

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
Институт проблем экологии и эволюции имени А.Н. Северцова
Российской академии наук
Федеральное государственное бюджетное учреждение
Национальный исследовательский центр
«Курчатовский институт»

На правах рукописи



Бургов Евгений Вадимович

**ТРАНСФОРМАЦИИ МНОГОВИДОВЫХ АССОЦИАЦИЙ
МУРАВЕЙНИКОВ С ФАКУЛЬТАТИВНЫМИ ДОМИНАНТАМИ**

ДИССЕРТАЦИЯ

на соискание учёной степени

кандидата биологических наук

по специальности 03.02.05 – энтомология

Научный руководитель
доктор биологических наук
Захаров Анатолий Александрович

Москва, 2020

Оглавление.

ВВЕДЕНИЕ.....	5
Актуальность темы	5
Цель и задачи исследования	9
Положения, выносимые на защиту:.....	12
Глава 1. Многовидовая ассоциация муравейников: история изучения и современное состояние проблемы.....	15
1.1. Общие принципы организации сообществ муравьев.....	15
1.1.1. Семья муравьев	15
1.1.2. Численность семьи муравьев. Внутрисемейные структуры	16
1.1.3. Количество самок в семье.....	18
1.1.4. Поликалия и полидомия.....	19
1.1.5. Основание семьи. Социотомия.....	20
1.1.6. Смешанные семьи. Социальный паразитизм.....	22
1.1.7. Устройство гнезд муравьев.....	24
1.1.8. Кормовой участок	26
1.1.9. Охраняемая территория семьи	30
1.1.10. Надсемейные структуры. Комплекс муравейников	31
1.2. Многовидовая ассоциация муравейников	33
1.2.1. Историческое развитие представлений о многовидовых ассоциациях муравейников.....	33
1.2.2. Место многовидовой ассоциации в многовидовом сообществе муравьев.....	37
1.2.3. Механизмы функционирования многовидовых ассоциаций муравейников. Пространственно-временная дифференциация фуражиров	39
1.2.4. Взаимодействие членов <i>МAM</i>	45
1.2.5. Иерархическое положение семьи в <i>многовидовой ассоциации муравейников</i>	46
Заключение главы 1	48
Глава 2. Район, материалы и методы исследований.....	50
2.1. Характеристика района исследований.....	50
2.2. Принятая терминология.....	53
2.2.1. Список используемых аббревиатур	59
2.2.2. Классификатор учетных единиц	60
2.3. Материалы и методы.....	60
2.3.1. Описание полигонов, комплексов гнезд	60
2.3.2. Изучение гнездостроения и мониторинг состояния семей модельных видов.....	61
2.3.3. Описание многовидовых ассоциаций и наблюдения за ними ...	63
2.3.4. Видеорегистрация группового и индивидуального поведения рабочих муравьев	64

