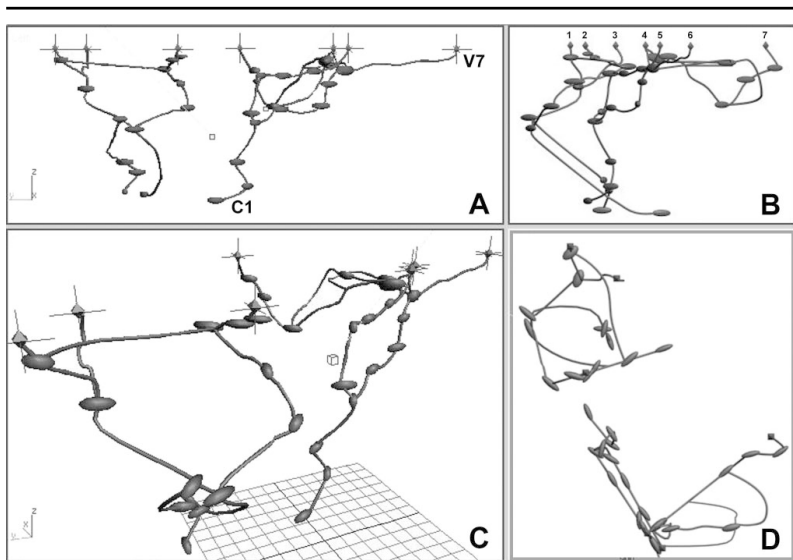


Рис. 1. Трехмерная модель гнезда *Lasius paralienus*

чае заливка гнезда пластическими материалами дает лучший результат. Мы предлагаем комбинировать работу по точному картированию ходов с подробным описанием и дальнейшим воссозданием архитектуры камер.

В качестве иллюстрации рассмотрим гнездо *Lasius paralienus* Seifert, раскопанное нами в конце июля 2004 года. Этот вид описан недавно, и его биология до сих пор остается практически не изученной. Гнездо находилось в пойме Днепра, на территории Гидропарка города Херсона. Почва сухого участка плавневого леса, характерного для поймы Нижнего Днепра, представлена песчаными аллювиальными отложениями.

На Рисунке 1 изображена трехмерная модель гнезда *Lasius paralienus*. Отдельные входы (1-7) соединяются под поверхностью почвы обширной поверхностной горизонтальной системой (ПГС) ходов и камер. В этом слое нами обнаружена основная масса расплода, который размещался в зависимости от возраста – личинки младших возрастов и яйца находились в одних камерах, а личинки третьего возраста, предкуколки и куколки – в других. От ПГС отходят шесть наклонных ходов, которые на глубине 40-50 см сливаются в большие камеры, отдающие в глубину три более-менее вертикальных ствола. По классификации Г.М. Длусского гнездо можно отнести к формикоидному типу односекционных гнезд с несколькими стволами и функциональной дифференциацией секций [Длусский, 1981].

В качестве примера приводим отдельные статистические параметры гнезда, полученные на основе работы с трехмерной моделью (см. Рис.1):

- объем условного куба, в котором помещается гнездо (границами являются крайние точки гнезда): 53.5545 м^3 ;
- средний объем камеры ($n = 64$): $7.1611 \pm 4.8837 \text{ см}^3$;
- длина прямой, соединяющей точки V7-C1: 5.7459 м ;
- протяженность тоннеля V7-C1: 8.3239 м

Таким образом, использование предлагаемого метода трехмерного моделирования подземных гнезд позволяет максимально использовать преимущества раскопки, во время которой исследователь подробно изучает все структурные элементы гнезда и составляет детальное описание, с математической базой, доступной при камеральной обработке слепка гнезда. Существование модели гнезда в цифровом виде предоставляет возможность проводить математические вычисления и сравнительный анализ изучаемых гнезд, что существенно расширит наши знания о такой важной стороне биологии муравьев как гнездостроение.

Автор выражает искреннюю признательность ведущему специалисту компании “Радиоком” Сергею Валентиновичу Несходовскому за консультации по программному обеспечению метода; студентам Херсонского государственного университета Дмитрию Грицине, Александру Дуднику и Павлу Дуднику за помощь во время проведения полевых работ, а также доктору биологических наук, профессору Александру Григорьевичу Радченко за ценные замечания во время проведения исследований и написания работы а также за проверку правильности определения вида.

RESEARCH METHODS OF UNDERGROUND ANT NESTS ARCHITECTURE

S.S. Bondar
Kherson State University
serge_bondar@mail.ru

A new research method of studying architecture of underground ants nest is described. The traditional methods include manual nest excavation and plastic molding. We suggest creating 3-dimensional models of ant nests which combines strong points of manual excavation with mathematical base of morphometric measurements available in the course of working with the nest molding. As an example, the description of a *Lasius paralienus*' nest is given for the first time.

МУРАВЬИ И ЗАЩИТА ЛЕСА

Материалы XII Всероссийского мирмекологического симпозиума,
Новосибирск, август 2005 г.

ANTS AND FOREST PROTECTION

Materials of the XII All-Russian Myrmecological Symposium,
Novosibirsk, August 2005

МЕТОДИКА ЭКСПРЕССИВНОГО ОПРЕДЕЛЕНИЯ ОСНОВНЫХ ПАРАМЕТРОВ МУРАВЕЙНИКОВ РЫЖИХ ЛЕСНЫХ МУРАВЬЕВ

Н.Г. Дьяченко

ГПУ «Беловежская пуща п. Камянюки, Брестская область,
Беларусь»

Рыжие лесные муравьи, благодаря своей многочисленности, значительной биомассе и длительному периоду жизнедеятельности, играют главную роль в естественных биоценозах. Экосистемы беловежской пущи явились ценнейшим объектом для мирмекологических исследований, так как во время их проведения это был единственный в зоне хвойно-широколиственных лесов Европы крупнейший массив с наименьшей степенью антропогенного воздействия.

Наиболее распространенными, представляющими практический интерес (прежде всего в деле лесозащиты) видами муравьев в данной зоне являются представители подрода *Formica s. str.* – *F. rufa* L. и *F. folyctena* Foerst.

Для оценки и прогнозирования состояния популяции рыжих лесных муравьев в целом очень важно определить потенциальные возможности роста и развития молодых отводков.

Кроме того, в практике работы по охране и расселению муравьев и определению их природоохранной деятельности часто возникает потребность оперативно установить потенциальные возможности муравейников по различным параметрам (в цифровых показателях), не прибегая к сложным учетным и расчетным работам.

Методика. Потенциальные возможности воспроизводства популяции рыжих лесных муравьев изучались по методике А.А. Захарова (1977). Для этих целей в Беловежской пуще на 13 отводках первого года формирования с диаметром купола 60-70 см было установлено отношение купола к его высоте. На основании полученных результатов строился прогноз диаметра развития гнезда (Дьянченко, 1998). Численность и биомасса населения муравейника определялась по методике А.А. Захарова (1978), Данная работа проведена на 500 муравейниках

Таблица 1. Основные параметры муравейников рыжих лесных муравьев Беловежской пуци ($n=500$ муравейников; 320 – *F. polystena*; 180 – *F. rufa*)

Вид	Размерные классы	Диаметр насыпного купола, см	Численность муравьев, тыс. шт.	Биомасса, кг	Кол-во кормовых дорог	Площадь кормовых участков, га
<i>F. rufa</i>	1	40	120±17.3	1.6±0.23	1	
<i>F. polystena</i>			139±63.9	1.7±0.78	1	
<i>F. rufa</i>	2	60	113±13.5	2.3±0.18	2	
<i>F. polystena</i>			262±12.3	3.2±0.15	2	0.22
<i>F. rufa</i>	3	80	338±12.0	4.5±0.16	3	0.45
<i>F. polystena</i>			737±47.5	9.6±0.58	4	0.76
<i>F. rufa</i>	4	100	662±37.6	8.8±0.50	4	0.72
<i>F. polystena</i>			1615±69.7	19.7±0.85	4	1.38
<i>F. rufa</i>	5	120	774±45.1	10.3±0.60	4	0.62
<i>F. polystena</i>			2131±100.8	26.0±1.23	5	1.71
<i>F. rufa</i>	6	140	-	-	4	0.35
<i>F. polystena</i>			2754±109.0	33.6±1.33	6	1.42
-			-	-		
<i>F. polystena</i>	7	160	3270±162.3	39.9±1.98	6	1.33
<i>F. rufa</i>			1955±209.0	26.0±2.78	4	1.15
<i>F. polystena</i>	8	180	3418±393	41.7±0.48	7	1.28
-			-	-		
<i>F. polystena</i>	9	200	3795±168.8	46.3±2.06	8	0.97
-						
<i>F. polystena</i>	10	220	3967±34.4	48.4±0.42	7	1.08
-						
<i>F. polystena</i>	11	240	4320±60.7	52.7±0.74	8	2.77
-						
<i>F. polystena</i>	12	260	5164±114.8	63.0±1.40	8	2.95
-						
<i>F. polystena</i>	19	400	6106±639.3	74.5±7.80	12	2.53

(320 – *F. polyctena* и 180 – *F. rufa*) при этом учитывалось количество кормовых дорог и площадь кормового участка (га).

Результаты. Результаты промеров отводков первого года формирования показали, что потенциальные возможности дальнейшего роста и развития имеют те муравейники, у которых при диаметре купола 60 см высота достигает 16 см, при диаметре купола 70 см высота – 25-30 см (второй показатель характерен для вторичных гнезд).

На основании численности и биомассы муравейников, а так же учетных данных по количеству кормовых дорог и площади кормового участка были рассчитаны цифровые параметры по данным показателям для различных размерных классов указанных видов муравьев (таблица).

Таким образом, принимая за константу показатель высоты сформированного отводка по отношению к диаметру купола, можно прогнозировать потенциальные возможности муравейника, его дальнейшего развития.

Определив видовую принадлежность муравейника и диаметр купола, пользуясь данными таблицы, можно принять за основу его остальные цифровые показатели. Данные, полученные в Беловежской пушче, могут иметь эталонные значения для других биоценозов.

EXPRESS IDENTIFICATION OF THE BASE PARAMETERS OF HILLS OF RED WOOD ANTS

N.G. Dyachenko
Belovezhskaya Pushcha, Brest region, Byelorussia

МУРАВЬИ И ЗАЩИТА ЛЕСА

Материалы XII Всероссийского мирмекологического симпозиума,
Новосибирск, август 2005 г.

ANTS AND FOREST PROTECTION

Materials of the XII All-Russian Myrmecological Symposium,
Novosibirsk, August 2005

ИНТЕРНЕТ-МИРМЕКОЛОГИЯ, ИЛИ ЧТО ПОЛЕЗНОГО И ЧТО ИНТЕРЕСНОГО О МУРАВЬЯХ ЕСТЬ В ИНТЕРНЕТЕ

В.А. Красильников

автор сайта www.Lasius.narod.ru

г. Мариинский Посад, Чувашская Республика

Lasius@yandex.ru

Интернет-мирмекологией мы называем создание и использование информационных и иных ресурсов в Интернете, посвященных муравьям и всему, что так или иначе связано с деятельностью этих общественных насекомых и людей, их изучающих или создающих что-либо о них, а также для муравьев или против них. Информационные ресурсы Интернета, посвященные муравьям (Интернет-мирмекология в широком смысле) достаточно разнообразны и в последние годы стали весьма многочисленными. Это и сайты лабораторий и университетов, где работают мирмекологи, сайты специализированных научных журналов и издательств, мирмекологические форумы для обмена информацией, сайты любителей, личные профессорские странички, энциклопедии и справочники, образовательные ресурсы, странички дизайнеров и художников и так далее.

Общее число сайтов во всемирной сети, на которых имеется хотя бы несколько страниц, посвященных муравьям, по нашим подсчетам в течение последних 5 лет исчисляется почти семью сотнями. Однако, специализированных только на муравьях сайтов на порядок меньше (от 50 до 150, в зависимости от используемых критериев оценки), а подготовленных профессионалами или на профессиональном уровне всего несколько десятков. В Рунете (в русскоязычной части Интернета), до появления нашего сайта www.Lasius.narod.ru и страничек профессора В.Кипяткова на сайте Санкт-Петербургского университета, таковых не было вообще. Поэтому их можно признать первыми в мире русскоязычными муравьиными сайтами.

Поиск требует определенного уровня подготовки для быстрой ориентации во всемирной сети или знания адресов конкретных источников информации, посещение которых имеет смысл в целях, определяемых

пользователем. Простой поиск по ключевым словам, например, «муравей», «муравейник» или «мирмекология», приводит к нахождению поисковыми системами (www.yandex.ru, www.google.com) десятков тысяч соответствующих ссылок, многие из которых могут оказаться случайными (например: «Муравьев-Апостол»). Поэтому имеет смысл дать некоторые рекомендации для более результативного поиска и составить рекомендуемый список для мирмеколога.

Во-первых, нет смысла искать по одному ключевому слову, даже, если это ваша фамилия, хоть и редкая. Необходим расширенный поиск с несколькими параметрами. Во-вторых, поиск с использованием только русских слов пока дает очень незначительный и порой курьезный результат (мотороллер «Муравей»), по причине, незрелости Рунета. А, значит, в-третьих, поиск лучше вести с использованием латинской терминологии. Но, даже набор научных имен может привести к обнаружению слишком большого числа ссылок на соответствующие сайты. И чем большее значение для человека имеет данный вид или род муравьев (листорезы *Atta*, лесные *Formica*, домовые *Monomorium*, огненные *Solenopsis*), тем большее число ссылок на него можно найти в Интернете. Но, часто это оказывается лишь упоминание какой-либо статьи в списке литературы.

Список конкретных ресурсов Интернета, узко специализированных только на муравьях (Интернет-мирмекология в узком смысле) необходимо начать с сайта Американского Музея Естественной Истории, созданного в 1995 году (www.research.amnh.org/entomology/social_insects), который можно назвать основополагающим или, даже «главным» (хотя, в Интернете главным никто быть не может по определению) в смысле привлечения к себе профессионалов мирмекологов. Благодаря интеграции с другими справочными сайтами, он позволяет вести поиск мирмекологических статей по авторам и по латинским биномам. Более полутысячи статей по систематике, таксономии и фаунистике муравьев там выложены в свободном доступе в виде полнотекстовых PDF-файлов (http://research.amnh.org/entomology/social_insects/ants/publications/ant_online_publications.html). На том же сайте находится цифровая версия «Муравьиной Библии Африки» (Congo Bible), посвященная муравьям Африки и созданная на основе фундаментальных работ Уилера, Арнольда и Болтона (<http://diglib1.amnh.org/>). Сайт создают Donat Agosti, один из ведущих мирмекологов, изменивший в конце 2004 года структуру и дизайн этого сайта (www.antbase.org) и Brian Taylor (University of Nottingham)- автор раздела «The Ants of (sub-Saharan) Africa» (до 2005 – «Ants of West Africa») с полным обзором и фотографиями около 2 тыс. видов муравьев Африки (www.antbase.org/ants/africa/antcover.htm).

Вторым наиболее информативным и профессиональным ресурсом следует назвать сайт о муравьях Австралии, с подробным иллюстрированным определителем и описанием всех надвидовых таксонов, пол-

ным списком и синонимией видов, подробной библиографией (www.ento.csiro.au/science/ants/default.htm, 2001), также созданный профессиональными мирмекологами (Steve Shattuck и Natalie Barnett). Из других региональных ресурсов надо отметить сайты о муравьях Японии «Ant Image Database (Japan)» (www.ant.edb.miyakyo-u.ac.jp) и Калифорнии (www.antweb.org, с подразделом о муравьях Мадагаскара, 2002). Оба эти сайта хорошо иллюстрированы цветными фотографиями всех видов местной фауны, как и сайт о муравьях Коста-Рики «Ants of Costa Rica» (www.evergreen.edu/ants/AntsofCostaRica.html, автор – John T. Longino). Начато создание сайта, посвященного экзотической мирмекофауне Борнео и Малайзии (www.antbase.de, автор – Dr. Martin Pfeiffer/University of Ulm).

Наиболее полно в Интернете представлена систематика и таксономия семейства муравьев (Formicidae). Исчерпывающую информацию о числе таксонов любого уровня, авторах, первоисточниках и датах описания видов можно найти на сайтах «Hymenoptera Name Server» (www.atbi.biosci.ohio-state.edu:8880/hymenoptera/), «Hymenoptera On-Line» (http://iris.biosci.ohio-state.edu/hymenoptera/hym_db_form.html) и «Integrated Taxonomic Information System (ITIS)», в американской (www.itis.usda.gov) и канадской версиях (www.sis.agr.gc.ca/pls/itisca/). Подробное систематическое описание всех североамериканских муравьев находится на сайтах «Online Catalog of Ants of North America» (www.cs.unc.edu/~hedlund/dev/ants/catalog/, 2002), созданном Кве Hedlund, (University of North Carolina) и «The Ants of North America» (www.utep.edu/leb/antgenera.htm, 2003), созданном William and Emma Mackay, (University of Texas, El Paso).

Существуют даже ещё более узкоспециализированные на отдельных подсемействах муравьев сайты. Это посвященный кочевым муравьям Нового Света из подсемейства Ecitoninae сайт «New World Army Ants» (www.armyants.org), созданный в 2000 году мирмекологами Roy R. Snelling и C. Gordon, сайт о древесных муравьях подсемейства Pseudomyrmecinae (<http://entomology.ucdavis.edu/faculty/ward/index.html>), который создал крупнейший по ним специалист Phillip Ward. И, появившийся в 2003 году, сайт о муравьях-понеринах (подсемейство Ponerinae, www.ponerine.org, автор С. А. Schmidt). Впрочем, существует ещё более десятка прикладных сайтов о муравьях-листорезах трибы Attini и столько же об огненных муравьях рода *Solenopsis*.

Отдельного упоминания заслуживает старейший сайт «FORMIS bibliography» (www.webluis.fcla.edu, www.cmave.usda.ufl.edu/~formis/) с библиографическим описанием почти 32 тыс. мирмекологических статей в он-лайнном режиме. Его упрощенную (в смысле дизайнера, но без потери информативности) версию практически полностью можно скачать на свой домашний компьютер, проводить полномасштабный поиск по любым ключевым словам и делать это, не выходя из лаборатории. К

сожалению, этот сайт обновляется довольно редко (примерно раз в год), и новейших статей там не найти.

Редким и исчезающим видам муравьев, включенным в Международную Красную книгу МСОП посвящены несколько страниц на сайте «IUCN Red List» (www.redlist.org). Сейчас там находится систематический список 152 охраняемых видов муравьев.

Наконец, нельзя не отметить сайт (www.myrmeecos.net), который можно признать мировым лидером по части превосходных фотографий муравьев, сделанных его автором (Alex Wild). Многие из размещенных там цифровых высококачественных снимков иначе как шедеврами мирмекологической фотографии и не назовешь. Их можно использовать как в научных, так и в эстетических целях, размещая в качестве фотообоев на экран монитора.

На фоне абсолютного преобладания англоязычных сайтов, в последние годы появились, и активно развиваются, (хотя, пока и уступают первым, как в дизайне, так и информационно), несколько испаноязычных (www.lamarabunta.org , www.formicidae.com , www.hormigas.org) и немецких сайтов (www.ameisenforum.de , www.antstore.de , www.ameisenschutzwaite.de , www.krungkuene.org). Существует и несколько французских страничек («Les Fourmis de France» – <http://perso.wanadoo.fr/jean-yves.bichaton/ecran.htm> , «Bread Ants/Tours University» – <http://perso.wanadoo.fr/fourmis.lenoir/Index.html> , «Les Fourmis» – <http://membres.lycos.fr/lesfourmis/> , «Site of the Ants» – <http://membres.lycos.fr/dmouli/> , «APEF: Association Pour l'Élevage des Fourmis» – <http://perso.wanadoo.fr/apef.france/> и другие), польские (<http://www.free.of.pl/m/myr/>) и т.д. Это далеко не полный список, т.к. перечисление всех региональных сайтов занимает несколько страниц текста.

Многие крупные отечественные мирмекологи уже имеют в Интернете свои личные странички: у профессора Г.М.Длусского на сайте кафедры проблем эволюции МГУ – www.evolution-theory-department.nm.ru/ru/staff/staff-pages/Dlussky/Dlussky.htm и у профессора В.Е.Кипяткова на сайте кафедры энтомологии СПбГУ – www.bio.pu.ru/win/entomol/Kiryatkov/index.htm. Или отдельные сайты (профессор Ж.И.Резникова – www.reznikova.net). На них в первую очередь представлены списки всех научных трудов, биографические данные, достижения. Но этого совершенно не достаточно.

Однако в Интернете представлены не только и не столько профессиональные специалисты, но и многочисленная армия любителей, которые содержат в искусственных гнездах муравьев, фотографируют их и обмениваются опытом такого содержания и другой полезной информацией. Например, двуязычный (deutsch-english) сайт Kurt Kuene (www.krungkuene.org), хорошо показывающий методику культивирования лабораторных семей муравьев. Ими же делаются попытки создать

некий интегрированный и всеобъемлющий сайт о муравьях (например, www.myrmecology.org, www.antcolony.org, www.myrmecology.info).