2.3.5. Исследование индивидуальных и групповых, конспецифических и межвидовых взаимодействий рабочих муравьев	65
2.3.6. Двухъярусные кормовые поля.....	66
2.3.7. Статистическая обработка данных	66
2.4. Характеристики видов муравьев, рассматриваемых в работе.....	66
РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ.....	75
Глава 3. Модельные сообщества муравьев.....	75
3.1. Полигоны.....	75
3.2. Комплексы муравейников	76
3.3. Пространственно-функциональная структура основного модельного сообщества. Её изменение во времени.....	78
3.3.1. Специфика развития фрагментов основного модельного сообщества.....	83
3.3.2. Трансформация поселений при изменении растительности .	87
3.3.3. Антропогенное воздействие на комплексы гнезд	88
Выводы главы 3	88
Глава 4. Специфика пространственно-функциональных структур <i>Serviformica</i>	90
4.1. Устройство гнезд модельных видов <i>Serviformica</i>	91
4.2. Семьи, внутрисемейные структуры <i>Serviformica</i>	97
4.3. Кормовой участок	99
4.4. Надсемейные структуры, комплексы муравейников	101
Выводы главы 4	105
Глава 5. Взаимодействие индивидов и семей в многовидовых ассоциациях	107
5.1. Функциональное разделение видов муравьев в сообществе	107
5.2. Способность рабочих муравьев использовать разные транспортные субстраты	108
5.2.1. Конструкция установки с двухъярусными кормовыми полями	109
5.2.2. Видеорегистрация, обработка видеоматериалов.....	110
5.2.3. Скорость движения по траве	115
5.2.4. Различия в освоении установки муравьями <i>Formica</i>	117
5.3. Агрессивные межсемейные взаимодействия в основном модельном сообществе	120
5.3.1. <i>F. cunicularia</i> – <i>F. cunicularia</i>	123
5.3.2. <i>F. pratensis</i> – <i>F. cunicularia</i>	126
5.3.3. Смешанная семья <i>F. cunicularia</i> \ <i>P. rufescens</i> – <i>F. pratensis</i>	133
5.3.4. <i>F. cunicularia</i> – <i>L. niger</i>	135
5.3.5. <i>F. cunicularia</i> – <i>M. rubra</i> , <i>M. lobicornis</i> , <i>T. caespitum</i> , <i>L. umbratus</i> , <i>L. flavus</i>	135
5.3.6. <i>F. pratensis</i> – <i>Lasius niger</i>	136
5.3.7. <i>F. pratensis</i> – <i>M. lobicornis</i> , <i>T. caespitum</i> , <i>L. umbratus</i> , <i>L. flavus</i>	136

5.3.8. <i>L. fuliginosus</i> – <i>F. cunicularia</i> , <i>L. niger</i> , <i>L. umbratus</i> , <i>L. flavus</i>	137
5.3.9. Многовидовые ассоциации с <i>F. cinerea</i>	137
5.4. Сезонная динамика ассоциаций муравейников	138
5.5. Трансформация многовидовых ассоциаций муравейников	140
5.6. Общие принципы организации многовидовых ассоциаций муравейников с факультативными доминантами.....	144
Выводы главы 5	146
Общие выводы.....	148
Список литературы	150
Приложения	163

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность темы

Формирование и функционирование многовидовых сообществ животных, занимающих близкие экологические ниши, является важной и перспективной темой синэкологии. Изучение данных структур позволяет прогнозировать их развитие, а значит более эффективно охранять и рационально использовать природные ресурсы. Развиваются исследования многовидовых сообществ птиц [Колбин, 2008; Харитонов, 2010], рыб [Мочек, 1989], животных саванн [Keesing, Young, 2014], летучих мышей [McNab, 1971], других животных. Описывается формирование ассоциаций животных разных видов, с конкурентными и кооперационными системами взаимодействия. Особым объектом подобных исследований являются многовидовые сообщества муравьев [Kaczmarek, 1953; Длусский, 1981; Захаров, 2015a].

Муравьи (Hymenoptera: Formicidae) являются эусоциальными насекомыми. Развитие их социальных структур достигает максимума в мире насекомых. Высокая численность и многообразие экологических связей муравьев делает их важными компонентами наземных биоценозов [Брайен, 1986; Hölldobler, Wilson, 1990]. Муравьи являются уникальным модельным объектом для изучения биологических, экологических и социальных процессов [Захаров, 1972, 1991].

Основная научная проблема настоящей работы – изучение организации *многовидовых сообществ муравьев (МСМ)* [Zakharov, 2002]. Структурной единицей *МСМ* является *многовидовая ассоциация муравейников (МММ)* [Демченко, 1975]. Это функциональный блок сообщества, имеющий собственную иерархическую структуру. Многовидовая ассоциация муравейников – иерархически организованная система семей нескольких видов, использующих одну территорию и взаимодействующих на ней в

одном режиме суточной активности. Входящие в нее семьи выполняют функции доминантов, субдоминантов и инфлюэнтов [Стебаев и др., 1967; Захаров, 1977; Резникова, 1977, 1983; Zakharov, 2002, Сейма, 2008]. Изучение механизмов формирования и трансформации *МММ* необходимо для понимания принципов функционирования, разработки методов оценки состояния и прогнозирования развития *МСМ*, решения других теоретических и практических задач.

Роль вида в ассоциации может быть строго определенной. **Облигатные доминанты (ОД)** – виды, семьи которых либо занимают в ассоциациях высшую иерархическую позицию, либо элиминируются из сообщества. Но многие виды обладают высокой поведенческой пластичностью, которая позволяет им менять структуру поселений и положение семей в иерархических системах. Таковы **факультативные доминанты (ФД)** – виды, семьи которых в присутствии *ОД* играют роль субдоминанта, а при отсутствии такового занимают его место. Причиной такой трансформации могут быть как аутоэкологические, так и синэкологические факторы. Описание сценариев перехода поселения факультативного доминанта из одной формы в другую представляется очень важной задачей. **Полной** многовидовой ассоциацией называется такая, в которой есть семья (семьи) *ОД*, **неполной** – ассоциация, в которой таковые отсутствуют [Zakharov, 2002].

Принципы организации многовидовых ассоциаций муравейников описаны довольно полно. Однако длительных (многолетних) исследований многовидовых ассоциаций проводилось немного [Демченко, 1979; Сейма, 2008]. Очевиден недостаток информации о трансформации *МММ* и о механизмах данного процесса.

Муравьи рода *Formica* (Hymenoptera: Formicidae) широко распространены в пределах Голарктики [Длусский, 1967]. Их поселения принимают различные формы: от небольших одиночных семей до крупных

и устойчивых комплексов взаимосвязанных гнезд [Захаров, 1991]. Муравьи *Formica* оказывают комплексное положительное воздействие на лесные сообщества [Захаров, 1972, 2004]. Род включает четыре подрода: *Formica* s. str., *Serviformica*, *Coptoformica* и *Raptiformica* [Длусский, 1967]. Наиболее заметной группой внутри данного рода являются рыжие лесные муравьи (подрод *Formica* s. str., группа *Formica rufa*). Они традиционно выступают в качестве одного из основных модельных объектов при описании социальных структур у муравьев [Захаров, 2015a].

Среди *Formica* муравьи *Serviformica* – единственный подрод, виды которого способны к самостоятельному основанию семей. Их молодые оплодотворенные самки, сбросив крылья, находят укрытия и сооружают в них свои первые гнездовые камеры. В них они откладывают яйца и самостоятельно выращивают первое поколение рабочих. Молодые оплодотворенные самки других видов *Formica* не способны основать новую семью таким способом. У временных социальных паразитов (виды *Formica* s. str., *Coptoformica*, *Raptiformica*) самка попадает в муравейник вида-хозяина (*Serviformica*) и замещает в нем местную яйцекладущую самку. Рабочие вида-хозяина принимают самку социального паразита и помогают ей выращивать потомство. Таким образом, способность к самостоятельному основанию семей делает виды *Serviformica* базовыми в сообществах *Formica*, поскольку само существование муравейников других *Formica* оказывается напрямую связано с наличием в ландшафте или лесном массиве семей муравьев-хозяев, коими и являются *Serviformica*.

Подрод достаточно широко представлен в мирмекофауне России: на ее территории обитает 16 видов *Serviformica* [Длусский, Зрянин, 2013]. Из них на границе лесной и лесостепной зон обычны *F. cunicularia* Latreille, 1798; *F. fusca* Linnaeus, 1758; *F. cinerea* Mayr, 1853; *F. rufibarbis* Fabricius, 1793. Эти виды отличаются по экологическим предпочтениям, структуре

поселений, стереотипам гнездостроения и другим характеристикам [Длусский, 1967].

Виды *Serviformica* по сравнению с другими представителями *Formica* исследованы недостаточно. Очевидна нехватка информации о возможностях формирования и структуре развитых и высокоорганизованных поселений *Serviformica*. Недостаточно исследованы: устройство гнезд, его изменение в процессе развития семей, системы фуражировки, особенности охраняемых территорий, уровень развития у конкретных видов внутрисемейных и надсемейных структур.