С той же целью было начато в 2003 году создание в Рунете и нашего сайта www.Lasius.narod.ru. В 2005 году его объем превысил 300 страниц (28 мегабайт и 1 тыс. файлов). На нем, в числе прочего, опубликованы впервые на русском языке биографии У.Уилера, К.Эмери, У.Брауна, а в 2004 году была впервые опубликована полная русскоязычная мирмекологическая библиография, составленная В.Зряниным. Её объем почти вдвое превышает ранее опубликованную русскоязычную часть всемирной мирмекологической библиографии Formis-2003. Если на начало 2005 года в Русской библиографии, выложенной на нашем сайте, было 1824 ссылки (статей, книг), то в Formis-2003 было всего около 1 тыс. русскоязычных ссылок. Таким образом, впервые стало общедоступно библиографическое описание практически всех статей и книг о муравьях, написанных на русском языке, либо русскоязычными авторами на других языках.

Наш сайт пополняется еженедельно, его посещаемость достигла 100 человек в сутки, и мы приглашаем всех мирмекологов к сотрудничеству (Ваши статьи и фотографии, зарисовки и стихи) во имя науки о муравьях, единственной и неповторимой.

INTERNET-MYRMECOLOGY: WHAT IS USEFUL AND INTERESTING ABOUT ANTS IN WWW

V.A. Krasilnikov

*author of sight www.Lasius.narod.ru, Chuvash Republic
Lasius@yandex.ru*

The author of the first Russian myrmecological site in Internet (www.Lasius.narod.ru) gives the review of the basic sources of the information about ants in WWW, considers and examines them. By Internet-myrmecology we name creation and use of information and other resources in WWW devoted to the ants and everything somehow connected with activity of these social insects and people, their studies or creation. There are approximately 700 sites in Internet now, and there are only some pages devoted to ants (Internet-myrmecology in a broad sense). Only a few sites are specialized on ants (from 50 up to 150 depending on used criteria of estimation), and some tens are prepared by professionals or on a professional level (Internet-myrmecology in narrow sense). In 2003-2005 more than 300 pages devoted to ants, their fauna and sistematics, behaviour and ecology, and also reviews of new scientific literature were open on www.Lasius.narod.ru. Our site is updated every week. About 100 people become our guests every day. We invite all myrmecologists to cooperation (and we are ready to publish your clauses and photos, sketches and verses).

МУРАВЬИ И ЗАЩИТА ЛЕСА

Материалы XII Всероссийского мирмекологического симпозиума,
Новосибирск, август 2005 г.

ANTS AND FOREST PROTECTION

Materials of the XII All-Russian Myrmecological Symposium,
Novosibirsk, August 2005

ОБЗОР ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОГО ИЗУЧЕНИЯ ОБУЧЕНИЯ И ОСОБЕННОСТЕЙ ЗРЕНИЯ ШМЕЛЕЙ

А. В. Черненко

*Новосибирский Государственный университет ,
Институт систематики и экологии животных СО РАН
bumblebeezz@gmail.com*

Исследования цветового зрения шмелей дает уникальную возможность понять соотношение между сенсорными возможностями насекомых и характеристиками посещаемых ими растений. Особенности зрения шмелей в последние годы посвящено много работ (Gumbert et al 1999; Dyer, Chittka 2004; Kevan 1996; Waser & Chittka 1998; Spaethe et al 2001; Spaethe & Chittka 2003; Chittka et al 1999 и др.).

Известно, что в процессе фуражировки шмели ориентируются визуально, используя для оценки направления положение Солнца и поляризацию неба. Показано, что шмели также способны к сбору углеводной пищи за пределами гнезда в полной темноте, ночью, при этом они удаляются от гнезда не более чем на 1 метр. В такой ситуации шмели ориентируются по пахучим меткам (Chittka et al 1999). Следовые феромоны выделяются железами предплюсны (тарзальные железы). При этом шмели способны не только ориентироваться в темноте, но и оценивать расстояние.

Как и все перепончатокрылые, шмели способны воспринимать ультрафиолетовый свет. Чувствительность к ультрафиолету может быть использована для оптимизации фуражировки шмелей, в частности, при их использовании в теплицах. Так, показано, что при покрытии теплиц материалом, пропускающим ультрафиолет, эффективность опыления шмелями томата была в два раза выше, чем при покрытии материалом, ультрафиолет не пропускающим (Dyer & Chittka, 2004). Показано также, что шмели воспринимают изменение цвета, когда изменено количество ультрафиолетовой составляющей (Dyer & Chittka, 2004; Chittka et al., 1994).

Известно, что из-за значительных различий зрения человека и насекомых, цветы, которые нам кажутся белыми, не воспринимаются насекомыми в белом цвете. Считается что цвет – это основной показатель, по которому насекомые находят и распознают цветы (Karl von Frisch, 1914) Большинство цветов, которые мы видим как красные, го-

лубые или желтые, отражают УФ-свет, однако «человеческий» белый цвет чаще всего УФ-свет поглощает. Поэтому мы, не воспринимая УФ-свет видим, их белыми, а насекомые видят их цветными. Белые же цветы, которые отражают ультрафиолет, встречаются крайне редко, а может и вообще не существуют. Из-за своей способности к поглощению УФ, белые цветы становятся плохо заметны на фоне окружающей среды (стеблей, веток, травы и т. д.), цвет которой является для насекомых нейтрально окрашенным. Недавние исследования на медоносных пчелах показали, что они не воспринимают яркость цветов и испытывают значительные трудности при ассоциации белых цветов как источников пищи. Другие опылители (не пчелы) вообще избегают этих источников пищи. У белых цветов есть дополнительные механизмы привлечения, направленные на другие сенсорные системы потенциальных опылителей: форма (особенности симметрии), направляющие опылителей бороздки и др. (Длусский, 1998; 1994; 2001).

В семьях шмелей рабочие разных размеров выполняют различные функции: крупные функционируют как фуражиры, мелкие выполняют гнездовые работы. Недавно, на примере *Bombus terrestris* было показано, что эти различия связаны еще и с разным устройством глаз индивидуальных рабочих: крупные рабочие имеют расширенные диаметры фасеток наряду с уменьшенными внутриомматидийными углами. Таким образом, увеличивается общая чувствительность и разрешение изображения сложного глаза шмеля. При этом для мелких рабочих для обнаружения исследуемого объекта требовалась 7 омматидий, в то время как для крупных рабочих необходим был один омматидий (Sraethe & Chittka, 2003). Это также имеет смысл в условиях низкой интенсивности света утром и вечером, когда крупные фасетки дают возможность совершать вылеты раньше и заканчивать позже. Кроме крупных рабочих увеличенные фасетки имеют шмелиные самцы. У них увеличенные омматидии используются при поисках самок в полете.

В терминах оптимальной теории фуражировки (Ariel), время поиска для шмелей является ключевой переменной, зависящей от размера цветов и их цвета. Для цветов большого размера время поиска хорошо согласуется с их контрастом на окружающем фоне, при этом шмели используют рецепторы для различения УФ, синего и зеленого цветов. Пространственное разрешение шмелиного зрения ограничено не только углом внутри омматидия, но также последующей обработкой сигнала. Когда шмель находится в движении, временные ограничения в работе соответствующих нейронов могут стать лимитирующими для обнаружения цветка. Когда шмель перемещается по лугу с цветами, контраст каждого цветка со своим фоном уменьшается, и пространственное разрешение также уменьшается. С возрастанием скорости полета, время, за которое цветок проходит через восприимчивую область нейронного канала, уменьшается. По достижении некоторой критической скорости шмели перестают замечать цветы. В экспериментах с мерца-

ющими стимулами было показано, что шмелю требуется 10 мсек., чтобы определить цвет объекта, при этом на обработку нейронами сведений, исходящих от зеленых рецепторов, расходуется половина этого времени. Для обнаружения цветка существенную роль играет высота полета шмеля. Для крупных цветов эта высота составляет 52 мм, для мелких может опускаться до 15мм. (Spraethe et al., 2001).

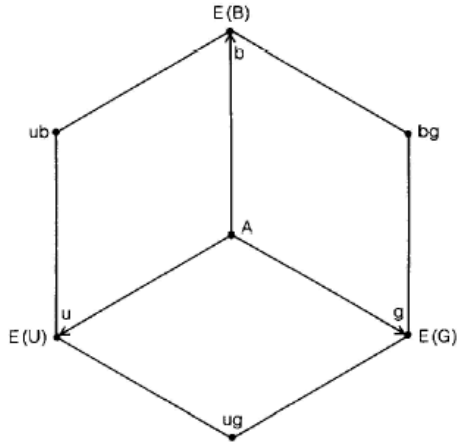


Рис. 1. Гексагональная цветовая модель

Шмели способны решать весьма сложные, требующие ассоциативной цветовой памяти, при этом жертвуя скоростью фуражировки. Скоростью фуражировки считают отношение количества обследованных шмелем цветов к общему времени фуражировки (Chittka et al, 2003) В недавних лабораторных экспериментах проверяли, как шмели выбирают, какой из цветов посетить, в зависимости от наличия в нем сиропа и цвета самого цветка (Dyer 2003; Dyer & Chittka, 2003). Использовали награждаемые искусственные цветы, содержащие сироп, и различно окрашенные «пустые» цветы. Пустые цветы экспериментаторы назвали дистракторами, то есть отвлекающими. Предварительно шмелей обучали отличать награждаемые цветы от «пустых», руководствуясь различиями в цвете у награждаемых и пустых цветов. Использовалась гексагональная модель цветового зрения шмелей (Chittka, 1992; Menzel, 1990). Система цветового зрения насекомых трехрецепторна – ультрафиолет(E(U)), зеленый (E(G)), и голубой(E(B)) цвета. Рецепторные сигналы E(U), E(G) и E(B) представляются как векторы с углом между ними в 120° в виде шестиугольника (см рис. 1.) Эти три вектора отходят от т. А, которая означает место сосредоточения нецветных стимулов (то есть черный и белый цвет). Длина каждого вектора варьирует от 0 (когда нет возбуждения рецептора) до 1 (когда возбуждение рецептора максимально). Таким образом, каждый цвет в этой модели имеет 3 координаты E(U)/E(B)/E(G).

Координаты определяются по длине волны (то есть для длины волны 550нм (зеленый цвет) U=0; B=0; G=1):

$$u = U / (U + B + G)$$

$$b = B / (U + B + G)$$

$$g = G (U + B + G)$$

$$E(U) = U/(U + 1)$$

$$E(B) = B/(B + 1)$$

$$E(G) = G/(G + 1)$$

В опытах с различением искусственных цветков оказалось, что для различения больших цветовых расстояний (расчет расстояния проводился по гексагональной схеме, расстояние 0.217) шмели быстро принимали решения с высокой степенью точности, для различения меньших цветовых расстояний (0.102) точность уменьшается, а время различения увеличивается. При этом после длительной тренировки шмели научаются различать очень близкие цвета за короткое время. Длительная тренировка означает многократные посещения цветов шмелями. Шмелей учат различать близкие цвета, используя два вида тренировки: дифференциальная подготовка – когда цвет предъявляется с отвлечением (то есть с использованием дистракторов), и абсолютная подготовка – когда цвет предъявляется без отвлечения (Dyer & Chittka, 2003, 2004a). В случае дифференциальной подготовки у шмелей формируется долговременная память (до 12 дней).

Одним из объяснений способности шмелей различать близкие цвета после подготовки является наличие в природе цветов-мимикраторов. Они очень сходны со своими моделями, но содержат при этом меньше нектара. Однако в природе численность цветов-подражателей крайне невелика, и потенциальные способности шмелей проявились в лабораторных опытах. Есть и другое объяснение. Цветовое расстояние, которое шмели способны различать (по гексагональной модели) соответствует цветовому расстоянию, демонстрируемому растениями, имеющими близкую окраску цветков в природе между собой. Это необходимо для различия этих цветов шмелями-опылителями в условиях крайнего многообразия цветов в природе и различного содержания в них. Кроме этого, шмели имеют врожденные предпочтения цветов и форм и способны к генерализации после обучения. Обычно считается, что выбор цветов идет под влиянием врожденных предпочтений только для первых посещений цветов. После того, как визиты будут награждены, опыт будет связывать награду и выбор цветка. В эксперименте (Gumbert et al 1999) исследован выбор цветов шмелем среди искусственных цветов различного цвета после интенсивной тренировки шмеля на других цветах. При этом шмель выбирал новый цвет в соответствии с предыдущим опытом, если цвета, используемые в подготовке шмеля, имели сходство с вновь предлагаемыми. Если цвета различались – выбор говорил об обобщении цветов, то есть происходила генерализация признаков. Если же цвета отличались значительно, на выбор не могли влиять предшествующая подготовка и врожденные предпочтения. Различия в частотах выбора не могли быть объяснены никакими физическими свойствами цветов, кроме преобладающей длины волны, поэтому

длина волны была взята в качестве параметра, отражающего восприятие цвета. Полученные данные согласуются с аналогичными данными по медоносным пчелам: на выбор цветков влияет не только врожденные предпочтения, но также и опыт. Выбор среди похожих цветов определяется обобщением узанного цвета.

Шмели демонстрируют врожденные предпочтения к желтому и голубому по сравнению с другими цветами (Simons & Plowright 2003) и к радиальной форме цветков по сравнению с концентрической или не разбитой на сектора. Пчелы же предпочитают зеленые и голубые цвета и также радиальные формы..

Таким образом, изучение механизмов визуальной информационной обработки в значительной степени позволит понять экологию поведения фуражировки шмелей.

Работа поддержана грантами РФФИ 05-04-48104 и Президиума РАН по программе «Происхождение и эволюция биосферы».

REVIEW OF THE EXPERIMENTAL STUDY OF LEARNING AND PARTICULARITIES OF VISION OF BUMBLEBEES

A. V. Chernenko

Novosibirsk State University

*Institute of Animal Systematics and Ecology, SB RAS, Novosibirsk
bumblebeez@gmail.com*

Recent results in a field of experimental study of learning and colour vision in bumblebees are reviewed. Bumblebees are able to perceive ultraviolet spectrum and this allows insects to orient under conditions of insufficient luminosity. They are also capable of orientation in full darkness, using odour scents. Bumblebees show inherited preference for flowers of definite colours and shapes, namely, of yellow and blue colours of the radial shape. Basing on peculiarities of their vision the bumblebees are capable of solving rather complex problems, herewith trading off foraging speed for accuracy. The ability to the so called safe-control, i.e. preference for a large but delayed reward over a small but immediate one has been recently demonstrated in honey bees. This can be considered a perspective direction for studying behavioral aspects of foraging in bumblebees.

МУРАВЬИ И ЗАЩИТА ЛЕСА

Материалы XII Всероссийского мирмекологического симпозиума,
Новосибирск, август 2005 г.

ANTS AND FOREST PROTECTION

Materials of the XII All-Russian Myrmecological Symposium,
Novosibirsk, August 2005

ДИАГНОСТИКА СОСТОЯНИЯ КОМПЛЕКСОВ *FORMICA AQUILONIA* НА СЕВЕРЕ МОСКОВСКОЙ ОБЛАСТИ

Н.А. Штучный

Московский Государственный Университет леса
Aerotec@yandex.ru

Муравьи (отряд Hymenoptera, семейство Formicidae) играют важную положительную роль в жизни леса. Они эффективно защищают леса от многих опасных хвое- и листогрызущих вредителей, являются активными почвообразователями, способствуют расселению растений, обеспечивают увеличение численности других лесных энтомофагов.

Наиболее заметна в лесу деятельность рыжих лесных муравьев (группы *Formica rufa*), имеющих наиболее крупные поселения, занимающих в благоприятных условиях целые лесные массивы и контролирующие все ярусы насаждения (Захаров, 1998).

Материал и методика

Полевые исследования проводились в 91-м и 92-м кварталах Воря-Богородского лесничества Щелковского учебно – опытного лесхоза. На площади исследований доминирует северный лесной муравей (*Formica aquilonia*), относящийся к группе *Formica rufa*.

Оптимальными условиями обитания для этого вида в Московской области являются еловые леса возрастом от 50 лет и старше, полнотой 0.6 – 0.7. При заселении муравьями территории они могут выбрать лучшие для себя биотопы. С увеличением размеров комплекса выше становится конкуренция за место обитания. Муравьи в процессе расселения по территории, при достаточно высокой плотности поселения, вынуждены занимать менее пригодные для обитания пространства. Было изучено более ста лет назад что, каждая семья *Formica aquilonia* держит собственную охраняемую территорию, на которой муравьи охотятся и собирают падь. Развитие комплекса муравейников длится достаточно долго, до нескольких десятилетий, за это время насаждения, находящиеся в удовлетворительном состоянии во время начала расселения муравьев, начинают утрачивать устойчивость к вредителям и болезням. Поскольку леса Московской области испытывают высокую антропогенную нагрузку,

старение древостоя в них происходит быстрее, чем в лесах удаленных от промышленных центров.

В процессе развития комплекса, с ухудшением состояния древостоя, изначально менее пригодные для обитания пространства становятся не подходящими под экологические требования северного лесного муравья, и обитающие в их семьи *Formica aquilonia* уже не смогут интенсивно осваивать новые площади, а будут, скорее всего, поддерживать численность семьи на одном уровне.

Таковыми неблагоприятными (лимитирующими) факторами могут быть:

- повышенная влажность места обитания. Муравьи в нормальных условиях поддерживают в муравейнике температуру 26-28°C и влажность около 90%. Дополнительная влага провоцирует развитие грибов в гнездах. Муравьи вынуждены строить более мощные гнездовые валы, что отнимает много сил у семьи;

- уплотненная почва. На зиму муравьи уходят в подземные ходы. Более уплотненная почва промерзает глубже, а значит, часть семьи за зиму погибнет;

- неудовлетворительное санитарное состояние древостоя. Большинство муравейников *Formica aquilonia* расположены под деревом первого яруса. При его усыхании происходит резкое изменение светового и теплового режимов гнезда. Приспособиться к новым условиям муравьи успевают только за несколько лет. Тем временем гнездо останавливается в росте, а охотничья территория семьи сужается.

На данный момент в Воря-Богородском лесничестве обследовано 150 гнезд, занимающих площадь около 13.0 га.

Инвентаризация и картирование комплекса включали измерение параметров муравейников (диаметры вала и купола, высоты гнезда и купола), указывались также форма гнезд, состояние, степень зарастания травами, количество кормовых и обменных дорог. Муравейники были пронумерованы в натуре и нанесены на квартальный план.

В выделах, где находились муравейники, были заложены пробные площади, на них отмечали тип леса, состав насаждения, характер подраста, а также напочвенный покров.

Проанализировав дорожную сеть муравьев и лесорастительные условия, муравейники Воря-Богородского лесничества были разбиты на 7 групп.

На перечисленных участках с 2001 года проводились ежегодные измерения параметров, жизнедеятельности северного лесного муравья и состояния леса.

Анализируя все признаки активности муравьев в лесу, можно разделить их на быстро изменяющиеся и более или менее постоянные.

1. Быстро изменяющиеся признаки:

- количество фуражиров на дорогах может изменяться в несколько раз в течение дня;

Таблица 1. Основные характеристики комплекса *Formica aquilonia*

Группа муравейников	Средний диаметр купола в группе, м	Плотность поселения, кв. м /га	Средняя категория состояния древостоя	Тип леса	Возраст насаждения, лет	Полнота
I	1.14	11.9	2.8	Ельник долгомошник	85	0.6
II	1.13	8.9	3.5	Ельник черничник	70	0.6
III	0.97	7.0	3.5	Сосняк сложный	80	0.7
IV	1.21	15.1	3.5	Ельник долгомошник + Сосняк черничник	75	0.6
V	0.80	7.5	2.4	Ельник долгомошник	90	0.8
VI	0.72	9.9	2.5	Ельник черничник	80	0.6
VII	0.95	12.1	2.9	Сосняк долгомошник	80	0.5

- количество дорог может изменяться при наличии или отсутствии большого количества пищи, сконцентрированной в одном месте;

- охраняемая территория зависит от интенсивности фуражиров на дорогах и количества самих дорог, значит, также подвержена быстрым изменениям в течение короткого периода времени;

- кормовой спектр муравьев. Данный параметр изменяется в течение сезона, в течение суток и зависит от многих факторов – типа леса, условий увлажнения, погодных условий, наличия пригодных в пищу насекомых на данном участке;

- освещенность гнезд и полога леса зависит от облачности и может многократно изменяться в течение дня;

2. Медленно изменяющиеся признаки:

- размеры муравейников (диаметры вала и купола, высоты вала и купола). Муравьи полностью перемешивают хвою гнезда за 2-3 дня. Было проведено профилирование около сотни гнезд, их форма и размеры купола поддерживаются примерно постоянными в течение периода активности муравьев;

- форма муравейника держится постоянной во время всего лета, наблюдается лишь незначительное оседание купола после затяжных дождей;

- состояние муравейников требует достаточно точной диагностики. Для оценки состояния гнезда принимается во внимание сразу не-

сколько показателей – количество дорог, активность фуражиров на них, состав хвои на куполе, форма купола и другие. На основе полевых исследований можно утверждать, что муравьи не покидают гнездо в одночасье, а при изменении экологических условий в неблагоприятную для них сторону, процесс оставления муравейника длится не менее одного сезона;

- место расположения муравейников. Муравьи строят свои гнезда на несколько лет, выбирая наиболее оптимальные условия. Трансформацией места гнездования может быть образование отводка, на которое требуется не менее одного сезона.