Представители подрода формируют поселения разной сложности: от одиночных семей до первичных федераций. Данные о процессах трансформации семей и надсемейных структур *Serviformica* фрагментарны и недостаточны для формирования системного представления о биологии рассматриваемых видов и всего подрода. Поэтому изучение биологии и принципов организации поселений муравьев *Serviformica* представляется актуальным как в теоретическом, так и в прикладном отношении.

В качестве основных модельных видов в данной работе были выбраны *F. cunicularia* и *F. cinerea*. Их социальные структуры меняются в зависимости от численности особей в семье и принимают различные формы [Захаров, 2015b]. Семьи обоих видов имеют возможность существовать при небольшой численности особей в простых секционных гнездах. С увеличением численности особей в поселении его структура радикально усложняется. Модельные сообщества муравьев включали крупные комплексы гнезд *F. cunicularia* и *F. cinerea*. В состав данных МСМ входили многовидовые ассоциации муравейников, в которых семьи модельных видов занимали различные иерархические позиции [Бургов, 2016].

Цель и задачи исследования

Цель настоящей работы – раскрыть динамику развития многовидовых ассоциаций муравейников с семьями муравьев *Serviformica* (как факультативных доминантов).

Задачи:

1. Охарактеризовать структуру и динамику комплексов гнезд модельных видов *Serviformica* (*F. cunicularia* и *F. cinerea*). Определить тип взаимодействия семей в комплексах муравейников, выполнить сравнение структур и связей, которые формируют данные виды.
2. Определить состав многовидовых сообществ муравьев, включающих модельные виды. Выявить неполные *многовидовые ассоциации муравейников* (без семей облигатных доминантов) и полные (с семьями облигатных доминантов).
3. Выявить этапы процесса трансформации неполной многовидовой ассоциации муравейников в полную (на примере *F. cunicularia* и *F. pratensis*).
4. Выявить поведенческие механизмы трансформации ассоциаций (индивидуальные, групповые и межсемейные формы взаимодействия).
5. Оценить различия в способах использования разных субстратов для собственного перемещения муравьями разных подродов *Formica* (*Serviformica*, *Coptoformica*, *Formica* s. str.).

Научная новизна.

Впервые выделены этапы развития поселений *F. (Serviformica) cunicularia* и *F. (Serviformica) cinerea*. Исследованы взаимодействия между семьями в одновидовых комплексах *F. cunicularia* и их изменение от лояльных к антагонистическим и обратно в процессе развития поселений.

Исследован феномен перестроения секционных гнезд *F. cunicularia* в гнезда-капсулы. Показано, что это рядовое событие в крупных комплексах

гнезд. Описан возврат семей к существованию в секционных гнездах при ухудшении условий обитания. Показано, что основная форма поселения у *F. cunicularia* – одинарная семья (семья-колонна). Впервые у *F. cunicularia* описана временная надсемейная структура – эфемерная колония. Отмечена тенденция к обособлению возникающих при этом одинарных семей друг от друга. Описаны единичные случаи возможного формирования семей-плеяд.

Исследовано становление семей облигатного доминанта *F. pratensis* внутри комплекса гнезд факультативного доминанта *F. cunicularia*. Впервые описан многолетний естественный процесс трансформации неполной многовидовой ассоциации муравейников в полную.

Показана функциональная предрасположенность *Serviformica* и *Coptoformica* к использованию травостоя для перемещения, фуражировки и транспортировки грузов. Неспособность *Formica* s. str. эффективно перемещаться по траве с узкими (шириной менее 2 мм) линейными листьями создает для них необходимость расчистки путей передвижения на участках с густой травянистой растительностью, стимулирует развитие системы наземных дорог.

Теоретическое значение.

Результаты работы – вклад в изучение экологии, этологии и биологии муравьев рода *Formica*, в исследование многовидовых ассоциаций муравейников. Исследовано историческое развитие поселений *F. cunicularia*. Показана возможность фазовых переходов пространственно-функциональных структур у *F. cunicularia* и *F. cinerea* при изменении численности особей: смена структуры семей и типов гнезд. Показана изменчивость внутри- и надсемейных структур *F. cunicularia*: эти муравьи могут формировать семьи-плеяды и простые надсемейные структуры, однако, отмечена склонность к социотомии и обособлению одинарных семей.

Отношения в многовидовых ассоциациях муравейников сложны и динамичны: взаимодействия семей могут меняться от нейтральных и, даже, в отдельных проявлениях – мутуалистических, до конкурентных, отношений типа хищник-жертва.

Исследован процесс трансформации многовидовых ассоциаций муравейников с факультативными доминантами (*F. cunicularia* и *L. niger*) под воздействием облигатного доминанта (*F. pratensis*). Показана изменчивость иерархических позиций семей факультативных доминантов в многовидовых ассоциациях муравейников, возникающая в результате колебания численности особей в семьях.

Практическое значение.

Получены новые характеристики модельных видов и всего подрода *Serviformica*, необходимые для разработки систем описания, мониторинга и методов охраны поселений этих муравьев и их местообитаний.

Разработана методика продолжительной многокамерной видеорегистрации поведения муравьев. Она может быть применена для решения таких задач, как измерение динамической плотности особей на территории, интенсивности движения муравьев по дорогам, учет интенсивности обменов особями между семьями, учет миграционной активности и т.д. Результаты настоящей работы могут быть также применены в робототехнике: в организации функционирования групп роботов, разделении функций между агентами, построении для них элементов инфраструктуры.

Инвентаризация комплексов муравейников, проведенная в Рязанской области, является частью Всероссийской исследовательской программы «Мониторинг муравьев Формика». Задачи данной программы: сбор и систематизация информации о наличии и состоянии комплексов гнезд *Formica* на территории Российской Федерации; получение новых данных о биологии видов данного рода; создание базы данных, необходимой для

мониторинга, рационального использования и охраны муравьев. В рамках диссертационного исследования были получены данные по 7-ми комплексам муравейников *Formica*. Среди них 3 комплекса гнезд *F. cinerea*, 2 – *F. cunicularia*, 1 – *F. pratensis* и 2 поселения, включавших одновременно гнезда *F. cunicularia* и *F. pratensis*.

Апробация работы. Результаты исследований по теме диссертации представлены на научно-практических конференциях РГУ им. С.А. Есенина (г. Рязань, 2009, 2010, 2011 гг.); на XIII, XIV и XV Всероссийских мирмекологических симпозиумах «Муравьи и защита леса» – в 2009 г. (Нижний Новгород, Нижегородский гос. университет им. Н.И. Лобачевского), в 2013 г. (Москва, ИПЭЭ им. А.Н. Северцова РАН), в 2018 г. (Екатеринбург, ИЭРиЖ УРО РАН); на V Всероссийской конференции по поведению животных (Москва, ИПЭЭ РАН, 2012 г.); на XVI, XVII и XVIII Всероссийских почвенно-зоологических совещаниях (соответственно: г. Ростов-на-Дону, ЮФУ, 2011 г.; г. Сыктывкар, Ин-т биологии Коми НЦ УрО РАН, 2014 г.; Москва, ИПЭЭ РАН, 2018 г.); на Московском этологическом семинаре в ИПЭЭ РАН 16.05.2019 г.

Положения, выносимые на защиту:

1. Муравьи *Serviformica* формируют устойчивые одновидовые комплексы гнезд. У *F. cunicularia* комплексы состоят из одинарных семей, которые обособливаются после социотомии и конкурируют друг с другом на территории. У *F. cinerea* поселение после социотомии сохраняет свою функциональную целостность и выходит на уровень надсемейных структур (первичная федерация).
2. Как *F. cunicularia*, так и *F. cinerea* могут выступать в ассоциациях в качестве **доминантов**. Устойчивость этой позиции у данных видов различается. *F. cinerea* её эффективно удерживают, *F. cunicularia* при появлении облигатных доминантов теряют позицию доминанта, становясь субдоминантами или инфлюэнтами.