- травянистая растительность напочвенного покрова и травы, растущие на муравейниках. Травянистая растительность вблизи муравейников отличается от окружающей, потому что муравьи питаются семенами трав, выгрызая эласмосомы, бросают сами семена около гнезд.

Состояние лесонасаждений

Как известно, муравьи, являясь компонентом лесной экосистемы, находятся в зависимости от состояния лесной среды и, несомненно, сами оказывают на нее влияние (Захаров, 1978, 1998; Голосова 1998).

На участках исследования произрастают старые ельники с большой долей сосны в составе. Данные насаждения по своим экологическим параметрам являются благоприятными для жизни северного лесного муравья.

В 91-м и 92-м кварталах Воря-Богородского лесничества основные типы леса относятся к ельникам – зеленомошникам, редко встречаются ельники – долгомошники. Средний возраст насаждений составляет 85 лет. Поселение северного лесного муравья расположено в 500 м от крупной автомобильной дороги А-107 с интенсивным движением транспорта. Здесь же граница комплекса муравьев проходит вдоль дачных участков. Протяженность комплекса вдоль дач составляет около 600 м. Санитарное состояние древостоя в зоне до 50 м от поселка удовлетворительное, поскольку дачники вырубают сухие деревья, используя древесину для хозяйственных целей. Однако захламленность бытовыми отходами прилегающей к дачам территории высокая. В глубине леса имеются куртинные усыхания старых елей, а один выдел (квартал 92, выдел 26) на 80 % состоит из сухих елей, обработанных короедом-типографом.

Антропогенное воздействие на муравьев, расположенных вблизи дачного поселка имеет негативные стороны:

- возникает фактор беспокойства муравьев;
- отмечено захламливание мест вблизи муравейников, затрудняющее проход муравьев к гнезду и от него;
- имеются случаи механического разрушения купола муравейника.

Состояние насаждений на участках исследования ухудшилось к настоящему времени, по сравнению с анализом, проведенном в 2001 году.

Коэффициент корреляции между изменением среднего диаметра купола муравейников в группах за 4 года и изменением состояния насаждений равен -0.75 и является достоверным для уровня значимости $P 0.95$. Полученная зависимость указывает на уменьшение диаметра купола муравейников с ухудшением состояния насаждений. Динамика диаметра купола является важной диагностической характеристикой состояния комплекса муравейников. С увеличением степени депрессии древостоя, возможно, следует ожидать отрицательные годовые приросты муравейников по диаметру купола.

Выводы

Полученные результаты указывают на высокую пластичность *Formica aquilonia* как вида, способного успешно развиваться в приспевающих и спелых смешанных хвойных древостоях, с разной степенью увлажнения, от черничного типа леса до долгомошного с долей осои в напочвенном покрове до 50%. Адаптируясь к жизни в переувлажненных местах, муравьи создают массивные гнездовые валы, препятствующие распространению влаги в гнездо.

Более чувствительны муравьи к солнечному свету. Обитая в древостоях с полнотой 0.6 комплексы северного лесного муравья находятся в лучшем состоянии, чем в биотопах с полнотой 0.8, густым подлеском и развитым напочвенным покровом, где гнезда частично деградируют.

Стоит отметить достаточно четкие и быстрые реакции муравьев на процессы, происходящие в лесной среде. А также адаптацию к жизни в местах с высокой антропогенной нагрузкой.

При невысокой рекреационной нагрузке, например, вырубке сухостоя, муравьи показывают положительную реакцию на изменение плотности древостоя и условия освещенности. Однако усиленное изменение леса человеком захламление мусором, уплотнение почвы и снятие ее минерального слоя резко отрицательно сказывается на состоянии комплексов *Formica aquilonia*.

CONDITION DIAGNOSTICS OF *FORMICA AQUILONIA* COMPLEXES IN THE NORTH PART OF MOSCOW AREA

N.A. Shtuchny
Moscow State University of Forest
Aerotec@yandex.ru

The present description is the result of field inventories of *Formica aquilonia* anthills condition in the north part of the Moscow area. The influence of anthrop factor was analyzed. Low intensity of this factor reveals positive reactions on ants, and increasing human influence on *Formica aquilonia* inflicts stress, respectively. The correlation between development of anthills and condition of trees was revealed in places of dwelling during surveys of current spice.

МУРАВЬИ И ЗАЩИТА ЛЕСА

Материалы XII Всероссийского мирмекологического симпозиума,
Новосибирск, август 2005 г.

ANTS AND FOREST PROTECTION

Materials of the XII All-Russian Myrmecological Symposium,
Novosibirsk, August 2005

ЛИТЕРАТУРА

- Адаховский Д. А. Муравьи (*Hymenoptera, Formicidae*) Удмуртии: фауна, распространение и экология // Вестн. Удм. ун-та. Биология. № 10. С.179-190.
- Антропов А.В., Хрусталева Н.А. 2003. Общественные осы как новые объекты медицинской дезинсекции. // Материалы Всероссийской научной конференции посвященный 70-летию НИИ Дезинфектологии. II том. М. ИТАР-ТАСС 22-24 октября 2003 г.
- Антропов А.В., Хрусталева Н.А. 2002. Общественные осы (*Insecta Hymenoptera Vespidae*) как потенциальные объекты медицинской дезинсекции // Ж. РЭТ-инфо 2002г. № 4 с. 10-15.
- Анциферов В.М. 1971. К количественному анализу населения муравьев в горных еловых лесах Заилийского Алатау // Муравьи и защита леса. С. 10-11.
- Апостолов Л.Г., Лиховидов В.Е. 1973. Влияние рыжих лесных муравьев на куколок зеленой дубовой листовёртки в условиях Юго-Восточной Украины // Экология. №2. С. 106-107.
- Апостолов Л. Г., Малий Е. Н. 1981 Некоторые вопросы экологии лугового муравья *Formica pratensis* Retz. и его значение как энтомофага в условиях лесных биогеоценозов Крыма // Надзор за вредителями и болезнями леса и совершенствование мер борьбы с ними. М. С. 14 – 16.
- Арбиб М. 1976. Метафорический мозг. М.: Мир. 295 с.
- Арнольди К. В. 1937. Жизненные формы муравьев // Докл. Акад. Наук СССР. М. С. 343-345.
- Арнольди К.В. 1968. Зональные зоогеографические и экологические особенности мирмекофауны и населения муравьев Русской равнины // Зоол. журн. Т. 47, вып. 6. С. 39-61.
- Арнольди К.В., Гримальский В.И., Демченко А.В., Дмитриенко В.К., Захаров А.А., Кипятков В.Е., Купянская А.Н., Резникова Ж.И. 1979. Изучение экологии муравьев // Муравьи и защита леса. С. 156-171.
- Арнольди К.В., Длусский Г.М. 1978. Надсемейство *Formicoidea*. Семейство *Formicidae* – Муравьи // Определитель насекомых Европейской части СССР. Л.: Наука. Т. 3, ч. 1. С. 519–556.
- Астафьев В.М. 1970. Видовой состав и стациональное распределение муравьев Среднего Поволжья (лесостепная и степная зоны) // Матер. 4-й зоол. конф. педагогич. ин-тов РСФСР. Горький. С. 161–162.

-
- Астафьев В.М.* 1971. Фауна и экология муравьёв Среднего Поволжья (лесостепная и степная зоны). Автореф. канд. дисс. Куйбышев. 20 с.
- Астафьев В.М.* 1974. Мирмекофауна некоторых биотопов низменного Поволжья и приволжской возвышенности // Научн. тр. Куйбыш. гос. пед. ин-та. Т. 139. С. 66–77.
- Астафьев В.М.* 1987. Формирование видового населения муравьев в агроценозах полевых культур // Проблемы почв. зоологии: Тез. докл. IX Всес. сов. Тбилиси. С. 19–21.
- Астафьев В.М.* 1988. Особенности населения муравьев в степных ассоциациях Самары и Большого Кинеля и необходимость охраны полезных видов // Охрана животных в Среднем Поволжье. Куйбышев. С. 65–73.
- Атанасов Н., Длусский Г.М.* 1992. Фауна на Бългaрия. 22. Hymenoptera, Formicidae. София. 310 с.
- Афиногенов А.З., Золотарева С.Н.* 1988. Опыление растений шмелями в Западной Сибири. М. С. 216-218.
- Балаян В.М., Короткий Р.М.* 1987. Химический язык насекомых. М. 276 с.
- Баканова Е.И., Алексеев М.Н.* Использование средств в аэрозольной упаковке для борьбы с осами. // Материалы Всероссийской научной конференции посвященный 70-летию НИИ Дезинфектологии. II том. М. Итар-ТАСС 22-24 октября 2003 г. С. 6-8.
- Бакшт Ф.Б.* 1990. Магнитные муравейники // Природа. № 7. С. 60-63.
- Бакшт Ф.Б.* 2001. Биотехнология добычи золота и мирмекология. / Золото Сибири. Геология, геохимия, технология, экономика. Тр. Второго Международного симпозиума. Красноярск: КНИИГиМС. С. 237-238.
- Бакшт Ф.Б.* 2001. Золотые муравейники/ Алмазы, золото и платиноиды Красноярского края. Красноярск: Красн. отд. ВМО. С. 81-86.
- Бакшт Ф.Б., Дмитриенко В.К.* 1991. Минералогический состав гнезд рыжих лесных муравьев/ Муравьи и защита леса. М.: АН СССР. С. 25-27.
- Бакшт Ф.Б., и др.* 1991. Нетрадиционные области применения капаметрии. IV Всесоюзный съезд по геомагнетизму, часть 3. Владимир-Суздаль: ИФЗ АН СССР. С. 67-68.
- Бакшт Ф.Б., Петрова О.Ю., Руднев С. В.* 1991. Экофизическое исследование системных свойств куполов муравейников с целью биомониторинга/ Биологические аспекты прогнозирования землетрясений. М.: ИФЗ АН СССР. С. 48.
- Баранова О.Г.* 2002. Местная флора Удмуртии: анализ, конспект, охрана. Ижевск. 199 с.
- Блинов В.В.* 1991. Стациональное размещение муравьев в Березинском заповеднике // «Муравьи и защита леса»: Матер. IX Всес. мирмекол. симп. М. С. 75 – 78.
- Бейко В. Б., Карцев В. М., Мазохин-Поршняков Г. А.* 1981. Сравнение пищевой и гнездовой ориентации у складчатокрылых ос (Hymenoptera, Vespidae) // Зоол. журн. Т.60. N7. С.1109-1112.

-
- Бейко В.Б., Березин М.В., Березина Н.В. и др. 1988. К охране пчелиных в Московской области //Насекомые Московской области. Проблемы кадастра и охраны. М.: Наука. С.154-159.
- Бейтелар К. 1997. Влияние температуры, регуляторов роста и шмелей на урожай баклажанов. Мир теплиц. № 2. С. 25-26.
- Березин М. В., Березина Н. В., Захваткин Ю. А. 1987. Видовой состав шмелей – опылителей клевера в учебно-опытном хозяйстве “Михайловское” // Известия ТСХА, выпуск 1, с. 185-191.
- Берман Д.И., Жигульская З.А., Лейрих А.Н. 1984 Биотопическое распределение и холодоустойчивость *Formica exsecta* Nyl. (Formicidae) на северо-восточной границе ареала (верховья Колымы) // Бюллетень Московского общества испытателей природы отделение биологии. Т. 89. Вып. 3. С. 47-59.
- Бернштейн Н.А. 1990. Физиология движений и активность. Сер. “Классики науки”. М.: Наука. 495 с.
- Бирюкова О. Б. 2003. Изучение пространственно-временных ниш муравьев на территории *F. aquilonia* Yagow в условиях Нижегородского Поволжья // Матер. XLI Междунар. студенч. конф. «Студент и НТП. Биология». С. 94.
- Благовещенская Н. Н. 1954.Основные виды пчелиных – опылителей люцерны в Ульяновской области. Автореф. дисс., Зоол. инст. АН СССР, Л.
- Блинов В.В. 1983. Изменение мирмекофауны при некоторых видах хозяйственной деятельности // Биологические основы освоения, реконструкции и охраны животного мира Белоруссии. Тез. докл. V зоол. конф. Минск: Наука и техника. С. 67-68.
- Богатырев Н.Р. 2001. Прикладная экология шмелей. Новосибирск. Изд-во гор. Центра развития образования. 158 С.
- Болотов И.Н., Подболоцкая М.В. 2003. Локальные фауны шмелей (*Hymenoptera, Apidae, Bombini*) Европейского Севера России: Соловецкие острова // Вестник Поморского университета. Серия «Естественные и точные науки». 1(3). С. 74-87.
- Брайен М.В. 1986. Общественные насекомые: экология и поведение. Пер. с англ. М.: Мир. 400 с.
- Буганин С.И. 1994а. Новые находки в фауне муравьев Ульяновской области // Матер. науч.-метод. конф. (секция биологии). Ульяновск. С. 16–17.
- Буганин С.И. 1994б. К фауне муравьев Ульяновской области // Насекомые Ульяновской области: Сер. «Природа Ульяновской области». Т. 5. С. 125–129.

-
- Буганин С.И., Исаев А.Ю. 1998. Мирмекофильные жесткокрылые и муравьи в Поволжье // «Муравьи и защита леса»: Матер. X Всерос. мирмекол. симп. М. С. 105–106.
- Буганин С.И., Перепелкин Д.О. 1990. Эколого-фаунистические комплексы муравьев Ульяновской области // Экология насекомых и их охрана: Межвуз. сб. науч. тр. Ульяновск. С. 116–121.
- Бугрова Н.М. 1987а. Многовидовые ассоциации муравьев в лесопарковой зоне Новосибирского Академгородка // Материалы VI Всесоюзного симпозиума. «Муравьи и защита леса». Новосибирск. С. 62-64.
- Бугрова Н.М. 1987б. Влияние рекреации на рыжих лесных муравьев в лесопарковой зоне Новосибирского Академгородка. // Материалы VI Всесоюзного симпозиума. «Муравьи и защита леса». Новосибирск. С. 65-68.
- Бугрова Н.М. Влияние сети троп и дорог на распределение муравьев // Муравьи и защита леса. Материалы X Всесоюзного симпозиума. Москва, 1998. С.154-156.
- Бугрова Н.М. Влияние антропогенной трансформации среды на своеобразии экологических групп муравьев. // Материалы XI Всероссийского мирмекологического симпозиума «Муравьи и защита леса». Пермь, 2001. С.154 – 158.
- Бугрова Н.М., Пшеницына Л.Б. Трансформация пространственной структуры травяного покрова вокруг гнезд *Formica aquilonia* // Успехи современной биологии. Москва, 2003, т.123. №3. С. 273 – 277.
- Бурсаков С.С. 1978. Некоторые данные по мирмекофауне торфяников Кировской области // Проблемы почв. зоологии: Тез. докл. VI Всес. сов. Минск. С 40–41.
- Валента В.Т., Пусвашките О., Гаюлис В. 1971. Лесные муравьи и их расселение в хвойных насаждениях Литовской ССР // Муравьи и защита леса. С. 13-15.
- Воронин Л.Г. 1989. Сравнительная физиология высшей нервной деятельности: Избранные труды. М.: Наука. 267 с.
- Воронин Л.Г., Никольская К.А., Картаев С.Д. 1983. Процессы переработки информации при обучении в зависимости от уровня мотивации. Журн. высш. нерв. деят. Т. 33. Вып. 2. С. 221-229.
- Воронин Л.Г., Никольская К.А., Сагимбаева Ш.К. 1974. Физиологический анализ навыка, выработанного у белых крыс в лабиринте. // Докл. АН СССР. Т.217. № 5. С.1225-1228.
- Воронцов А.И. 1966. Биологические основы защиты леса. М.: Высшая школа. 340 с.
- Воронцов А.И. 1984. Биологическая защита леса. М.: Лесная промышленность. 264 с.

-
- Восстановление лесных экосистем после пожаров.// Под ред. Л.П. Баранника. Кемерово: КРЭОО «ИРБИС», 2003. 262 с.
- Гарбар Г.П., 1988. Лесохозяйственные мероприятия и охрана муравьев // Биологические основы использования полезных насекомых М.: ИЭМЭЖ – ВООП. С. 3–6.
- География Новосибирской области. 1981. Новосибирск. 215 с.
- Глазовская М. А. 1981. Общее почвоведение и география почв. М.: Высшая школа. 400 с.
- Гилев А.В. 1992. О дискретном характере изменчивости окраски переднегруди муравьев рода *Formica* // Насекомые в естественных и антропогенных биогеоценозах Урала. Свердловск. С. 23–24.
- Гилев А.В. 2002. Эколого-морфологический анализ популяционной структуры и изменчивости рыжих лесных муравьев (*Formica s.str.*) на Среднем Урале. Автореф. канд. дисс. Екатеринбург. 24 с.
- Гилев А.В., Малоземова Л.А. 1989. О динамике активности муравьев-трофобионтов разных размерных классов (*Formica s.str.*) // Насекомые в биогеоценозах Урала. Свердловск. С. 14-15.
- Гиляров М.С. 1949. Особенности почвы как среды обитания и ее значение в эволюции насекомых. М: Изд-во АН СССР. 279 с.
- Гиляров М.С. 1970. Закономерности приспособления членистоногих к жизни на суше. М.: Наука. 276 с.
- Гниненко Ю.И., Скрыльков А.И. 1973. К фауне муравьев березовых колков юга Челябинской области // Вопросы зоологии. Челябинск. Вып. 3. С. 42 – 44.
- Гречка Е.О., Русина Л.Ю. 1993. О способах закладки гнезд у ос-полистов // Материалы коллоквиумов по общественным насекомым, Петербург. С. 151-157.
- Гребенников В.С., Гребенников С.В. 1980. Усиление популяций шмелей в условиях пригорода. Пчеловодство. № 4. С. 21-22.
- Гребенников В.С., Гребенников С.В. 1983. Использование шмелей на опылении клевера красного. В кн.: Использование пчел для опыления сельскохозяйственных культур. М., Колос. С. 75-79.
- Гребенников В.С. 1984. Шмели – опылители клевера. М., Россельхозиздат. 62 с.
- Гримальский В.И., Лозинский В.А. 1971. Распространение и эффективность рыжих лесных муравьев на Украине // Захист рослин. Респ. міжвід. темат. наук. зб. Вып. 13. С. 11 – 16
- Гримальский В.И., Малышева М.С. 1972. Рыжие лесные муравьи в лесах Крыма // Захист рослин. Респ. міжвід. темат. наук. зб. Вып. 15. С. 43-44
- Голосова М.А. 2003. Биологическая защита леса. М.: МГУЛ, 152 с.

-
- Голосова М.А. 1998. Изменение состояния комплексов северного лесного муравья в Подмосковных ельниках // Успехи современной биологии. Т.118. Вып. 3. С. 302-312
- Голубев В.И., Бабьева И.П. 1972. Дрожжи рода *Debariomices* Klock в гнездах муравьев группы *Formica rufa* L. // Экология, 1. С. 78-81.
- Гончарова Н. 2004. Что бывает после ос? Только щелочки для слез...// Ж. Потребитель – экспертиза и тесты. М. 2004. №16
- Горюнов Д.Н. 2003. Структура комплексов муравейников *Formica exsecta* и её динамика в течение сезона // Успехи Современной Биологии. Т. 123. №3. С. 249-356
- Горюнов Д.Н. 2004. Размерно-возрастная структура поселений муравьёв *Formica exsecta* // Актуальные проблемы экологии и эволюции в исследованиях молодых учёных. С. 46-50.
- Гришина Л.Г., Патуриная Л.К. 1980. Экологический анализ населения панцирных клещей (*Sarcoptiformis*, *Oribatei*) муравейников рода *Formica* L. – В кн.: Паразитические насекомые и клещи Сибири. Новосибирск: Наука. С. 205 – 224.
- Демченко А.В. 1975. Многовидовые ассоциации муравьев в ельниках Подмосковья // Муравьи и защита леса. С. 77-81.
- Демченко А.В. 1979. Последствия введения нового доминанта в многовидовую ассоциацию муравейников // Зоологический журнал. Т. 58. № 3. С. 370-377.
- Джиллер П. 1988. Структура сообществ и экологическая ниша. М.: Мир. 184 с.
- Длусский Г.М. 1967. Муравьи рода *Formica*. М.: Наука, 236 с.
- Длусский Г.М. 1974. Муравьи-дендробионты Приморского края // Насекомые-разрушители древесины в лесных биоценозах Южного Приморья. М.: Наука. С. 50-55.
- Длусский Г.М. 1975. Муравьи саксауловых лесов дельты Мургаба. В кн. «Насекомые как компоненты биогеоценоза саксаулового леса». М.: Наука. С. 159-185.
- Длусский Г.М. 1981а. Муравьи пустынь. М.: Наука. 230 с.
- Длусский Г.М. 1981б. Миоценовые муравьи (Hymenoptera, Formicidae) СССР // Новые ископаемые насекомые с территории СССР. М.: Наука, С. 64-83.
- Длусский Г. М. 1983. Новое семейство позднемеловых перепончатокрылых – «промежуточное звено» между муравьями и сколиоидами / Палеонтологический журнал. №3. С. 65-78.
- Длусский Г.М. 1984. Принципы организации семьи у общественных насекомых // Поведение насекомых. М. С.3-25.