3. Трансформация неполной многовидовой ассоциации муравейников в полную происходит через ряд стадий: от появления семьи облигатного доминанта до перевода большинства семей (кроме доминанта) к статусу инфлюэнтов. Такие переходы обратимы, а трансформация ассоциаций проходит нелинейно. Основным механизмом трансформации ассоциаций – внутривидовые или межвидовые сражения различных семей.
4. Показана функциональная предрасположенность *Serviformica* и *Coptoformica* к использованию узких линейных листьев в качестве субстрата для перемещения. Относительно слабая способность к подобному движению у *Formica* s. str. создает для них необходимость расчистки путей передвижения, стимулирует развитие системы наземных дорог. На основании данной характеристики можно выделить внутри рода *Formica* две экологические группы.

Публикации по теме диссертации. По материалам диссертации опубликовано 12 печатных работ, из них 8 статей, в том числе 3 – в изданиях, находящихся в перечне ВАК для публикации результатов работы.

Благодарности. Я очень благодарен моему научному руководителю д.б.н. А.А. Захарову за подготовку, обучение, а также за справедливую критику, неоценимую помощь и участие в организации и обсуждении настоящей работы. Глубоко признателен покойному д.б.н. Е.И. Хлебосолову, без которого работа не началась бы. Искренне благодарю к.б.н. А.В. Мерщиева и Д.Н. Горюнова за предоставленные данные о модельных комплексах гнезд и существенную помощь в проведении полевых исследований. Свою признательность также хочу выразить д.б.н. Е.Б. Федосеевой и к.б.н. И.В. Зацаринному, за ценные советы, поддержку и помощь на разных этапах работы. Отдельное спасибо хочу сказать зав. каф. зоологии РГУ им. С.А. Есенина к.б.н. С.И. Ананьевой за содействие в выполнении исследования, зам. дир. по научной работе национального парка «Мещерский» А.С. Косяковой за помощь в

организации работы на территории ООПТ и нач. лаб. робототехники комплекса НБИКС НИЦ «Курчатовский институт» к.т.н. В.Э. Карпову за создание условий для завершения работы. Благодарю инженеров-исследователей НИЦ «Курчатовский институт» А.Д. Московского и М.А. Ровбо за работу по автоматическому распознаванию муравьев на видеозаписи и помощь в статистической обработке данных. Искренне признателен А.Ю. Морозовой, С.А. Климентовскому, С.И. Шишову, Д.С. Ким, О.А. Осиповой, Т.В. Бургову, М.А. Кубениной, В.О. Павловой, принимавшим участие в полевых работах на разных этапах исследования.

Работа выполнена при частичном финансировании Российского Фонда Фундаментальных Исследований (проекты РФФИ 09-04-01075, 12-04-01071, 17-29-07083 офи_м).

ГЛАВА 1. МНОГОВИДОВАЯ АССОЦИАЦИЯ МУРАВЕЙНИКОВ: ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ И СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ПРОБЛЕМЫ.

1.1. ОБЩИЕ ПРИНЦИПЫ ОРГАНИЗАЦИИ СООБЩЕСТВ МУРАВЬЕВ

Муравьи формируют различные сообщества: одновидовые и многовидовые, небольшие и обширные, многократно отличающиеся друг от друга по уровню численности особей. Перед началом описания *многовидовых сообществ муравьев (МСМ)* и их структурных единиц, *многовидовых ассоциаций муравейников (МАМ)*, нужно остановиться на общих вопросах социальной организации у муравьев. Это устройство семьи, строение гнезда, организация фуражировки, структура кормовых участков и т.д.

1.1.1. Семья муравьев

Все муравьи являются социальными насекомыми. По своему устройству и происхождению социум муравьев является *семьей* [Forel, 1874]. Менее жесткий термин, используемый в работе в качестве синонима семьи – община. Семьи муравьев отличаются друг от друга по структуре и численности. Многие из них имеют столь сложную структуру, что некоторые исследователи сравнивали такие семьи с единым организмом – т. называемым «сверхоорганизмом» [Wheeler, 1910; Wilson, 1971; Hölldobler, Wilson, 1990, 2008] Семья муравьев состоит из особей трех основных каст – самцов, самок и рабочих особей. Самцы гаплоидны, появляются из неоплодотворенных яиц, самки диплоидны, развиваются из оплодотворенных яиц. Рабочие особи являются функционально бесплодными самками [Schleip, 1908]. Муравьи – насекомые с полным превращением. Из яиц, отложенных самками, появляются личинки,

которые, пройдя несколько линек, окукливаются, и из куколок выходят взрослые особи [Schmidt, 1961; Длусский, 1967].

Функции рабочих могут меняться с возрастом, и первая из них – забота о потомстве. Молодые муравьи кормят, чистят и переносят расплод. Повзрослевшие рабочие начинают участвовать в строительстве гнезда и переноске грузов. Добыча пищи, одна из важнейших функций для семьи, выполняется взрослыми рабочими [Wilson, 1971; Брайен, 1986]. Выполнение рабочими муравьями одной семьи различных функций называется *полиэтизмом* [Weir, 1958].

Рабочие одной семьи объединяются сложными функциональными связями. Один из процессов, объединяющих семью, обеспечивающих ее физиологическую целостность – *трофаллаксис*. Это обмен пищей и секретами желез между членами семьи. Благодаря трофаллаксису происходит распределение добытой фуражирами пищи между членами социума [Wasmann, 1923; Kneitz, 1963; Захаров, 1972].

Другой механизм поддержания целостности социума – взаимное снижение агрессии его членов. В первую очередь, в семье муравьев развивается кооперация и забота о потомстве семьи, а также лояльность в отношениях входящих в социум муравьев-имаго [Малышев, 1966; Захаров, 1991]. Целостность семей поддерживается также за счет постоянных обменов особями (личинками, куколками, молодыми рабочими-имаго и даже оплодотворенными самками) между субъединицами социума. Из-за этого происходит уменьшение фенотипических различий между членами общины [Lange, 1959], поддерживается общий «запах семьи». Обмены особями также происходят внутри надсемейных структур [Захаров, 1991; Федосеева, 1998].

1.1.2. Численность семьи муравьев. Внутрисемейные структуры

Численность (размер) семьи является важной характеристикой, ведь с увеличением размера семьи происходит усложнение её организации,

появляются более высокие *внутрисемейные структуры* [Захаров, 2005]. Размер семьи во многом определяет и её статус в многовидовой ассоциации муравейников.

В семье муравьев существует две *сферы функционирования*: *репродуктивная* и *сфера обеспечения*. Первая включает в себя яйцекладущих самок, расплод, крылатых (молодых самок и самцов) и молодых рабочих. Она является физиологическим центром семьи, создает систему стимулов для работы сферы обеспечения. Вторая объединяет функционально активных рабочих. Увеличение размера семьи обуславливает усложнение ее структуры [Захаров, 1991].

Внутрисемейные структуры. Описаны следующие уровни организации семьи (в порядке увеличения численности особей и сложности): клан, колонна, плеяда (Рис. 1). **Клан** – первый структурный уровень, основанный на индивидуальном взаимодействии рабочих. Кланов имеют иерархическую структуру (представляют собой устойчивые системы из доминирующих и подчиненных особей). В семье-клане обе сферы функционирования едины, а число функциональных особей-имаго в ней обычно не превышает 500. **Колонна (одинарная семья)** – следующий уровень организации семьи. Колонна включает несколько пространственно и функционально разделенных кланов рабочих, которые формируют сферу обеспечения, а репродуктивная сфера в остается единой. Численность особей в одинарной семье может составлять несколько тысяч. **Плеяда** – община, состоящая из нескольких колонн, связанных друг с другом постоянными обменами особями и нередко общностью гнезда (в гнездах-капсулах). Каждая из колонн имеет несколько кланов рабочих, собственную репродуктивную сферу и сектор кормового участка [Захаров, 1991].