-
- Длусский Г.М.* 1987. Новые Formicoidea (Hymenoptera) позднего мела // Палеонтологический журнал. № 1. С. 131-135.
- Длусский Г.М.* 1988. Муравьи сахалинского янтаря (палеоцен?) // Палеонтологический журнал. № 1. С.50-61.
- Длусский Г.М.* 1996. Муравьи (Hymenoptera: Formicidae) бирманского янтаря. Палеонтологический журнал // №3. С. 83-89.
- Длусский Г.М.* 1999а. Первая находка формикоидов (Hymenoptera, Formicoidea) в нижнемеловых отложениях Северного полушария // Палеонтологический журнал. №3. С. 62-66.
- Длусский Г.М.* 1999б. Новые муравьи (Hymenoptera, Formicidae) из канадского янтаря // Палеонтологический журнал. №4. С. 73-76.
- Длусский Г.М.* 2002. Структура коадаптивного комплекса энтомофильных растений с широким кругом опылителей // Зоол. Жур. Т. 63. №2. С. 122-136.
- Длусский Г.М., Вольцит О.В. Сулханов А.В.,* 1978. Организация групповой фуражировки у муравьев рода *Myrmica* // Зоол. журн. Т. 57. № 1. С. 65-77.
- Длусский Г.М., Захаров А.А.* 1965. Расселение муравьев в лесах разных типов // Лесное хозяйство. № 8. С. 55-57.
- Длусский Г.М., Путьятина Т.С.* 2004. Динамика населения муравьев в ходе восстановления сосняков после рубок // Зоол. Жур. Т. 83. №1. С. 61-70.
- Длусский Г.М., Смирнов Б.А.,* 1968. Рекомендации по использованию муравьев в борьбе с вредителями леса // М.: Лесная промышленность. 25 с.
- Длусский Г.М., Федосеева Е.Б.* 1988. Происхождение и ранние этапы эволюции муравьев (Hymenoptera: Formicidae) // А.Г. Пономаренко (ред.). Меловой биоценотический кризис и эволюция насекомых. М.: Наука. С. 70-144.
- Дмитриенко В.К.* 1985. Муравьи как индикатор нарушений природной среды // Система мониторинга в защите леса. Тез. докл. Всесоюз. совещ. Красноярск. С. 36-37.
- Дмитриенко В.К., Петренко Е.С.* 1971. Расселение тонкоголового муравья в сосновых лесах Приангарья // Муравьи и защита леса. IV. М. С. 86 – 89.
- Дмитриенко В.К., Петренко Е.С.* 1978. Муравьи таежных биоценозов Сибири. Новосибирск, Наука.
- Дорошева Е.А.* 2005. Пищевая привлекательность рыжих лесных муравьев для хищных жужелиц // Материалы IV (XIV) Всероссийского совещания по почвенной зоологии «Экологическое разнообразие почвенной биоты и биопродуктивность почв». Тюмень. С. 102-104.

-
- Дунаев Е.А. 2003. Муравьи Подмоскovie: Методы экологических исследований. – «Биология»(Москва). №№ 19, 20, 21, 22, 23.
- Дьяченко Н.Г. 2001. Размеры, количество колонн и интенсивность движения в семьях рыжих лесных муравьев // Муравьи и защита леса. Пермь. С.72-75.
- Дюкарев А.Г., Пологова Н.Н. и др. 1997. Природно-ресурсное районирование Томской области // Экология регионального природопользования./ Препринт 2.- Томск: Спектр (ИОА СО РАН). 40 с.
- Дюран Б., Одделл П.. Кластерный анализ. М.: Статистика, 1977. 127с.
- Еремеева Н.И., Суцев Д.В. 2002. Структура герпетобия городской экосистемы. //Тезисы докладов XII Съезда Русского энтомологического общества. С.-Петербург. С. 113.
- Еремеева Н.И., Блинова С.В. 2002. Видовой состав и особенности поселения муравьев урбанизированных ценозов // Вестник Кемеровского государственного университета. № 2 (10). С. 43-48.
- Еремеева Н.И. 2002. Влияние факторов городской среды на структуру населения шмелей // Сибирский экологический журнал. № 4. С. 441-448.
- Еськов Е. К. 1992. Этология медоносной пчелы. М. : Колос. 336 с.
- Животовский Л.А. 1982. Показатели популяционной изменчивости по полиморфным признакам // Фенетика популяций. М.: Наука. С. 38-44.
- Животовский Л.А. 1991. Популяционная биометрия. М.: Наука. 271 с.
- Жигульская З.А. 1969.Муравьи горно-степных ландшафтов Тувы и Южной Хакасии (экология, население и почвообразовательная деятельность). Автореф. канд. дисс. Новосибирск, 29 с.
- Зарецкий Н.Н., Пужевич М.С. 1996. Пчелы и шмели в теплицах. Пчеловодство. № 2. С. 23-25.
- Захаров А.А. 1968. Некоторые вопросы колониальности у муравьев *Formica s.str.* (Hymenoptera, Formicidae) // Зоологический журнал. Т. 47. № 11. С. 1659 – 1671.
- Захаров А.А. 1972. Внутривидовые отношения у муравьев. М.: Наука. 216 с.
- Захаров А.А., 1974. Рыжие лесные муравьи как основа биологического лесозащитного комплекса // Вопросы защиты леса. Труды МЛТИ. Вып. 50. С. 26 – 33.
- Захаров А.А. 1974а. Рекомендации по искусственному расселению рыжих лесных муравьев. М.: ЦБНТИ Гослесхоза СССР, 72 с.
- Захаров А.А. 1978а. Муравей, семья, колония. М.: Наука. 143 с.
- Захаров А.А. 1978б. Оценка численности населения комплекса муравейников // Зоологический журнал. Т. 57. Вып. 11. С. 1656-1662.
- Захаров А.А. 1980. Экология муравьев // Итоги науки и техники. М.: ВИНТИ. Т. 7. С. 132-205.

-
- Захаров А.А. 1991а. Организация сообществ у муравьев. М.: Наука. 176 с.
- Захаров А.А. 1991б. Проблемы и методы использования и охраны рыжих лесных муравьев // Лесное хозяйство, № 8. С. 16 – 18.
- Захаров А.А. 2003. Фрагментация семьи – третий способ социотомии у муравьев // Зоол. журн. Т. 82. №2. С. 256-268.
- Захаров А.А. 2003. Лесной вестник, №2 (27) С 69-74
- Захаров А.А., Калинин Д.А. 1998. Деградация комплекса муравейников *Formica aquilonia* (Hymenoptera, Formicidae) и сопутствующие структурные изменения // Успехи современной биологии. Т. 118. № 3. С. 361-372.
- Захаров А.А., Федосеева Е.Б. 2005. Коалиции гнезд в поселении муравьев *Myrmica rubra* L. (Hymenoptera, Formicidae) и их статус // Зоологический журнал. Т. 84. № 6.
- Зеликов В.Д., Соколов Л.А. 1981. Вопросы лесовыращивания и рационального лесопользования М: МЛТИ, вып. 137, С. 169
- Зрянин В.А. 1994. Фауна муравьев (Hymenoptera, Formicidae) Нижегородской области // Животные в природных экосистемах. Н. Новгород. С. 59-67.
- Зрянин В.А., Зрянина Т.А. 2005. Муравьи (Hymenoptera, Formicidae) степных участков Нижегородской области // Проблемы почв. зоологии: Тез. докл. IV (XIV) Всерос. сов. Тюмень. С. 117-119.
- Зрянин В.А., Мокроусов М.В. 1999. Находка адвентивного вида муравьев *Nurponera punctatissima* Roger (Hymenoptera, Formicidae, Ponerinae) в Нижегородской области // Структура и регуляция биосистем: Тр. биол. ф-та Нижегородского госуниверситета. Н.Новгород. Вып. 2. С. 26.
- Зрянин В.А., Сидоренко М.В. 2004. Материалы к фауне беспозвоночных животных заказников Нижегородского Заволжья // Научные чтения памяти профессора В.В. Станчинского. Вып. 4. Смоленск. С. 158-161.
- Зрянина Т.А. 2002. К фауне муравьев (Hymenoptera, Formicidae) Нижегородского Заволжья // Зоол. исследования регионов России и сопред. территорий: Матер. Междунар. науч. конф. Н. Новгород. С. 22-23.
- Иванов Е.С., Самохвалова Т.П. 1993. Охрана опылителей в Рязанской области. Пчеловодство. № 9. С. 36-37.
- Исаченко А.Г. 1985. Ландшафты СССР. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 320 с. Как самостоятельно уничтожить ос и осиные гнезда на даче...// <http://www.gett.ru/wasp.htm>
- Каплан Ю.М., 1992. Общественная и природная мотивация Всероссийского похода «Биоцит» // Биоцит. М.: ВООП. С. 11 – 15.
- Караваев В.А. 1936. Фауна родины Formicidae (мурашки) Украины. Киев,

-
- Карась А.Я., Удалова Г.П.* 1998. Стратегия поведения муравьев при изменении уровня пищевой мотивации // Журн. высшей нервн. деят. Т. 48, № 1. С. 91- 98.
- Карась А.Я., Удалова Г.П.* 2000. Поведение муравьев в лабиринте при смене пищевой мотивации на защитную // Журн. высшей нервн. деят. Т. 50, № 4. С.676-685.
- Карась А.Я., Удалова Г.П., Загореева Е.В.* 1986. // Вестник ЛГУ. Биология. № 4. С. 43.
- Карась А.Я., Никольская К.А., Кубарев В.А.* 1985. Изучение сложного условно-рефлекторного поведения муравьев в многоальтернативной среде. Успехи биологических наук. № 7. С. 103-107.
- Карась А.Я., Удалова Г.П., Дашевский Б.А.* Некоторые биологические факторы, определяющие функциональную организацию памяти и обучения // Исследование памяти, 1990. Вып. 8. С. 119-136.
- Карцев В. М., Семенова С. А., Мазохин-Поршняков Г. А.* 1987. Независимость приобретения насекомыми индивидуального навыка при разных мотивациях поведения // Зоол. журн. Т.66. № 6. С.860-867
- Катаев О.А., Шендерова С.С.,* 1983. Лесная энтомология. Методические указания по использованию муравьев в системе интегрированной защиты леса. Л., 36 с.
- Кириленко В.А.* 1975 Динамика численности фуражиров и хищничество у *Formica pratensis* // Матер. V Всес. мирмекол. симп. «Муравьи и защита леса». М. С. 33.
- Кипятков В.Е.* 1974. Фотопериодическая реакция и регуляция сезонного развития у муравья *Murmica rubra* L. Автореф. канд. дисс. Л. С.22.
- Кипятков В.Е.* 1991. Мир общественных насекомых. Л. : Изд-во ЛГУ. 405 с.
- Кипятков В.Е.* 1996. Годичные циклы развития муравьев. Автореф. докт. дисс. С.-Пб. С.50.
- Кобзева С.Г.* 1975. Питание *Formica rufa* в сосновых молодняках // «Муравьи и защита леса»: Матер. V Всес. мирмекол. симп. М., С. 38-40.
- Комары и клещи любят парфюмерию // Газета: Ежедневная газета. М. 07.08.2003. <http://www.medlinks.ru/article.php?sid=10537> <http://www.gzt.ru/>
- Костенкова В.Н., Никольская К.А.* 2004. Сравнительная характеристика психо-эмоциональных проявлений у беспородных и Вистар крыс // Журн. высш. нервн. деят. Т. 54. № 5. С. 620-631
- Красильников В.А.* 1987. Материалы к мирмекофауне Чувашской АССР // «Муравьи и защита леса»: Матер. VIII Всес. мирмекол. симп. Новосибирск. С. 83–86.

-
- Красильников В.А.* 1997. К фауне муравьев национального парка «Чаваш вармане» и сопредельных территорий // Фауна и экология животных нац. парка «Чаваш вармане» (Чувашская республика). Чебоксары. Вып. 1. С. 68-70.
- Красильников В.А.* 1999. О состоянии изученности фауны муравьев Присурья // Научн. труды ГПЗ «Присурский». Чебоксары-Атрат. Т. 1. С. 65-67.
- Красильников В.А.* 2001. К изучению фауны муравьев (Hymenoptera, Formicidae) Алатырского участка государственного природного заповедника «Присурский» // Науч. тр. ГПЗ «Присурский». Т. 7. Чебоксары-Атрат. С. 73-75.
- Красная книга Кемеровской области: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных. 2000. Кемерово: Кемер. кн. изд-во. 280 с.
- Краснобаев Ю.П., Антропов А.В., Любвина И.В., Забелин С.И.* 1995. Фауна беспозвоночных Жигулей. V. Отряд Hymenoptera (Insecta) // Бюлл. Самарская Лука. № 6. С. 123-144.
- Купьянская А.Н.* 1990. Муравьи (Hymenoptera, Formicidae) Дальнего Востока. Владивосток, 258 с.
- Кузнецова Н.А.* 2002. Организация сообществ почвообитающих коллембол. М. 46 с.
- Кузякин А.П.* 1962. Зоогеография СССР // Уч. зап. Моск. обл. пед. ин-та им. Н.К. Крупской. Т. 59. С. 3-182.
- Куликов Н.И., Наумкин В.П.* 2004. Особенности цветка и видовой состав опылителей в агроценозах энтомофильных культур // 4 Научные чтения памяти профессора В.В. Станчинского. Смоленск: СГПИ. С.207-211.
- Куминова А.В.* 1960. Растительный покров Алтая. Н-ск. 450 с.
- Леви С.К., Сысолетина Л.Г., Шернин А.И.* 1974. Отряд Hymenoptera – перепончатокрылые. Сем. *Formicidae* – муравьи // Животный мир Кировской области. Киров. Вып. 2. С. 278–287.
- Лиховидов В.Е.* 1979. Влияние муравьев на почвенных водорослей и простейших // Муравьи и защита леса. Матер. VI Всес. Симп. Тарту. С. 68-61.
- Лиховидов В.Е., Пилипенко А.Ф.* 1971. Некоторые данные о роли муравьев как энтомофагов в лесах Присамарья на Днепропетровщине // Муравьи и защита леса. М, С. 20-22.
- Лиховидов В.Е.,* 1979. Влияние муравьев на почвенных водорослей и простейших // Муравьи и защита леса. Матер. VI Всес. Симп. Тарту. С. 68-61.

-
- Лиховидов В.Е.* 1984. Фауна и экология муравьев // Природа заповедника «Кодры». Кишинев, 183 с.
- Маавара В.Ю.*, 1979. Причины неудач при искусственном расселении рыжих лесных муравьев // Муравьи и защита леса. VI . Тарту. С. 32- 36.
- Мадебейкин И.Н.* 1997. Использование шмелей для повышения урожайности сельскохозяйственных культур. В кн.: Аграрный сектор экономики Чувашии в XX веке: преобразования, проблемы и перспективы. Чебоксары. С. 197-202.
- Мадебейкин И.Н.* 1998. Шмели-кукушки. Пчеловодство. № 2. С. 61.
- Мадебейкин И.Н.* 2002. Шмели в семеноводстве клевера красного. Пчеловодство. № 2. С. 56-57.
- Мазохин – Поршняков Г.А.* 1969. Обобщение зрительных стимулов как пример решения пчелами отвлеченных задач // Зоол. журн. Т. 48. С. 1125-1136.
- Мазохин – Поршняков Г.А.* 1989. Как оценить интеллект животных? // Природа. № 4. С. 18-25.
- Мазохин – Поршняков Г.А., Карцев В.М.* 1984. Особенности поискового поведения общественных и паразитических перепончатокрылых. В кн.: Поведение насекомых, М.: Наука. С. 95-118.
- Мазохин-Поршняков Г. А., Таимова Г. А., Фролова А. И. и др.* 1971. Влияние предварительного обучения на поведение пчел в новой обстановке // Зоол. журн. Т. L. вып.3, С.383-392
- Макаров Ю.И., Мишин И.Н., Черятникова Т.Л.* 2004. Экологический мониторинг в управлении развитием биологических систем природопользования // Проблемы социально – экономического развития субъектов федерации на современном этапе /Материалы 3 международной научно – практической конференции. Смоленск. Т. 3. Ч. 1. С.233-240
- Малий Е.Н.* 1984. Фауна и экология муравьев Крыма. Автореф. канд. дисс. Киев, 21 с.
- Малоземова Л.А.* 1972. Муравьи степного бора их стациальное распределение и перспективы использования в лесозащите (Северный Казахстан) // Зоол. журн. Т. 51. № 1. С. 57 – 68.
- Малоземова Л.А.* 1975. Пищевые связи муравьев с тлями // Фауна Урала и Европейского Севера. Свердловск. С. 119-130.
- Малоземова Л.А., Мараева Т.Ф.* 1975. К экологии муравьев Ильменского заповедника // Муравьи и защита леса. М., С. 104-108.
- Малоземова Л.А., Карасева Л.Г.* 1977. К фауне и экологии муравьев Среднего Урала // Фауна Урала и Европейского Севера. Свердловск. № 4. С. 15-23.

-
- Малоземова Л.А.* 1981. К фауне и стациальному распределению муравьев Среднего Урала // Фауна Урала и Европейского Севера. Свердловск, Вып. 9. С. 63-72.
- Малоземова Л.А.* 1990. Об изменчивости и полиэтизме у муравьев // Фауна и экология насекомых Урала. Пермь. С 26-39.
- Малоземова Л.А., Малоземов Ю.А.* 1976. Суточная изменчивость муравьев – сборщиков пади // Фауна Урала и Европейского Севера. Свердловск. С. 39-42.
- Малоземова Л.А., Гилев А.В.* 1992. О сезонной динамике сбора пади муравьями *Formica rufa* L. (Hymenoptera, Formicidae) // Экология. № 3. С. 84-85.
- Малоземова Л.А.* 1998. Муравьи как энтомофаги горно-таежных лесов Среднего Урала // Биологическая и интегрированная защита леса. Тез. докл. Междунар. симп. Пушкино Моск. обл.. С.65.
- Мальшев С.И.* Перепончатокрылые, их происхождение и эволюция. М.: Советская наука. 1959. 291 с.
- Мальшев Д.С.* 1998. Связь разнокачественности муравьев группы *Formica rufa* с нарушением первичной структуры леса // «Муравьи и защита леса»: Матер. X Все-рос. мирмекол. симп. М., С. 63-66.
- Мальшев Д.С.* 2001. Саморегуляция сообществ рыжих лесных муравьев в условиях деградации таежных лесов // «Муравьи и защита леса». Пермь. С. 173 – 175.
- Мальшев С.И.* Перепончатокрылые, их происхождение и эволюция // М. Советская наука. 1959. с.291.
- Мамаев Б.М.*, 1985. Эффективность рыжих лесных муравьев и современные методы их использования в системе биологической защиты леса. Конспект лекций // Гослесхоз СССР. 35 с.
- Марри Р., Греннер Д., Мейес П., Родуэлл В.* 1993. Биохимия человека: В 2-х томах. Пер. с англ. М.: Мир. 384 с.
- Мариковский П.И.* 1962. Материалы по фауне муравьев среднего и нижнего течения р. Или // Тр. Ин-та зоол. АН Каз. ССР. Т. 18. С. 163-176.
- Международный кодекс зоологической номенклатуры.* 2004. Издание четвертое. Второе, исправленное издание русского перевода. М.: Т-во научных изданий КМК. 223 с.
- Милованова Г.А.* 1963. Предварительные итоги работ по изучению распределения и некоторых вопросов биологии *Formica* в приокских борах юга Московской области // Симп. по использованию муравьев для борьбы с вредителями сельск. и лесн. хоз-ва. М. С. 13-14.
- Милованова Г.А.* 1967. К биологии муравьев юга Московской области // Тр. Воронеж. гос. заповедника. Вып. 15. С. 107-125.

-
- Мильков Ф.Н. 1953. Среднее Поволжье. Физико-географическое описание. М.: Изд-во АН СССР. 262 с.
- Москитол представляет... Аэрозоль «Защита от ос!» // <http://www.zebra-universal.ru/use/19.html?print=1>
- Мутин В.А., Баркалов А.В. 1999. Syrphidae – Журчалки // Определитель насекомых Дальнего Востока России. Т. VI. Двукрылые и блохи. Ч. 1. Владивосток: Дальнаука. 665 с.
- Мэгарран Э. 1992. Экологическое разнообразие и его измерение. Москва: Мир. 184с.
- Нефедов Н.И. 1930. Муравьи Троицкого Лесо-Степного заповедника и их распределение по элементам ландшафта // Изв. Биологического НИИ. Пермь. Т. 7, № 5. С. 259-291.
- Никольская К.А., Веселаго И.А., Левина М.З. 1989. Системно-функциональный анализ принципов организации поведения позвоночных // Биологические науки. № 2. С.43-50.
- Никольская К.А., Савоненко А.В., Осипов А.И., Ещенко О.В., Карась А.Я. 1995. Информационная роль инстинкта при организации целенаправленного поведения // Успехи современной биологии. Т. 115. Вып. 4. С. 389-396.
- Никольская К.А., Сагимбаева Ш.К. 1986. Интегративные процессы у позвоночных. // В кн: Новиков П.П. (ред.) Механизмы адаптивного поведения, Ленинград: Наука. С. 120-130.
- Никольская К.А., Сагимбаева Ш.К., Воронин Л.Г. 1978. Этапы переработки проприоцептивной информации при формировании сложного двигательного навыка у крыс // Журн. высш. нерв. деят., Т. 28. Вып. 1. С. 98-106.
- Никольская К.А., Сагимбаева Ш.К., Фирсов Л.А. 1988. Особенности поведения макак резус в многоальтернативном лабиринте // Журн. высш. нерв. деят., Т.38. Вып.2. С. 248-256.
- Новгородова Т.А. 2003. Внутривидовое разнообразие моделей поведения муравьев *Formica cunicularia glauca* при трофобиозе // Успехи современной биологии, т.123. N 3. С. 229-233.
- Новгородова Т.А. 2005. Экспериментальное исследование передачи информации у лугового муравья *Formica pratensis* Retz. (Hymenoptera, Formicidae) с помощью метода «бинарное дерево Резниковой-Рябко // Зоол. журн. (в печати)
- Омельченко Л.В., Бугрова Н.М. Биотопическое распределение муравьев рода *Mutilla* в Западной Сибири. // «Проблемы почвенной зоологии». Материалы II (XII) Всероссийского совещания по почвенной зоологии. Биоразнообразию и жизни почвенной системы. Москва, 1999. С.107-108.

-
- Омельченко Л.В. Особенности распределения муравьев лесной зоны Западно-сибирской равнины. // Сибирский экологический журнал, 1996, № 3. С. 227-237.
- Омельченко Л.В., Жигульская З.А. Провинциальные отличия и пространственно-типологическая организация населения муравьев южной тайги Западной и Средней Сибири. // Материалы международных коллоквиумов по общественным насекомым. В.Е. Кипятков (ред.). Российская секция IUSSI. Socium. Санкт-Петербург, 1997, т. 3-4, с. 139-146.
- Осы – польза и вред. // Ж.Наука и жизнь. №9, 2003 г.
- Осычнюк А.З., Панфилов Д.В., Пономарев А.А. 1978. Надсем. Aroidea // Определитель насекомых европейской части СССР. Т. 3, ч. 1. Л.: Наука. С. 279-519.
- Павлинов И. Я. 2000. Геометрическая морфометрия черепа мышевидных грызунов (Mammalia, Rodentia): связь формы черепа с пищевой специализацией // Журн. Общей биологии. Т. 61. №6. С. 583-600.
- Панфилов Д. В. 1956. К экологической характеристике шмелей в условиях Московской области // Ученые записки МГПИ имени В. П. Потемкина. С. 467-483.
- Панфилов Д. В. 1957. Шмели (*Bombidae*) Московской области // Ученые записки МГПИ имени В. П. Потемкина. С. 202-218.
- Паньшин И.В. 1963. Из опыта работы по изучению и акклиматизации хищных муравьев // Мат. симп. по использованию муравьев для борьбы с вредителями сельск. и лесн. хоз-ва. М., С. 18-19.
- Песенко Ю. А. 1982. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука. 287 с.
- Пестов С. 2004. Реф.: Этология насекомых: проблемы и перспективы. // Вестник Института биологии Коми НЦ УрО РАН. Выпуск 76. 2004.
- Пивоварова Ж.Ф. 1987. Особенности распределения водорослей в муравейниках *Formica polyctena* в лесостепных ландшафтах // В кн.: Муравьи защита леса. Н-ск. С. 132-134.
- Плавильщиков Н.Н. Краткий определитель наиболее обычных насекомых европейской части Союза ССР. // Издание 2-е. М. Учпедгиз 1950. С.544.
- Плешанов А.С. 1966. Семейство Formicidae – муравьи // Вредители лиственницы сибирской. С. 194 – 219; С. 297-302.
- Поддубный А.Г., Лиховидов В.Е., Верлан Е.Т. 1980. Особенности распределения мирмекофауны в кодрах Молдавии // Фауна, экология и физиология животных. Кишинев, С. 43-47.
- Поддубный А.Г., Лиховидов В.Е., Лунгу Е.Г. 1977. Материалы к фауне муравьев Молдавии // Экологические и физиолого-биохимические исследования растений и животных. Кишинев, С. 67-75.

-
- Прингл Дж. 1963. Полет насекомых. (перевод с английского). М.: Изд-во иностранной литературы. 179 с.
- Равкин Ю.С. 1991. Реализация и развитие зоогеографических представлений А.П. Кузьякина в Западной Сибири // Систематика животных, практическая зоология и ландшафтная география. М.: Наука С.47-58.
- Радченко А.Г., Малий Е.Н. 1990. Зоогеографическая характеристика мир-мекофауны Крыма // Экология и таксономия насекомых Украины: Сб. науч. тр. Киев – Одесса, С. 105-113.
- Радченко В.Г., Песенко Ю.А. 1994. Биология пчел (Hymenoptera, Apoidea). СПб: Наука. 351 с.
- Расницын С.П. Задачи медицинской энтомологии. // Материалы Всероссийской научной конференции посвященный 100-летию со дня рождения В.И. Вавилова. 15-16 октября 2002г. М. ИТАР-ТАСС 2002.
- Растительный покров Западно-Сибирской равнины. Новосибирск: Наука, 1985. 254с.
- Рахлеева А.А., Корганова Г.А. 2005. К вопросу об оценке численности и видовом разнообразии раковинных амеб (Rhizopoda, Testacea) в таежных почвах // Зоол. журн. Т. 84.
- Резникова Ж. И. 1983. Межвидовые отношения муравьев. Новосибирск. 208 с.
- Резникова Ж. И. 1977 Структура кормового участка и система фуражировки у лугового муравья *Formica pratensis* Retz. // Этологические проблемы экологии насекомых Сибири. Новосибирск, С. 46-60.
- Резникова Ж. И. 1979 Формы территориальной организации у лугового муравья *Formica pratensis* Retz. (Hymenoptera, Formicidae) // Зоол. журн. Т. 58, № 10. С. 1490-1499.
- Резникова Ж.И. 2000. Интеллект и язык. Животные и человек в зеркале эксперимента . Ч. I . М. : “Наука”. 280 с.
- Резникова Ж.И. 2001а . Между драконом и яростью. Этологические и эволюционные аспекты межвидовых отношений животных (гипотезы и теории, хищники и жертвы). Часть II. М., Научный Мир. 208 стр.
- Резникова Ж.И. 2001. Популяции и виды на весах войны и мира. Этологические и эволюционные аспекты межвидовых отношений животных. Часть III. М.: Логос. 270 с.
- Резникова Ж.И. 2003. Новая форма межвидовых отношений у муравьев: гипотеза межвидового социального контоля. Зоол. Журн., Т.82, 7, с. 816-824.
- Резникова Ж.И. 2004. Сравнительный анализ различных форм социального обучения у животных // Журн. Общ. биологии. Т. 65. N 2. С. 136-152.

-
- Резникова Ж.И.* 2005. Интеллект и язык животных и человека. Основы когнитивной этологии. М., Академкнига. 518 с.
- Резникова Ж.И., Бугрова Н.М.* Методические указания по изучению экологии и определению муравьев. Новосибирск, 1989. Т. 1. 42 с.
- Резникова Ж.И., Васильева Л.Л.* 1987. Экспериментальный подход к изучению онтогенеза муравьев. В сб.: Муравьи и защита леса, Новосибирск. С. 189-194.
- Резникова Ж.И., Новгородова Т.А.* 1998а. Роль индивидуального и социального опыта во взаимодействии муравьев с тлями-симбионтами // Доклады Академии наук. Т. 359. № 4. С. 572-574.
- Резникова Ж.И., Новгородова Т.А.* 1998б. Индивидуальное распределение ролей и обмен информацией в рабочих группах муравьев // Успехи современной биологии, том 118, вып. 3. С.345-356.
- Резникова Ж.И., Пантелеева С.Н.* 2001. Взаимодействие муравьев рода *Murgisca* и ногохвосток (*Collembola*) как охотников и массовой добычи// ДАН, 380, 4, с.567-569.
- Резникова Ж.И., Пантелеева С.Н.* 2003. Экспериментальное исследование этологических аспектов хищничества у муравьев// Успехи современной биологии, т.123, 3, с. 234-242.
- Резникова Ж.И., Рябко Б.Я.,* 1986. Анализ языка муравьев методами теории информации // Пробл. передачи информ. Т. 22. №. 3. С. 103-108.
- Резникова Ж.И., Рябко Б.Я.,* 1990. Теоретико-информационный анализ «языка» муравьев // ЖОБ. Т. 51. № 5. С. 601-609.
- Резникова Ж.И., Рябко Б.Я.* 1999. Экспериментальные исследования способности муравьев к сложению и вычитанию небольших чисел // Журн. высш. нерв. деят. Т.49. Вып.1. С. 12-21.
- Резникова Ж.И., Самошилова Н.М.* Роль муравьев как хищников в степных биогеоценозах. // Экология, 1981. С.69-75.
- Резникова Ж.И., Слепцова Е.В.,* 2003. Биотопические и сезонные вариации населения ногохвосток (*Collembola*) в муравейниках *Formica rufa* // Успехи соврем. биологии. Т. 123. № 3. С. 310-320.
- Рой диких ос атаковал детей в детском саду на севере Москвы // <http://www.newsru.com/russia/27aug2003/osy.html>
- Рокицкий П.Ф.* 1961. Основы вариационной статистики для биологов. Минск: издательство Белгоруниверситета имени В.И.Ленина, 221 с.
- Рославцева С.А.* Современное состояние медицинской дезинсекции // Материалы Всероссийской научной конференции посвященный 70-летию НИИ Дезинфектологии. II том. М. Итар-ТАСС 22-24 октября 2003 г. с.76-80.
- Рузский М.Д.* 1905. Муравьи России. Т. 1. // Тр. Казанск. о-ва естествоисп. Т. 38. № 5-7. С. 3-798.

-
- Русский М.Д. 1946. Муравьи Томской области и сопредельных местностей // Тр. Томского ун-та. Т. 97. С. 69 – 72.
- Русина Л.Ю. 1999а. Социальная структура плеометротичных семей ос-полистов (Hymenoptera: Vespidae) на юге Украины // Вестник зоологии. № 4-5. С. 3-10.
- Русина Л.Ю. 1999б. Поведение полистов (Hymenoptera, Vespidae) при перезакладке разрушенного гнезда // Метода. “Фальцфейновські читання”. Херсон. С. 138-140.
- Русина Л.Ю. 1999в. Поведенческий репертуар трех видов ос-полистов (Hymenoptera: Vespidae) в Нижнем Приднепровье // Известия Харьковского энтомологического общества. Т. 7. №1. С. 75-81.
- Русина Л.Ю. 1999г. О гнездовании ос-полистов в Черноморском заповеднике // Проблемы сохранения и восстановления степных экосистем. Материалы межрегиональных научных чтений. Оренбург. С. 118-119.
- Русина Л.Ю. 2000. Перемещение самок на соседние гнезда в фазе ос-нования семьи у ос-полистов (Hymenoptera: Vespidae) в Херсонской области // Известия Харьковского энтомологического общества. Т. 8, № 1.С. 114-115.
- Русина Л. Ю., Гречка Е. О. 1993. Жизненный цикл осы *Polistes chinensis* в Херсонской области // Материалы коллоквиумов по общественным насекомым, Петербург. С. 157-167.
- Русина Л. Ю., Скороход О. В., Гилёв А. В. 2004. Дискретные вариации окраски осы *Polistes dominulus* (Christ) (Hymenoptera: Vespidae) в Черноморском биосферном заповеднике // Труды Русского энтомологического общества. Т. 75 (1). С. 270–277.
- Рыбалов Л.Б., Рыбалов Г.Л. 1998. Влияние рыжих лесных муравьев на численность подстилочных хищников в Костомукшском заповеднике // Материалы X Всероссийского совещания «Муравьи и защита леса». Москва. С. 62-65.
- Саблин-Яворский А.Д., Захаров А.А. 1991. Аппаратурная регистрация компонент социального поведения муравьев как метод биологического мониторинга геофизических воздействий // Тезисы докладов Первого всесоюзного семинара «Биологические аспекты прогнозирования землетрясений». М.: АН СССР, С. 47.
- Самошилова Н.М. 1979. Изменение количественных показателей охотничьей активности лугового муравья (*Formica pratensis*) в зависимости от местообитания // Муравьи и защита леса. С. 128-132.
- Сергеева Т.К. 1975. Выяснение особенностей питания муравьев личинками рыжего соснового пилильщика посредством серологического анализа // Муравьи и защита леса. С. 48-53.

-
- Сергеев М.Г.* 1980. Районирование фауны прямокрылых и булавосых чешуекрылых насекомых южных частей Западной и Средней Сибири, а также сопредельного Казахстана // Вопросы экологии. Сообщества и биогеоценозическая деятельность животных в природе. Новосибирск: Изд-во Новосиб. ун-та. Вып. 6. С. 18-30.
- Сергеев М. Г.* Сообитание муравьев и голубянок: обзор проблемы. // Тезисы докладов VIII Всесоюзного мирмекологического симпозиума "Муравьи и защита леса". Новосибирск. 1987. С.134-136.
- Сергеев М.Г.* 1986. Закономерности распространения прямокрылых насекомых Северной Азии. Новосибирск: Наука. 228 с.
- Сейма Ф.А.* 1964. О фауне и экологии муравьев Окского заповедника // Зоол. журн. Т. 43, № 12. С. 1404-1408.
- Сейма Ф.А.* 1971. Население и экология муравьев северных районов Пермской области // Биогеография и краеведение. Пермь, Вып. 1. С. 87-95.
- Сейма Ф.А.* 1972. Некоторые закономерности пространственного распределения рабочих муравьев в биоценозах // Зоологический журнал. Т. 51, № 9. С. 1322-1328.
- Сейма Ф.А.* 1979. Зональные особенности лесных ассоциаций муравьев Приобья // Муравьи и защита леса. С. 75-78.
- Сейма Ф.А.* 1987. Соотношение механизмов пространственно-временного взаимодействия видов в таежных ассоциациях муравьев // Экология. № 2. С. 77-80.
- Сейма Ф.А.* 1998. Уровни организации и регуляторные механизмы таежных ассоциаций муравьев // Успехи современной биологии. Т. 118, № 3. С. 265-282.
- Сейма Ф.А.* 2002. Волнообразные процессы в ассоциациях лесных муравьев // Экология. № 4. С. 291-297.
- Сейма Ф.А.* 2003. Сезонная динамика монодоминантных ассоциаций муравьев // Успехи современной биологии. Т. 123, № 3. С. 267-272.
- Семейство Осы Бумажные (Vespidae) <http://www.floranimal.ru/families/4786.html>
- Сидорин А.Я.* 1991. Методы инструментальных наблюдений за биообъектами и результаты их применения при поиске предвестников землетрясений // Тезисы докладов I всесоюзного семинара «Биологические аспекты прогнозирования землетрясений». М.: АН СССР. С. 49.
- Скориков А. С.* 1922. Шмели Палеарктики. Ч. 1. Общая биология (со включением зоогеографии) // Изв. Северн. обл. станции защиты растений от вред. Т. 6, вып. 1.

-
- Слепцова Е.В. 1998. Население ногохвосток (*Collembola*) в гнездах *Formica polyctena* и *Myrmica rubra* в лесопарковой зоне Новосибирского академгородка // Муравьи и защита леса. Матер. X Всерос. мирмекол. симп. С. 98-100.
- Слепцова Е.В. 2005. Структура и формирование сообществ ногохвосток (*Collembola*) в гнездах рыжих лесных муравьев *Formica s.str.* // Автореферат. Новосибирск. 21 с.
- Смирнова Е.Д. 1990. Основы логической семантика. М.: Высш. шк. 143 с.
- Смит У.Х. 1985. Лес и атмосфера. М.: Прогресс, 429 с.
- Сорокина С.В. 1998. Антропогенное воздействие на мирмекофауну городских экосистем // Муравьи и защита леса. С. 157-158.
- Стебаев И.В. 1980. Физико-географические рубежи распространения прямокрылых и булавоусых чешуекрылых насекомых в сопредельных частях Сибири и Казахстана // Вопросы экологии. Сообщества и биогеоценоотическая деятельность животных в природе. Новосибирск: Изд-во Новосиб. ун-та. Вып. 6. С. 3-17.
- Стебаев И.В., Резникова Ж.И. 1975. Комплекс видов, сопутствующих *F. pratensis* в степных и полупустынных ландшафтах вдоль рек Иртыш и Или // Муравьи и защита леса. С. 116-119.
- Стебаева С.К., Андреева И.С., Резникова Ж.И. 1977. Население микроорганизмов и ногохвосток (*Collembola*) в гнездах лугового муравья *Formica pratensis* // В кн.: Этологические проблемы экологии насекомых Сибири. Новосибирск. С. 7-38.
- Стебаева С.К., Гришина Л.Г. 1983. Динамика микроартропод (*Collembola*, *Oribatei*) в гнезде *Formica polyctena* в лесостепи Западной Сибири // Зоологический журнал. Т.62. Вып.6. С. 850-860.
- Стебаева С.К., 1979. Сезонная динамика численности ногохвосток (*Collembola*) в гнездах малого лесного муравья (*Formica polyctena*) // Муравьи и защита леса. Матер. VI Всес. Симп. Тарту. С. 78-80.
- Стебаев И.В., Резникова Ж.И. 1974. Система пространственно-временных взаимоотношений в многовидовом поселении степных муравьев // Зоол. журн. Т. 53. № 8. С. 1200–1212.
- Страна ос // Ж. Вокруг света. <http://www.vokrugsveta.ru/vsuser.exe/viewarticle?id=1546>
- Суворов А.А. 1987а. Динамическая плотность муравьев и распределение подстилочных беспозвоночных // Экология. С. 48.
- Суворов А.А. 1987б. Муравьи в условиях рекреационной нагрузки // Почвенная фауна и почвенное плодородие: Тр. 9 Междунар. колл. по почв. зоол. С. 499-501.
- Тарбинский Ю.С. 1976. Муравьи Киргизии. Фрунзе: Илим, 217с.

-
- Тарбинский Ю.С.* 1987. Принципиальная схема формирования много-
видовых ассоциаций муравьев // Муравьи и защита леса. Новоси-
бирск. С. 115-118.
- Тарбинский Ю.С.* 1992. Морфологическая изменчивость муравьев как
адаптивный фактор обитания на разных высотах // Биол. ресурсы
Кыргызстана. Бишкек. С. 122 – 132.
- Тинберген Н.* 1993. Социальное поведение животных. М.: Мир, 1993.
- Тобиас В.И.* 1978. Надсемейство Vespoidea – складчатокрылые осы. 147-
152. // в кн. *Медведев Г.С.* (гл. ред.) Определитель насекомых евро-
пейской части СССР. Т. III. Перепончатокрылые. Часть Первая. (В
серии Определители по фауне Зоологический институт АН СССР.
Выпуск 119.) Л. Наука. 1978. с. 584.
- Толмен Э.* 1980. Когнитивные карты у крыс и человека //В кн.: Гальпе-
рин П.Я., Ждан А.Н. (ред.). Хрестоматия по истории психологии. М.:
Изд-во МГУ. С. 63-82.
- Тюмасева З. И.* Под медвяной росой: [Насекомые Юж. Урала]. – Челя-
бинск: Юж. – Урал. кн. изд-во, 1991. 252 с.
- Уголев А.М.* 1987. Естественные технологии биологических систем. Л.:
Наука. 317 с.
- Успенский К.В.* 1998. Комплекс рыжих лесных муравьев в дубравах зе-
леной зоны г. Воронежа // Муравьи и защита леса: Материалы X
Всерос. мирмекол. симпоз., Пешки, 24 – 28 авг. Пешки. С. 82–84.
- Успенский К.В.* 2001. Результаты наблюдений за уникальным поселени-
ем малого лесного муравья (*Formica polyctena* Latr.) в Воронежской
области // Муравьи и защита леса: Материалы XI Всерос. мирмекол.
симпоз., Пермь, 20 – 26 авг. Пермь. С. 90–92.
- Уткин Н. А.* 1999. Простейшие и беспозвоночные Курганской области.
Список известных видов. Курган: Изд-во Курганского ун-та. 363 с.
- Федосеева Е.Б.* 2001. Морфофункциональные аспекты топографии го-
ловой капсулы Aculeata (Hymenoptera). Журн.Общей Биологии. Т.62.
№ 2. С.157-170
- Федосеева Е.Б., Демченко А.В.* 1997. Влияние субстрата на распреде-
ление плотности гнезд муравьев *Murmyca ruginodis* (HYMENOPTERA,
FORMICIDAE) // Зоол. журн. Т. 76. С. 543 – 553.
- Халифман И.А.* 1963. Муравьи. М.: Молодая гвардия. 304 с.
- Харькив В.А.* 1997. Эффективность деятельности и распределение фун-
кций между муравьями-рабами и муравьями-рабовладельцами в
семье *Formica sanguinea* (Hymenoptera, Formicidae) // Зоол. журн.
Т.76 (4). С.438-443.

-
- Харькив В.А. 1997. Конкуренция как механизм распределения функций в семьях муравьев-рабовладельцев *Formica sanguinea* (Hymenoptera, Formicidae) // Зоол. журн. Т. 76 (4). С. 444-447.
- Чанова С. Г., Зрянин В. А. 2003. Фауна муравьев (*Hymenoptera, Formicidae*) некоторых типов болот государственного природного заповедника «Присурский» (Чувашия) // Матер. II Междунар. науч. конф. «Биоразнообразие и роль зооценоза в естественных и антропогенных экосистемах». Днепропетровск. С. 176-178.
- Ченикалова Е.В. 2000. Система биотехнических мероприятий по охране природных опылителей сельскохозяйственных культур. В кн.: Защита и карантин растений. Ставрополь. С. 39-44.
- Чернышев В.Б. 1996. Экология насекомых. М.: Изд-во Московского университета. С. 215-220.
- Черри К. 1964. О логике связи (синтактика, семантика и прагматика) // Инженерная психология. М.: Прогресс. С. 226-266.
- Шовен Р. 1965. От пчелы до гориллы М.: Мир, 295 с.
- Шумакова П.И., Бабенко З.С., Золотаренко Г.С. 1982. Пчелиные (*Hymenoptera, Apoidea*) – опылители бобовых трав в Кулунде // Полезные и вредные насекомые Сибири. Новосибирск: Наука. С. 157-174.
- Энтин Л.И., Гримальский В.И., 1982. Способ расселения почвообитающих муравьев. Авт. Свид. 899030, СССР // БИ, № 3. МКИ А 01 К 67/00.
- Юферева Г.И., Целищева Л.Г., Алалыкина Н.М. 2001. Отряд *Hymenoptera* – перепончатокрылые // Животный мир Кировской области (беспозвоночные животные). Дополнение. Т. 5. Киров. С. 186–208.
- Ягодинский В.Н. 1985. Ритм, ритм, ритм. М.: Знание, 1985. с.238.
- Akre D., Alpert G., Alpert T. 1973. Life cycle and behavior of *Microdon cothurnatus* in Washington (Diptera, Syrphidae). Journal of the Kansas Entomological Society. Vol. 46 (3). P. 327-338.
- Andries M. 1912. Zur systematic, Biologie und Entwicklung von *Microdon* Meigen. Zeitschrift für Wissenschaftliche Zoologie. No. 130. P. 300-361.
- Archer M.E. A key to the world species of the Vespinae (Hymenoptera) // Res. Monograf of the College of Ripon and York St. John. 1989. No.2. Pt. 1: Keys, checklist and distribution. p.41.
- Baev P.V., Penev L.D. 1995. Biodiv, program for calculating biological diversity parameters, similarity, niche overlap, and cluster analysis. Version 5.1. Sofia, Pensoft.
- Bastian O. 1986. Schwebfliegen: Syrphidae. 1. Aufl. Wittenberg Lutherstadt: Ziemsen. 168s.

-
- Bornais K. M., Larch C. M., Gamboa G. J., Daily R. B.* 1983. Nestmate discrimination among laboratory overwintered foundresses of the paper wasp, *Polistes fuscatus* (Hymenoptera: Vespidae) // *Can. Entomol. Vol.* 115. P.655-658.
- Bookstein F.L.* 1986. Size and shape for landmark data in two dimensions (with discussion and rejoinder) // *Statist. Sci.* 1(1) P.181-242.
- Brian A. D.* 1952. Division of labour and foraging in *Bombus agrorum Fabricius* // *J. Anim. Ecol.* v. 21, p. 223-240.
- Breen J.A.G.* 1977. A note on the species of *Microdon* (Diptera, Syrphidae) in Ireland. *Entomologist's Gaz.* 28. P. 243-244.
- Bristow C.M., Cappaert D., Campbell N.J. and Heise A.* 1992. Nest structure and colony cycle of the Allegheny mound ant, *Formica exsectoides* Forel (Hymenoptera: Formicidae) // *Insectes Sociaux* 39 (4). P. 385-402.
- Bristow C.M., Cappaert D., Campbell N.J. and Heise A.* 1992. Nest structure and colony cycle of the Allegheny mound ant, *Formica exsectoides* Forel (Hymenoptera: Formicidae) // *Insectes Sociaux* 39 (4). P. 385-402.
- Bugrova N.M., Reznikova J.I.* 1990. The state of *Formica polyctena* Foerst. (Hymenoptera, Formicidae) population in recreation forest. // *Memorabilia Zool.* Vol. 44. P. 13-19.
- Chadab R.* 1979. Early warning cues for social wasps attacked by army ants // *Psyche* 86. P. 115-123.
- Chadab R., Rettenmeyer C.W.* 1979. Observations on swarm emigrations and dragging behavior by social wasps (Hymenoptera: Vespidae) // *Psyche.* 86. P. 347-352.
- Chittka L.* 1992. The colour hexagon: a chromaticity diagram based on photoreceptor excitations as a generalized representation of colour opponency. *J Comp Physiol A* 170:533-543
- Cheng K, Peña J, Porter MA & Irwin JD.* 2002. Self control in honeybees. *Psychonomic Bulletin & Review.* Vol. 9. P. 259-263
- Chittka L, Thomson JD, Waser NM.* 1999. Flower constancy, insect psychology, and plant evolution. *Naturwissenschaften.* Vol. 86. P. 361-377.
- Chittka L, Dyer AG, Bock F, Dornhaus A.* 2003. Bees trade off foraging speed for accuracy. *Nature* 424:388
- Colborn M., Ahmad-Annuar A., Fauria K. et al.* 1999. Contextual modulation of visuomotor associations in bumble-bees (*Bombus terrestris*) // *Proc. R. Soc. Lond. B.* 266. P.2413-2418.
- Dag A., Kammer Y.* 2001. Comparison between the effectiveness of honey bee (*Apis mellifera*) and bumble bee (*Bombus terrestris*) as pollinators of greenhouse sweet pepper. *Am. Bee J.* V. 141, N 6. P. 447-448.

-
- Dani F.R., Cervo R., Turillazzi S.* 1992. Preliminary observations on abdomen stroking behaviour in *Polistes dominulus* (Christ) (Hymenoptera: Vespidae) // In: Billen, J (ed.), *Biology and Evolution of Social Insects*, Leuven University Press, Leuven. P. 281-285.
- Dani F.R., Morgan E.D., Turillazzi S.* 1996a. Dufour gland secretion of *Polistes* wasp: chemical composition and possible involvement in nestmate recognition (Hymenoptera: Vespidae).// *J Insect Physiol.* Vol. 42. P. 541-548.
- Dani F.R., Fratini S., Turillazzi S.* 1996b. Behavioral evidence for the involvement of Dufour's gland secretion in nestmate recognition in the social wasp *Polistes dominulus* (Hymenoptera: Vespidae).// *Behav. Ecol. Sociobiol.* Vol. 38. P. 311-319.
- Dauber, J., Wolters, V.* 2005. Colonization of temperate grassland by ants // *Basic and Applied Ecology.* Vol. 6. P. 83-91.
- Davidson D.W.* Size variability in the worker caste of a social insect (*Veromessor pergandei* Mayr) as a function of the competitive environment. *American Naturalist.* 1978. V. 112. P. 523-532
- Deleurance E.Ph.* 1950. Sur le cycle biologique de *Polistes* (Hymenoptera, Vespidae) // *C. r. hebd. Seanc. Acad. Sci.* Vol. 226. P. 601-603.
- Diamond, J. M.* 1975. Assembly of species communities // In: M.L. Cody, J.M. Diamond (ed.) *Ecology and Evolution of Communities*, Belknap, Harvard, pp. 342-444.
- Dixon T.J.* 1960. Key to and descriptions of the third instar larvae of some species of Syrphidae (Diptera) occurring in Britain. *Transactions of the Royal entomological Society London.* No. 112. P. 345-378.
- Dlussky, G. M., Brothers, D., Rasnitsyn, A. P.* 2004. The first Late Cretaceous ants (Hymenoptera: Formicidae) from southern Africa, with comments on the origin of the Myrmicinae // *Insect Systematics and Evolution.* Vol. 35. P. 1-13.
- Donisthorpe H.* 1927. *The quests of British ants.* London. 268 p.
- Doczkal D., Schmid U.* 1999. Revision of the Central European species of the genus *Microdon* Meigen, 1803 (Diptera, Syrphidae). *Volucella.* Vol. 4. No. 1/2. Stuttgart. P. 45-68.
- Dornhaus A., Chitka L.* 1999. Evolutionary origins of bee dances // *Nature.* Vol. 401. P. 38.
- Dornhaus A., Cameron S.* 2003. A scientific note on food alert in *Bombus transversalis* // *Apidologie.* Vol. 34. P. 87-88.
- Dropkin J.A., Gamboa G.J.* 1981. Physical comparisons of foundresses of the paper wasp *Polistes metricus* (Hymenoptera: Vespidae) // *Can. Entomol.* №113. P. 457-461.

-
- Duffield R.M. 1981. Biology of *Microdon fuscipennis* (Diptera, Syrphidae) with interpretations of the reproductive strategies of *Microdon* species found north of Mexico. Proceedings of the Entomological Society of Washington. Vol. 83. No. 4. P. 716-724.
- Dyer AG, Chittka L (2004a). Biological significance of distinguishing between similar colours in spectrally variable illumination: bumblebees (*Bombus terrestris*) as a case study. J Comp Physiol A 190:105–114
- Dyer AG, Chittka L 2004b. Fine colour discrimination requires differential conditioning in bumblebees. Naturwissenschaften 91:224–227.
- Dyer AG, Chittka L 2004. Bumblebees (*Bombus terrestris*) sacrifice foraging speed to solve difficult colour discrimination tasks. J Comp Physiol A 190: 759–763
- Edwards R. Social wasp, their biology and control. // Rentokill Ltd. East Grinstead. 1980. Vol.25. p.371-396.
- Ehmer B., Gronenberg W. 1997. Antennal muscles and fast antennal movements in ants. J. Comp. Physiol., B. V. 167. P. 287-296
- Engelmann H.-D. 1978. Zur Dominanzklassifizierung von Bodenarthropoden // Pedobiologia, 18. Đ. 379-380.
- Espelie K.E., Hermann H.R. 1990. Surface lipids of the social wasp *Polistes annularis* (L.) and its nest and nest pedicel // J.chem.Ecol. 16. P. 1841-1852.
- Espelie K.E., Wenzel J.W., Chang G. 1990. Surface lipids of the social wasp *Polistes metricus* Say and its nest and nest pedicel and their relation to nestmate recognition // J. chem. Ecol. 16. P. 2229-2241.
- Fekete, G. 1992. The holistic view of succession reconsidered // Coenosesd, 7, 21-29.
- Ferguson D., Gamboa G.J., Jones J.K. 1987. Discrimination Between Natal and Non-Natal Nests by the Social Wasps *Dolichovespula maculata* and *Polistes fuscatus* (Hymenoptera: Vespidae) // Journal of the Kansas entomological society. 60 (1). P. 65-69.
- Finnegan R., 1975. Introduction of a predacious red wood ant, *Formica lugubris*, from Italy to Eastern Canada // Can. Entomol., T. 107. № 12. P. 1271 – 1274.
- Fitzgerald D. Vesey. 1938. Social wasps (Hymenoptera, Vespidae) from Trinidad, with a note on the genus *Trypoxylon* Latreille // Trans. R. ent. Soc London. 87. P. 181-191.
- Forsyth A.B. 1975. Usurpation and dominance behavior in the polygynous wasp *Metapolybia cingulata* (Hymenoptera: Vespidae: Polybiini) // Psyche. 82. P. 299-303.

-
- Forsyth A.B. 1980. Nest site and habitat selection by the social wasp *Metapolybia azteca* Araujo (Hymenoptera: Vespidae) // Brenesia. 17. P. 157-162.
- Forsyth A.B. 1981. Swarming activity of polybiine social wasps (Hymenoptera: Vespidae: Polybiini) // Biotropica. 13. P. 93-99.
- Fonseca, C. R., Benson, W. W. W., 2003. Ontogenetic succession in Amazonian ant trees. // Oikos 102: 407-412.
- Fox, B. J. 1987. Species assembly and the evolution of community structure // Evolutionary Ecology. Vol. 1. P. 201-213.
- Gallé, L. 1986. Habitat and niche analysis of grassland ants // Entomologia Generalis, 11, 197-211.
- Gallé, L. 1987. Relative frequency of species coalitions in ecological communities: some comments.- Ecology (CSSR), 6, 439-444.
- Gallé, L. 1991a. Structure and succession of ant assemblages in a north European sand dune area // Holarctic Ecology, 14, 31-37.
- Gallé, L. 1991b. Functional response in interference competition in ants // 1st European Congress on Social Insects, Leuven, Abstracts, 24.
- Gallé, L. 1992. The ecology and structure of ant assemblages in successional sand dune areas // Proc. 4th ECE and XIII SIEEC, Gödöllő, 1991, 715-719.
- Gallé, L. 1999. Composition and structure of primary successional sand-dune ant assemblages: a continental-scale comparison // In: Tajovsky, K., Pizl, V. (ed.. Soil Zoology in Central Europe, ISB AS CR, Ceske Budejovice, 67-74.
- Gallé, L., Körmöczy, L., Hornung, E., Kerekes, J. 1998. Structure of ant assemblages in a Middle-European successional sand-dune area // Tiscia, 31, 19-28.
- Gamboa G.J., Reeve H.K., Ferguson I.D., Wacker T.L. 1986. Nestmate recognition in social wasps: the origin and acquisition of recognition odours // Anim. Behav. 34. P. 685-695.
- Gamboa G.J., Heacock B.D., Wiltjer S.L. 1978. Division of labor and subordinate longevity in foundress associations of the paper wasp, *Polistes metricus* (Hymenoptera: Vespidae) // J. Kansas Entomol. Soc. № 51. P. 343-352.
- Garnett W.B., Akre R.D., Sehlke G. 1985. Cocoon mimicry and predation by myrmecophilous Diptera (Diptera, Syrphidae). Florida Entomologist. Vol. 68 (4). P. 615-621.
- Gervet J. 1964. La ponte et sa regulation dans la societe polygyne de *Polistes gallicus* L. (Hymenoptera, Vespidae) // Ann. Sci. Nat. Zool. Biol. Anim. № 6. P. 601-778.

-
- Giannotti E., Mansur C.B.* 1993. Dispersion and foundation of new colonies in *Polistes versicolor* (Hymenoptera, Vespidae) // An. Soc. ent. Brasil. Vol. 22. P. 307-316.
- Gotelli, N. J., Ellison, A. M.* 2002. Assembly rules for New England ant assemblages // Oikos. Vol. 99. P. 591-599.
- Gorb S.N., Gorb E.V.* 1999. Effects of ant species composition on seed removal in deciduous forest in eastern Europe // Oikos. Vol. 84. P. 110-118.
- Gould J.M., Marler P.* 1987. Learning by instinct // Sci. Am. 250. P. 74–85.
- Gösswald K.*, 1951. Die rote Waldameise im Dinsten der Waldhygiene. Lünenburg: Metta Kinau Verlag. 160 S.
- Gösswald K.*, 1981. Biotechnik der Waldameisenhege // Forst- und Holzwirt, Bd. 38. № 20. S. 500 – 5004.
- Gösswald K.*, 1990. Die Waldameise. Band II. Die Waldameise in Ökosystem Wald, ihr Nutzen und ihre Hege. Wiesbaden: Aula-Verlag, 510 S.
- Griffin A., Evans C.S., Blumstein D.T.* 2002. Selective learning in marsupial // Ethology, 108, 1103–1114.
- Gridina T.I.* Influence of *Formica polyctena* Foerst. (Hymenoptera, Formicidae) on the distribution of predatory arthropods in forest ecosystems. // Memorabilia Zool., 1990, № 44, p.21-37.
- Grimaldi D., Agosti D.* 2000. A formicine in New Jersey Cretaceous amber (Hymenoptera: Formicinae) and early evolution of ants // Proceedings of National Academy of Sciences. Vol. 97. P. 13678-13683.
- Grimaldi D.A., Agosti D., Carpenter J.M.* 1997. New and rediscovered primitive ants (Hymenoptera: Formicidae) in Cretaceous amber from New Jersey, and their phylogenetic relationships // American Museum Novitates. No. 3208. P. 1-43.
- Gronenberg W., Paul J., Just S., Hölldobler B.* 1997. Mandible muscle fibers in ants: fast or powerful? Cell and Tissue Res. V. 289. P. 347-361
- Gumbert A* (2000). Color choices by bumble bees (*Bombus terrestris*): innate preferences and generalization after learning. Behav Ecol Sociobiol 48:36–43
- Gumbert A, Kunze J, Chittka L* (1999). Floral colour diversity in plant communities, bee colour space and a null model. Proc. R. Soc. Lond. Ser. B 266:1711–1716
- Hanski, I.*, 1982. Dynamics of regional distribution: the core and satellite species hypothesis // Oikos 38: 210-221.
- Hartow H.F.* 1949. The formation of learning sets. Psychol. Rev. Vol. 56. P. 51-65.
- Hartley J.C.* 1961. A taxonomic account of the larvae of some British Syrphidae. Proceedings of the Zoological Society of London. No. 136. P. 505-573.

-
- Hartley J.C. 1963. The cephalopharyngeal apparatus of syrphid larvae and its relationship to other Diptera. Proceedings of the Zoological Society of London. No. 141. P. 261-280.
- Hertzberg K., Yoccoz N.G., Ims R.A. and Leinaas H.F. 2000. The effects of habitat configuration on recruitment, growth and population structure in arctic Collembola // *Oecologia*, 124. Đ. 381-390.
- Hocking B. 1970. Insect associations with the swollen thorn acacias. Transactions of the Royal Entomological Society of London. Vol. 122. No. 7. P. 211-255.
- Holmes W.G., Sherman P.W. 1983. Kin Recognition in Animals // *American Scientist*. Vol. 71. P. 46-55.
- Hölldobler B., Wilson E.O. 1990. *Ants*. – Springer Verlag. 498 p.
- Hughes C.R., Beck M.O., Strassmann J.E. 1987. Queen succession in the social wasp, *Polistes annularis* // *Ethology*. № 76. P. 124-132.
- Itô Y. 1984. Shifts of females between adjacent nests of *Polistes versicolor* (Hymenoptera: Vespidae) in Panama // *Ins. soc.* Vol. 31. P. 103-111.
- Járdán, Cs., Gallé, L. Margóczy, K. 1993. Ant community composition in a Hungarian successional sand dune area // *Tiscia*, 27, 9-15.
- Jeanne R.L. 1975. Nest site selection by *Metapolybia* in Costa Rica (Hymenoptera, Vespidae) // *J. Kansas ent. Soc.* 48. P. 285-290.
- Jeanne R.L. 1979. A latitudinal gradient in rates of ant predation // *Ecology*. 60. P. 1211-1224.
- Jeanne R.L. 1982. Predation, defense and colony size and cycle in the social wasps // In: Breed, MD; Michener, CD; Evans, HE (eds.), *The Biology of Social Insects*, Westview, Boulder. P. 280-284.
- Jeanne R.L. 1986. The organization of work in *Polybia occidentalis*: the costs and benefits of specialization in a social wasp // *Behav. Ecol. Sociobiol.* 19. P. 333-341.
- Jeanne R.L. 1990. Material handling and the evolution of specialization // In: Veeresh, GK, Mallik, B, Viraktamath, CA (eds.), *Social Insects and the Environment*, Oxford & IBH, New Delhi. P. 65-66.
- Jeanne R.L. 1991. Polyethism // In: Ross, KG, Matthews, RW (eds.), *The Biology of social Wasps*, Cornell Univ. Press, Ithaca. P. 389-425.
- Jeanne R.L. 1996. Regulation of nest construction behaviour in *Polybia occidentalis* // *Anim. Behav.* 52. P. 473-488.
- Jeanne R.L. 2003. Social complexity in the Hymenoptera, with special attention to the wasps // In: Kikuchi, T, Azuma, N, Higashi, S (eds.), *Genes, Behaviors and Evolution of Social Insects*, Hokkaido Univ. Press, Sapporo. P. 81-130.

-
- Johnson R.A. Learning, memory, and foraging efficiency in two species of desert seed-harvester ants. *Ecology*. 1991. V.74. n 4. P. 1408-1419.
- Karsai I., Balazsi G. 2002. Organization of work via a natural substance: regulation of nest construction in social wasps // *J.theor.Biol.*218. P.549-565.
- Karsai I., Wenzel J.W. 2000. Organization and regulation of nest construction behavior in *Metapolybia* wasps // *Insect Behav.* 13. P. 111-140.
- Kevan PG, Giurfa M, Chittka L (1996). Why are there so many and so few white flowers? *Trends Plant Sci* 1:280-284.
- Klahn J.E., Gamboa G.J. 1983. Social wasps: discrimination between kin and nonkin brood // *Science N.Y.* Vol. 221. P. 482-484.
- Koehler W. 1976 (1977) Ogniskowo-kompleksowa metoda ochrony lasu // *Folia forest. Pol. A*, № 22. P. 29-38.
- Lorenzi M.C. 2003. Social wasp parasites affect the nestmate recognition abilities of their hosts (*Polistes atrimandibularis* and *P. biglumis*, Hymenoptera, Vespidae) // *Ins. soc.* Vol. 50. P. 82-87.
- Lorenzi M C., Cervo R. 1992. Behaviour of *Polistes biglumis bimaculatus* Hymenoptera, Vespidae) foundresses on alien conspecific nests // In: Billen, J (ed.), *Biology and Evolution of Social Insects*, Leuven Univ. Press, Leuven. P. 273-279.
- Lorenzi M.C., Filippone F. 2000. Opportunistic discrimination of alien eggs by social wasps (*Polistes bilgumis*, Hymenoptera Vespidae): a defense against social parasitism? // *Behav. Ecol. Sociobiol.* Vol. 48. P. 402-406.
- Lopez A., Bonaric J.-C. 1977. Notes sur une nymphe myrmécophile du genre *Microdon* (Diptera: Syrphidae): éthologie et structure tégumentaire. *Annales de la Société Entomologique de France*. Vol. 13. No. 1. P. 131-137.
- Menzel R, Backhaus W (1991). Colour vision in insects. In: Gouras P (ed) *Vision and visual dysfunction*, vol. 6. The perception of colour. Macmillan Press, London, UK, pp 262–293.
- Michener Ch. D., Smith B.H. 1987. Kin Recognition in Primitively Eusocial Insects// In: Fletcher, D.J.C. and Michener, Ch. D.(eds.), *Kin Recognition in Animals*, John Wiley, Sons Ltd. P. 209-242.
- Mikheev A.S. 2002. Ant (*Formica pallidefulva*) nest architecture: structure and rules of excavation // A Thesis for the degree of Master of Science. The Florida State University. P. 1-45
- Mikheyev A.S. and Tschinkel W.R. 2004. Nest architecture of the ant *Formica pallidefulva*: structure, costs and rules of excavation // *Insect. Soc.* 51. P.30-36.
- Muller H. 1960. Der Honigtau als Nahrung der hugelbauenden Waldameisen // *Entomophaga*. V. 5, № 1. P. 55-75.

-
- Navez B. 1990. Pollinisation par bourdons. Fruits Legumes. V. 79. P. 48-51.
- Novgorodova T. 2004. Distant homing in *Formica pratensis* Retz. // Proc. of the closing symposium of the EU research-training network INSECTS (Integrated Studies of the Economy of Insect Societies). Denmark, Helsingor. P. 41.
- Noonan K.M. 1981. Individual strategies of inclusive-fitness-maximizing in *Polistes fuscatus* foundresses // In: Alexander, RD, Tinkle, DW (eds.), Natural selection and Social Behavior: recent Research and New Theory, Chiron, New York. P. 18-44.
- O'Donnell S. 2001. Worker age, ovary development, and temporal polyethism in the swarm-founding wasp *Polybia occidentalis* (Hymenoptera: Vespidae) // J. Ins. Behav. 14. P. 201-213.
- O'Donnell S., Jeanne R.L. 1990. Forager specialization and the control of nest repair in *Polybia occidentalis* Olivier (Hymenoptera: Vespidae) // Behav. Ecol. Sociobiol. 27. P. 359-364.
- Osten T. 1982. Vergleichend-funktionsmorphologiosche Untersuchungen der Kopfkapsel und der Mundwerkzeugeausge ausgewählter "Scolioidea" (Hymenoptera, Aculeata). Stuttgarter Beitr.Naturk. Ser. A. N 354. S. 1-60
- Oster G.F., Wilson E.D. 1978. Caste and ecology in the social insects. Princeton Univ.Press. 352p.
- Pardi L. 1942. Ricerche sui Polistini. V. La poliginia iniziale di *Polistes gallicus* (L.) // Boll. Ist. Entomol. Univ. Bologna. № 14. P. 1-106.
- Pardi L. 1946. Riserche sui Polistini. VII. La «dominazione» e il ciclo ovarico annuales in *Polistes gallicus* (L.) // Boll. Inst. Ent. Univ. Bologna. № 15. P. 25-84.
- Pardi L. 1948. Dominance order in *Polistes* wasps // Physiol. Zool. № 21. P. 1-13.
- Papp, L. 1998 «Outlaws»: some evolutionary aspects of rarity in insects // Tiscia 31, 29-33.
- Peck L.V. 1988. Family Syrphidae / Catalogue of Palearctic Diptera. Vol. 8. Syrphidae-Conopidae. Ed. A. Soos. Budapest. P. 11-230.
- Pépei, H., Zoványi, G. 2004. Composition of Formicoidea assemblages in successional sand-dune sites // Thesis (in Hungarian) 80 p.
- Pfennig D.W., Gamboa G.J., Reeve H.K., Shellman-Reeve J., Ferguson I.D. 1983a. The mechanism of nestmate discrimination in social wasps (*Polistes*. Hymenoptera: Vespidae) // Behav. Ecol. Sociobiol. Vol.13. P. 299-305.
- Pfennig D.W., Reeve. H.K., Shellman J.S. 1983b. Learned component of nestmate discrimination in workers of a social wasp, *Polistes fuscatus* (Hymenoptera: Vespidae) // Anim. Behav. Vol. 31. P. 412-416.

-
- Pisarski B* 1972. La structure des colonies polycaliques de *Formica* (*Coptoformica*) *exsecta* Nyl. // *Ekologia Polska* Vol. XX. No. 12. P. 111-116.
- Post D.C., Jeanne R.L.* 1982. Recognition of former nestmates during colony founding by the social wasp *Polistes fuscatus* (Hymenoptera: Vespidae) // *Behav. Ecol. Sociobiol.* Vol.11. P. 283-285.
- Pickett, S. T. A., White, P. S.* 1985. The Ecology of Nature Disturbances and Patch Dynamics // *Acad. Press, New York.* XIV+472.
- Pleasants J.M.* 1980. Competition for hummingbird pollinators and sequential flowering in two Colorado wildflowers // *Ecology*, V 61. №6 P. 1446-1459.
- Reeve H.K.* 1991. *Polistes* // In: Ross, KG, Matthews, RW (eds.), *The Social Biology of Wasps*, Cornell Univ. Press, Ithaca. P. 99-148.
- Rezniokova, Z. I.* 1982. Interspecific communication between ants // *Behaviour*, 80, 84-95.
- Reznikova Zh.* 2001. Interspecific and intraspecific social learning in ants // *Advances in Ethology* V.36. Blackwell Sciences. P.108-108.
- Reznikova Zh., Dorosheva E.* 2004. Impacts of red wood ants *Formica polyctena* on the spatial distribution and behavioral patterns of ground beetles // *Pedobiologia*. V. 48. P. 15-21.
- Reznikova Zh., Ryabko B.*, 1994. Experimental study of the ants' communication system, with the application of the Information Theory approach // *Memorabilia Zoologiĭna*. V. 48. № 2. P. 219-236.
- Reznikova Zh., Ryabko B.*, 2001. A Study of Ants' Numerical Competence// *Electronic Transactions on Artificial Intelligence*. V. 5 (B). P. 111-126.
- Reznikova Zh., Ryabko B.* 2003. In the Shadow of the Binary Tree: Ants and Bits. *Proceedings of the 2-nd Internat. Workshop on the Mathematics and Algorithms of Social Insects*. Atlanta, USA. Pp. 139-144.
- Richards O.W., Richards M.J.* 1951. Observations on the social wasps of South America (Hymenoptera Vespidae) // *Trans. r. ent. Soc. London*. 102. P. 1-170.
- Rolf F.J.* 1993. Relative warps analysis and example of its application to mosquito wings // In: (Eds. Marcus L.F., Bello E., Carcia-Valdecasas A.) *Contributions to morphometrics*. P.131-160.
- Rotheray G.E.* 1993. Colour guide to hoverfly larvae (Diptera, Syrphidae). *Dipterists Digest*. No. 9. P. 1-156.
- Röseler P.-F.* 1991. Reproductive competition during colony establishment // In: Ross, KG, Matthews, RW (eds.), *The Social Biology of Wasps*, Cornell Univ. Press, Ithaca. P. 309-335.
- Röseler P.-F., Röseler I., Strambi A.* 1980. The activity of corpora allata in dominant and subordinated females of the wasp *Polistes gallicus* // *Insectes Soc.* № 27. P. 97-107.

-
- Röseler P.-F., Röseler I., Strambi A., Augier R. 1984. Influence of insect hormones on the establishment of dominance hierarchies among foundresses of the paper wasp, *Polistes gallicus* // Behav. Ecol. Sociobiol. № 15. P. 133-142.
- Röseler P.-F., Röseler I., Strambi A. 1985. Role of ovaries and ecdysteroids in dominance hierarchy establishment among foundresses of the primitively social wasp, *Polistes gallicus* // Behav. Ecol. Sociobiol. № 18. P. 9-13.
- Röseler P.-F., Röseler I., Strambi A. 1986. Studies of the dominance hierarchy in the paper wasp, *Polistes gallicus* (L.) (Hymenoptera, Vespidae) // Monit. Zool. Ital. № 20. P. 283-290.
- Röseler P.-F. 1991. Reproductive competition during colony establishment / In: Ross, KG, Matthews, RW (eds.), The Social Biology of Wasps, Cornell University Press, New York. P. 309-335.
- Russina L. Yu., Vishnyakova O.A. and Laricheva E.N. 1993. Egg-laying and aggressive behaviour in three species of *Polistes* // Материалы коллоквиумов по общественным насекомым. Петербург. С. 103-109.
- Rust J., Andersen N. M. 1999. Giant ants from Paleogene of Denmark with a discussion of the fossil history and early evolution of ants (Hymenoptera: Formicidae) // Zoological. Journal of Linnean Society. Vol. 125. P. 331-348.
- Ruiz, M.C., Osorio, K., 2005. Ant community recovery in restored forest in Puerto Rico // http://www.cnnet.upr.edu/ecologia/ant_recovery.htm.
- Ryabko B., Reznikova Zh., 1996. Using Shannon Entropy and Kolmogorov Complexity to study the communicative system and cognitive capacities in ants // Complexity. NY: John Willey Sons, Inc. V. 2. № 2. P. 37-42.
- Singer T.L., Espelie K.E. 1992. Social wasps use nest paper hydrocarbons for nest recognition // Anim. Behav. Vol. 44. P. 63-68.
- Singer T.L., Espelie K.E. 1997. Exposure to nest paper hydrocarbons is important for nest recognition by a social wasps, *Polistes metricus* Say (Hymenoptera, Vespidae) // Insectes soc. Vol. 44. P. 245-254.
- Shellman J. S., Gamboa G. J. 1982. Nestmate discrimination in social wasps: the role of exposure to nest and nestmates // Behav. Ecol. Sociobiol. Vol. 11. P. 51-53.
- Sledge M.F., Boscaro F., Turillazzi S. 2001. Cuticular hydrocarbons and reproductive status in the social wasp *Polistes dominulus* // Behav. Ecol. Sociobiol. 49. P. 401-409.
- Spaethe J, Tautz J and Chittka L (2001). Visual constraints in foraging bumblebees: flower size and color affect search time and flight behaviour. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 98, 3898-3903.
- Speight M.C.D. 2003. Species accounts of European Syrphidae (Diptera): species of the Atlantic, Continental and Northern Regions. P. 1-209 in: Speight M.C.D., Castella E., Obrdlik P., Ball S. (eds.) Syrph the Net, the

-
- database of European Syrphidae. Vol. 39. Syrph the Net publications, Dublin.
- Speight M.C.D., Chandler P.J., Nach R. 1975. Irish Syrphidae (Diptera): notes on the species and an account of their known distribution. Proc. R. Ir. Acad. No. 75 (Section B). P. 1-80.
- Starks P.T., Fischer D.J., Watson R.E., Melikian G.L., Nath S.D. 1998. Context-dependent nestmate discrimination in the paper wasp *Polistes dominulus*: a critical test of the optimal acceptance threshold model. Anim. Behav. 56. P. 449-458.
- Starr C.K. 1991. The nest as the locus of social life // In: Ross, KG, Matthews, RW (eds.), The Social Biology of Wasps, Cornell Univ. Press, Ithaca. P. 520-539.
- Starr C.K., Hook A.W. 2003. The aculeate Hymenoptera of Trinidad, West Indies // Occasional papers of the department of life sciences, University of West Indies. 12. P. 1-31.
- Strassmann J.E. 1981a. Wasp reproduction and kin selection: reproductive competition and dominance hierarchies among *Polistes annularis* foundresses // Florida Entomol. № 64. P. 74-88.
- Strassmann J.E. 1981b. Evolutionary implications of early male and satellite nest production in *Polistes exclamans* colony cycles // Behav. Ecol. Sociobiol. № 8. P. 55-64.
- Strassmann J.E. 1983. Nest fidelity and group size among foundresses of *Polistes annularis* (Hymenoptera, Vespidae) // J. Kansas Entomol. Soc. № 56. P. 621-634.
- Strassmann J.E., Nguyen J.S., Arevalo E., Cervo R., Zacchi F., Turillazzi S., Queller D.C. 2003. Worker interests and male production in *Polistes gallicus*, a Mediterranean social wasp // J. Evol. Biol. 16. P. 254-259.
- Stubbs C.S., Drummond F. A. 2001. *Bombus impatiens* (Hymenoptera: Apidae): an alternative to *Apis mellifera* (Hymenoptera: Apidae) for lowbush blueberry pollination. J. econ. Entomol. V. 94, N 3. P. 609-616.
- Stubbs A.E., Falk S.J. 1983. British hoverflies. British Entomol. and Natural Hist. Soc. P. 227-229.
- Syms E.E. 1935. Notes on the biology of *Microdon eggeri* Mik. Trans. Soc. Br. Ent. No. 2. P. 163-165.
- Tinbergen N. 1951. The Study of Instincts. Oxford: Oxford Univ. Press. P. 430.
- Tibbets E.A. 2002. Visual signals of individual identity in the wasp *Polistes fuscatus* // Proc. R. Soc. Lond. V. 269. P. 1423-1428.
- Tibbets E.A., Dale J. 2004. A socially enforced signal of quality in a paper wasp // Nature. Vol. 432. P. 218-222.

-
- Thompson F.C. 1981. Revisionary notes on Nearctic *Microdon* flies (Diptera, Syrphidae). Proceedings of the Entomological Society of Washington. Vol. 83. No. 4. P. 725-758.
- Thorpe W.H. 1963. Learning and Instinct in Animals. 2nd Edn. Nethuen. London.
- Tschinkel W.R. 1999. Sociometry and sociogenesis of colonies of the harvester ant, *Pogonomyrmex badius*: distribution of workers, brood and seeds within the nest in relation to colony size and season // Ecological Entomology 24 (2). P. 222.
- Tschinkel W.R. 2004. The nest architecture of the Florida harvester ant, *Pogonomyrmex badius* // Journal of Insect Science. 4 (21). P. 1–19.
- Tschinkel W.R. 2005. The nest architecture of the ant, *Camponotus socius* / Journal of Insect Science. 5 (9). P. 1-18.
- Turillazzi S., Pardi L. 1977. Body size and hierarchy in polygynic nests of *Polistes gallicus* (L.) (Hymenoptera, Vespidae) // Monit. Zool. Ital. (N. S.). № 11. P.101-112.
- Turillazzi S., Marino-Piccioli M.T., Hervatin L. and Pardi L. 1982. Reproductive capacity of single foundress and associated foundress females of *Polistes gallicus* (L.) (Hymenoptera, Vespidae) // Monit. Zool. Ital. (N.S.). № 16. P. 75-88.
- Van Pelt A.E., Van Pelt S.A. 1972. *Microdon* (Diptera: Syrphidae) in nests of *Monomorium* (Hymenoptera: Formicidae) in Texas. Annals of the Entomological Society of America. Vol. 65. No. 4. P. 977-979.
- Van Veen M.P. 2004. Hoverflies of Northwest Europe. Ponsen en Looijen. Wageningen. The Netherlands. P. 142-143.
- Vasconcellos A., Santana G.G., Souza A.K. 2004. Nest spacing and architecture, and swarming of males of *Dinoponera quadriceps* (Hymenoptera, Formicidae) in a remnant of the Atlantic forest in Northeast Brazil // Braz. J. Biol. 64 (2). P. 357-362.
- Wassmann E., 1899. Die psychischen Fähigkeiten der Ameisen // Zool. № 26. S. 1-133.
- Wellenstein G., 1965. Die Einwirkung der Waldameisen (Formica rufa-Gruppe) auf die Biozönose. Methodes und Ergebnisse // Roma: Collana Verde, № 16. P. 369 – 392.
- Werner Ph., Catzeflis F., Cherix D. 1979 A propos du polycalisme chez *Formica* (Coptoformica) *exsecta* Nyl. // C.R. UIEIS sct. francaise – Lausanne. P. 115-126.
- West-Eberhard M.J. 1969. The social biology of polistine wasps // Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. of Michigan. № 140. P. 1-101.
- West-Eberhard M.J. 1973. Monogyny in «polygynous» social wasps // Proc. VIII. int. Congr. IUSI, Wageningen. P. 396-403.

-
- West-Eberhard M.J.* 1986. Dominance relations in *Polistes canadensis* (L.), a tropical social wasp // *Monit. Zool. Ital. (N.S.)*. № 20. P. 263-281.
- Williams DF, Lofgren CS.* 1988. Nest casting of some ground-dwelling Florida ant species using dental labstone. // In: Brill E.J. (ed.), *Advances in Myrmecology*, Leiden. P. 433-443.
- Wilson E. O.* 1985. Ants from the Cretaceous and Eocene amber of North America. // *Psyche*. Vol. 92. P. 205-216.
- Wilson E. O., Carpenter F.M., Brown W.L.* 1967. The first Mesozoic ants, with the description of a new subfamily// *Psyche*. Vol. 74. P. 1-19.
- Zakharov A.A.* 1994. Primary and secondary federation in ants // *Memorabilia zoologica*. V.48. P. 279 – 292.
- Zhang Jun feng* 1989. *Fossil Insects from Shanwang, Shandong, China*. Shandong Science and Technology Publishing House. Jinan, China. 459 pp
- Zhang J., Sun B., Zhang X.*, 1994. Miocene insects and spiders from Shanwang, Shandong. *Sci. Press, Beijing*: 298 pp.
- Yamane Sô.* 1996. Ecological factors influencing the colony cycle of *Polistes* wasps. In: Turillazzi, S, West-Eberhard, MJ (eds.), *Natural History and Evolution of Paper-Wasps*, Oxford Univ. Press, Oxford. P. 75-97.

АЛФАВИТНЫЙ УКАЗАТЕЛЬ

А

Адаховский Д. А. 6

Б

Бакшт Ф.Б. 196, 353
Беспалов В. В. 264
Бирюкова О. Б. 66
Блинова С.В. 10, 69
Бобылева А.И. 14
Бондарь С.С. 290
Бугров А.Г. 202, 353
Бугрова Н.М.
124, 202, 207, 212, 353
Бывальцев А. М. 18

В

Вежнина Е.Р. 44
Воробьева И.Г. 23

Г

Гилев А.В. 86, 98, 273
Голиченков М.В. 73, 217
Голосова М.А. 75
Горюнов Д.Н. 27, 90
Гревцова Н. А. 14
Гришина Е.М. 44

Д

Дашев Г.Ц. 252
Длусский Г.М. 49
Дмитриенко В. К. 219
Дорошева Е. А. 124, 140
Дьяченко В.Д. 184, 352
Дьяченко Н.Г. 296

Е

Еремеева Н.И. 31, 36
Ермаков А.А. 202, 353

Ж

Журавлева Т.В. 129

З

Закалюкина Ю.В. 73, 217
Захаров А.А. 93, 223
Зиновьев Е.В. 86
Зрянин В. А. 40, 264
Зрянина Т. А. 40, 264

К

Калинин Д. А. 146, 229
Карась А.Я. 151
Карцев В. М. 155, 352
Квон Е.З. 202, 353
Кирюшин А.В. 73, 217
Конусова О.Л. 44
Корганова Г.А. 106
Красильников В.А. 299
Кудряшова И.В. 235
Кучина Е.А. 129

Л

Лузянин С. Л. 31
Людвиг Н. Л. 219

М

Малоземова Л.А. 98
Малышев Д.С. 240
Мишин И.Н. 242
Молодцов В.В. 212

Н

Нейматов А.Л. 73, 217
Никольская К.А. 158
Новгородова Т.А. 124, 165

О

Оганесов Т. Г. 155, 352
Омельченко Л.В. 54, 60

П

Палагута А. В. 247
Пантелеева С.Н. 171
Перфильева К.С. 268
Путятин Т.С. 174
Пушкин С.В. 110
Пшеницына Л.Б. 207

Р

Расницын А.П. 49
Рахлеева А.А. 106
Резникова Ж.И. 179
Ромашкова О.П. 252
Русина Л.Ю. 101, 184, 273
Рыбалов Л.Б. 257

С

Сарапий М. И. 262
Сейма Ф.А. 114
Семенов С.М. 79
Сигида С. И. 262
Сидоров Д.А. 36
Синякова Н.А. 202, 353
Скороход О.В. 273
Слепцова Е.В. 117, 124
Сорокина В.С. 129
Старр К.К. 101
Стебаева С.К. 133

Т

Терехов А.С. 73, 217

У

Удалова Г.П. 151
Успенский К.В. 190

Ф

Федосеева Е.Б. 278, 284
Филимонова Н.Б. 184, 273, 352
Фирман Л.А. 101, 273

Ч

Черненко А. В. 304
Чеснокова С.В. 54, 60

Ш

Штучный Н.А. 309

Я

Яковлев И.К. 193
Ясюкевич В.В. 79

СОДЕРЖАНИЕ

Систематика, фауна и ландшафтное распределение Problems of taxonomy, fauna and landscape distribution

Д.А.Адаховский. ЛАНДШАФТНО-ЗОНАЛЬНЫЕ ОСОБЕННОСТИ РАСПРОСТРАНЕНИЯ СУББОРЕАЛЬНЫХ ЭЛЕМЕНТОВ В ФАУНЕ МУРАВЬЁВ УДМУРТИИ	6
С.В. Блинова МИРМЕКОКОМПЛЕКСЫ ТАЕЖНЫХ ЦЕНОЗОВ КУЗНЕЦКО-САЛАИРСКОГО НАГОРЬЯ	10
А.И. Бобылева, Н. А. Гревцова МИРМЕКОФАУНА ТЕРРИТОРИИ ЗАКАЗНИКА ЗБС МГУ И ЕГО ОКРЕСТНОСТЕЙ	14
А. М. Бывальцев ПРОСТРАНСТВЕННО-ВРЕМЕННОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ШМЕЛЕЙ НА ТЕРРИТОРИИ КУРГАНСКОЙ ОБЛАСТИ	18
И.Г. Воробьева СОСТОЯНИЕ ПОСЕЛЕНИЙ РЫЖИХ ЛЕСНЫХ МУРАВЬЕВ В ЛЕСАХ РЕСПУБЛИКИ МАРИЙ ЭЛ В УСЛОВИЯХ СИЛЬНОГО АНТРОПОГЕННОГО ВЛИЯНИЯ	23
Д.Н. Горюнов ХАРАКТЕРИСТИКА ПОСЕЛЕНИЙ МУРАВЬЁВ FORMICA EXSECTA В ВЕРХОВЬЯХ Р. КОЛЫМЫ	27
Н.И. Еремеева, С. Л. Лузянин РЕДКИЕ ВИДЫ ШМЕЛЕЙ В ФАУНЕ КУЗНЕЦКО-САЛАИРСКОЙ ГОРНОЙ ОБЛАСТИ	31
Н.И. Еремеева, Д.А. Сидоров МАТЕРИАЛЫ ПО ФАУНЕ АНТОФОРИД (HYMENOPTERA, ANTHORHORIDAE) КУЗНЕЦКО-САЛАИРСКОЙ ГОРНОЙ ОБЛАСТИ	36
Т.А. Зрянина, В.А. Зрянин МАТЕРИАЛЫ К ФАУНЕ МУРАВЬЕВ (HYMENOPTERA, FORMICIDAE) СРЕДНЕГО ПОВОЛЖЬЯ	40
О.Л. Конусова, Е.М. Гришина, Е.Р. Вежнина ЛАНДШАФТНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ШМЕЛЕЙ (HYMENOPTERA: APIDAE, VOMBINI) ТОМСКОЙ ОБЛАСТИ	44
Г.М. Длусский, А.П. Расницын ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКАЯ ИСТОРИЯ МУРАВЬЕВ	49
С.В. Чеснокова, Л.В. Омельченко РАСПРЕДЕЛЕНИЕ МУРАВЬЕВ РОДА FORMICA (HYMENOPTERA, FORMICIDAE) СЕВЕРО- ВОСТОЧНОГО АЛТАЯ	54
С.В. Чеснокова, Л.В. Омельченко РАСПРЕДЕЛЕНИЕ МУРАВЬЕВ ПОДСЕМЕЙСТВА MYRMICINAE (HYMENOPTERA, FORMICIDAE) СЕВЕРО-ВОСТОЧНОГО АЛТАЯ	60

Общественные насекомые в антропогенных экосистемах
Role of social insects in anthropogenic ecosystems

О.Б. Бирюкова ИЗМЕНЕНИЯ В ИЕРАРХИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЕ МИРМЕКОКОМПЛЕКСА ПОД ВЛИЯНИЕМ АВТОДОРОГИ	66
С.В. Блинова ВЛИЯНИЕ ТВЕРДЫХ ВЫБРОСОВ ПРЕДПРИЯТИЙ НА МУРАВЬЕВ (HYMENOPTERA, FORMICIDAE)	69
М.В. Голиченков, А.Л. Нейматов, Ю.В. Закалюкина, А.В. Кирюшин, А.С. Терехов СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА МИКРОБИОЛОГИЧЕСКОЙ АКТИВНОСТИ СЕРЫХ ЛЕСНЫХ ПОЧВ ПОД МУРАВЕЙНИКАМИ <i>LASIUS NIGER</i>	73
М.А. Голосова СУДЬБА КОМПЛЕКСОВ МУРАВЬЕВ <i>FORMICA</i> <i>AQUILONIA</i> В УСЛОВИЯХ ПОВЫШЕННОЙ АНТРОПОГЕННОЙ ТРАНСФОРМАЦИИ ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМ	75
В.В. Ясюкевич, С.М. Семенов ИЗМЕНЕНИЕ БИОРАЗНООБРАЗИЯ И ЧИСЛЕННОСТИ ШМЕЛЕЙ В АНТРОПОГЕННЫХ ЭКОСИСТЕМАХ ГОРОДА МОСКВЫ	79

Семья и надсемейные структуры
Colonies and super-colonies

А.В. Гилев, Е.В. Зиновьев О НЕКОТОРЫХ АСПЕКТАХ ОРГАНИЗАЦИИ СООБЩЕСТВ У МУРАВЬЕВ	86
Д.Н. Горюнов СЕЗОННЫЙ ЦИКЛ КОМПЛЕКСОВ МУРАВЕЙНИКОВ <i>FORMICA EXSECTA</i> В ПОДМОСКОВЬЕ	90
А.А. Захаров ПУТИ СТАБИЛИЗАЦИИ ВРЕМЕННЫХ НАДСЕМЕЙНЫХ СТРУКТУР У МУРАВЬЕВ	93
Л.А. Малоземова, А.В. Гилев ОСОБЕННОСТИ РЕГУЛЯЦИИ ФУРАЖИРОВКИ У МУРАВЬЕВ <i>FORMICA S.STR.</i>	98
Л.Ю. Русина, Л.А. Фирман, К.К. Старр ГНЕЗДОВАНИЕ НЕОТРОПИЧЕСКОЙ ОСЫ <i>METAPOLYBIA CINGULATA</i> (FAB.) (HYMENOPTERA: VESPIDAE: POLYBIINI) В АНТРОПОГЕННЫХ ЛАНДШАФТАХ ТРИНИДАДА	101

Межвидовые отношения
Interspecies relations

Г.А. Корганова, А.А. Рахлеева ЦЕНОТИЧЕСКИЕ ОТНОШЕНИЯ В МУРАВЕЙНИКАХ: РАЗНООБРАЗИЕ И РАСПРЕДЕЛЕНИЕ РАКОВИННЫХ АМЕБ (PROTISTA, TESTACEA)	106
--	-----

С.В. Пушкин ФАУНА ЖЕСТКОКРЫЛЫХ (COLEOPTERA) ГНЁЗД ПЕРЕПОНЧАТОКРЫЛЫХ НАСЕКОМЫХ СЕВЕРНОГО КАВКАЗА	110
Ф.А. Сейма СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА МНОГОВИДОВОЙ АССОЦИИ МУРАВЬЕВ	114
Е.В. Слепцова БИОТОПИЧЕСКИЕ И ГЕОГРАФИЧЕСКИЕ ВАРИАЦИИ НАСЕЛЕНИЯ НОГОХВОСТОК В ГНЕЗДАХ РЫЖИХ ЛЕСНЫХ МУРАВЬЕВ	117
Е.В. Слепцова, Е.А. Дорошева, Н.М. Бугрова, Т.А. Новгородова ВОЗДЕЙСТВИЕ ПЕРЕСЕЛЕННЫХ МИРМЕКОКОМПЛЕКСОВ НА БИОРАЗНООБРАЗИЕ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ	124
В.С. Сорокина, Т.В. Журавлева, Е.А. Кучина СВЕДЕНИЯ О МОРФОЛОГИИ И ЭКОЛОГИИ МИРМЕКОФИЛЬНЫХ МУХ РОДА <i>MICRODON</i> MG. (DIPTERA, SYRPHIDAE)	129
С.К. Стебаева ДИНАМИКА НАСЕЛЕНИЯ КОЛЛЕМБОЛ (<i>COLLEMBOLA</i> , НЕХАРОДА) В ГНЕЗДАХ МУРАВЬЕВ ПОДРОДА <i>FORMICA</i> S. STR. В СЕВЕРО-ВОСТОЧНОМ КАЗАХСТАНЕ	133

**Поведение и коммуникация
Behaviour and communication**

Е. А. Дорошева СПЕЦИФИКА ПОВЕДЕНИЯ РЫЖИХ ЛЕСНЫХ МУРАВЬЕВ ПРИ ВЗАИМОДЕЙСТВИИ С ЖУЖЕЛИЦАМИ	140
Д. А. Калинин ЛЕТНАЯ АКТИВНОСТЬ ШМЕЛЕЙ (HYMENOPTERA, APIDAE)	146
А.Я. Карась, Г.П. Удалова ВЛИЯНИЕ СЕЗОННОГО ЦИКЛА РАЗВИТИЯ СЕМЬИ <i>MYRMICA RUBRA</i> НА ОБУЧЕНИЕ РАБОЧИХ ОСОБЕЙ	151
В. М. Карцев, Т. Г.Оганесов ОБУЧЕНИЕ НА РАЗНЫХ ЭТАПАХ ПИЩЕВОГО ПОИСКА У ОС <i>PARAVESPULA GERMANICA</i> L. (HYMENOPTERA, VESPIDAE)	155
К.А. Никольская СТРАТЕГИЯ ПОЗНАВАТЕЛЬНОГО ПРОЦЕССА В ЗАВИСИМОСТИ ОТ СОЦИАЛЬНОЙ ОРГАНИЗАЦИИ ВИДА	158
Т.А. Новгородова ПЕРЕДАЧА ИНФОРМАЦИИ У ЛУГОВОГО МУРАВЬЯ <i>FORMICA PRATENSIS</i> RETZ. (HYMENOPTERA, FORMICIDAE)	165
С.Н. Пантелеева ИССЛЕДОВАНИЕ ФОРМИРОВАНИЯ ОХОТНИЧЬЕГО ПОВЕДЕНИЯ МУРАВЬЕВ <i>MYRMICA RUBRA</i> ...	171

Т.С. Путьгина ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ЗОН ОХОТЫ И СПОСОБЫ МОБИЛИЗАЦИИ КАК МЕХАНИЗМЫ ОБЕСПЕЧЕНИЯ СОСУЩЕСТВОВАНИЯ МУРАВЬЕВ РОДА <i>MYRMICA</i> (HYMENOPTERA, FORMICIDAE).....	174
Ж.И. Резникова РАЗЛИЧНЫЕ ФОРМЫ ОБУЧЕНИЯ У МУРАВЬЕВ: ОТКРЫТИЯ И ПЕРСПЕКТИВЫ	179
Л.Ю. Русина, В.Д. Дьяченко, Н.Б. Филимонова РАСПОЗНАВАНИЕ РОДНОГО ГНЕЗДА У ОС-ПОЛИСТОВ (HYMENOPTERA: VESPIDAE) В НИЖНЕМ ПРИДНЕПРОВЬЕ	184
К.В. Успенский НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ РАСПРОСТРАНЕНИЯ И ВЗАИМООТНОШЕНИЯ <i>FORMICA RUFA</i> L. И <i>FORMICA</i> <i>POLYSTENA FOERST.</i> НА ТЕРРИТОРИИ ВОРОНЕЖСКОЙ ОБЛАСТИ	190
И.К.Яковлев ПРЕДВАРИТЕЛЬНЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОГО ИССЛЕДОВАНИЯ ФОРМИРОВАНИЯ В ОНТОГЕНЕЗЕ МУРАВЬЕВ РЕАКЦИЙ НА МОДЕЛИ ЖУЖЕЛИЦ	193

**Общественные насекомые в экосистемах:
теоретические проблемы и практическое использование
Theoretical and practical problems of ecology of social insects**

Ф.Б. Бакшт МУРАВЕЙНИК КАК УНИКАЛЬНЫЙ ГЕОЛОГО- ГЕОФИЗИЧЕСКИЙ ОБЪЕКТ	196
Н.М. Бугрова, Е.З. Квон, Н.А. Синякова, А.А. Ермаков, А.Г. Бугров ВЛИЯНИЕ ДЛИТЕЛЬНОСТИ ОБИТАНИЯ <i>FORMICA AQUILONIA</i> YARR. НА ЧИСЛЕННОСТЬ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ НАЗЕМНОГО И ТРАВЯНОГО ЯРУСОВ	202
Н.М. Бугрова, Л.Б. Пшеницына МИРМЕКОТОПНЫЕ АССАМБЛЕИ ТРАВЯНОГО ПОКРОВА	207
Н.М. Бугрова, В.В. Молодцов ВЛИЯНИЕ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ НА ФОРМИРОВАНИЕ СТАЦИАЛЬНЫХ ГРУПП МУРАВЬЕВ	212
М.В. Голиченков, А.Л. Нейматов, Ю.В. Закалюкина, А.В. Кирюшин, А.С. Терехов СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА МИКРОБИОЛОГИЧЕСКОЙ АКТИВНОСТИ СЕРЫХ ЛЕСНЫХ ПОЧВ ПОД МУРАВЕЙНИКАМИ <i>LASIUS NIGER</i>	217
В. К. Дмитриенко, Н. Л. Людвиг ВЛИЯНИЕ СЕВЕРНОГО ЛЕСНОГО МУРАВЬЯ (<i>FORMICA AQUILONIA</i> YARROW.) НА ВИДОВОЙ СОСТАВ И РАЗВИТИЕ РАСТЕНИЙ ВОЗЛЕ МУРАВЕЙНИКА	219

А.А. Захаров РЕАЛЬНЫЕ И МНИМЫЕ ПРОБЛЕМЫ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ МУРАВЬЕВ В БИОЛОГИЧЕСКОЙ ЗАЩИТЕ ЛЕСА	223
Д.А. Калинин НАЧАЛЬНЫЙ ЭТАП РЕКОЛОНИЗАЦИИ НАСАЖДЕНИЙ МУРАВЬЯМИ	229
И.В. Кудряшова ДИНАМИКА ПЛОТНОСТИ ПОСЕЛЕНИЯ МУРАВЬЕВ НА ГАРЯХ СОСНОВЫХ БОРОВ АЛТАЙСКОГО КРАЯ	235
Д.С. Малышев МЕСТА ОБИТАНИЯ ЛУГОВОГО МУРАВЬЯ <i>FORMICA PRATENSIS</i> RETZ. В ТАЕЖНОЙ ЛЕСНОЙ ЗОНЕ КАРЕЛЬСКОГО ПЕРЕШЕЙКА	240
И.Н. Мишин АРОИДЕА В УПРАВЛЕНИИ БИОРАЗНООБРАЗИЕМ ФИТОЦЕНОЗОВ	242
А. В. Палагута ПОДТВЕРЖДЕНИЕ СТАТУСА ПЕНКИНСКОГО МИРМЕКОЛОГИЧЕСКОГО ЗАКАЗНИКА	247
О.П. Ромашкова, Г.Ц. Дашев БУМАЖНЫЕ ОСЫ – ОБЪЕКТ МЕДИЦИНСКОЙ ДЕЗИНСЕКЦИИ	252
Л.Б. Рыбалов ВЛИЯНИЕ ПОСЕЛЕНИЙ РЫЖИХ ЛЕСНЫХ МУРАВЬЕВ (FORMICIDAE, FORMICA S. STR.) НА ПОЧВЕННУЮ ФАУНУ В «ПАРКЕ ДРУЖБА» (КАРЕЛИЯ – ФИНЛЯНДИЯ)	257
М. И. Сарапий, С. И. Сигида НЕКОТОРЫЕ АСПЕКТЫ ЭКОЛОГИИ МУРАВЬЯ <i>FORMICA PRATENSIS</i> RETZ.	262

Морфология и физиология Morphology and physiology

В. А. Зрянин, Т. А. Зрянина, В. В. Беспалов ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПОПУЛЯЦИЙ <i>FORMICA S.STR.</i> ИЗ СРЕДНЕГО И НИЖНЕГО ПОВОЛЖЬЯ.....	264
К.С. Перфильева АНАЛИЗ МЕЖПОЛОВЫХ И МЕЖВИДОВЫХ РАЗЛИЧИЙ КОЛИЧЕСТВЕННЫХ ПРИЗНАКОВ КРЫЛЬЕВ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ МУРАВЬЕВ	268
Л.Ю. Русина, А.В. Гилев, О.В. Скороход, Н.Б. Филимонова, Л.А. Фирман ВАРИАЦИИ ОКРАСКИ И ДОМИНАНТНАЯ СТРУКТУРА ПЛЕОМЕТРОТИЧНЫХ СЕМЕЙ <i>POLISTES DOMINULUS</i> (HYMENOPTERA: VESPIDAE).....	273
Е.Б. Федосеева РАЗМЕРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ У МУРАВЬЕВ-ЖНЕЦОВ	278
Е.Б. Федосеева ТЕХНОЛОГИЧЕСКИЕ СИСТЕМЫ И ТЕХНОЛОГИИ У МУРАВЬЕВ	284

Методы полевых и лабораторных исследований
Methods of field and laboratory studies

С.С. Бондарь МЕТОДЫ ИЗУЧЕНИЯ АРХИТЕКТУРЫ ПОДЗЕМНЫХ ГНЕЗД МУРАВЬЕВ	288
Н.Г. Дьяченко МЕТОДИКА ЭКСПРЕССИВНОГО ОПРЕДЕЛЕНИЯ ОСНОВНЫХ ПАРАМЕТРОВ МУРАВЕЙНИКОВ РЫЖИХ ЛЕСНЫХ МУРАВЬЕВ	294
В.А. Красильников ИНТЕРНЕТ-МИРМЕКОЛОГИЯ, ИЛИ ЧТО ПОЛЕЗНОГО И ЧТО ИНТЕРЕСНОГО О МУРАВЬЯХ ЕСТЬ В ИНТЕРНЕТЕ	297
А. В. Черненко ОБЗОР ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОГО ИЗУЧЕНИЯ ОБУЧЕНИЯ И ОСОБЕННОСТЕЙ ЗРЕНИЯ ШМЕЛЕЙ	302
Н.А. Штучный ДИАГНОСТИКА СОСТОЯНИЯ КОМПЛЕКСОВ <i>FORMICA AQUILONIA</i> НА СЕВЕРЕ МОСКОВСКОЙ ОБЛАСТИ ..	307
ЛИТЕРАТУРА	313
АЛФАВИТНЫЙ УКАЗАТЕЛЬ	349

НАУЧНОЕ ИЗДАНИЕ

МУРАВЬИ И ЗАЩИТА ЛЕСА

Материалы XII Всероссийского мирмекологического симпозиума и сателлитного совещания
«Экология и поведение общественных перепончатокрылых: теоретические проблемы и практическое использование»
в рамках Сибирской зоологической конференции
Новосибирск, 7-14 августа, 2005 г.

ответственный редактор

Жанна Ильинична Резникова

верстка

О.Г. Березина

рисунки

Ж.И. Резникова

логотип, обложка

П.Б. Рябко