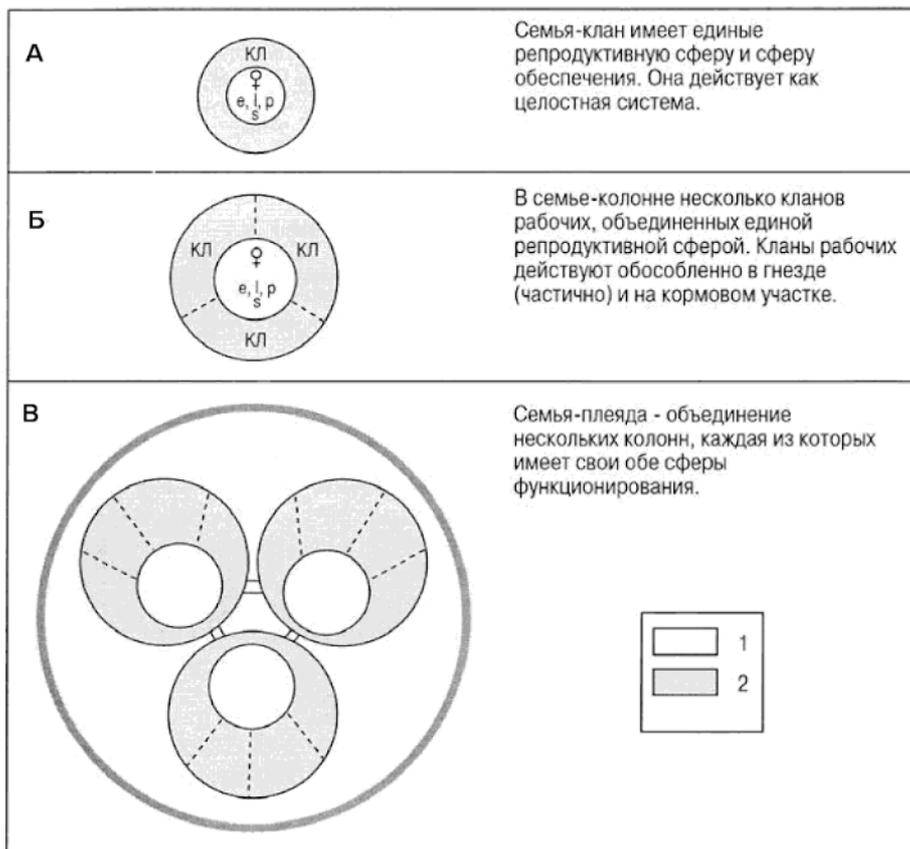


Рис. 1. Внутрисемейные структуры и развитие двух сфер функционирования [по: Захаров, 1991].

А – семья-клан, Б – семья-колонна, В – семья-плеяда.

1 – репродуктивная сфера, 2 – сфера обеспечения, ♀ – яйцекладущие самки, е – яйца, l – личинки, p – куколки, кл - кланы рабочих.

1.1.3. Количество самок в семье

Поддержание численности особей в семье, ее успешный рост обеспечивают яйцекладущие самки. Важный шаг в эволюции социальных насекомых – увеличение количества самок в семье, возникновение *полигинии* [Hölldobler, Wilson, 1977].

Нередко несколько самок объединяются для совместного основания семьи. Это явление получило название *плеометроз* [Wasmann, 1910]. В семье, основанной несколькими самками, существенно сокращаются сроки выведения первых рабочих [Bartz, Hölldobler, 1982]. Она быстрее становится активной, получает значительные конкурентные преимущества

[Rissing, Pollock, 1987; Красильников, 1998; Саблин-Яворский, 1998]. При основании семьи путем плеометроза формируются предпосылки для *первичной полигинии*, их сохранения в функционирующей семье [Rissing, Pollock, 1988]. Конкуренция самок за корм, за уход со стороны рабочих может приводить к сокращению их числа, вплоть до одной, т.е. переходу к *моногинии* [Zakharov, 2011]. *Вторичная полигиния* возникает в результате принятия во взрослую семью новых оплодотворенных самок [Fortelius et al., 1993].

Таким образом, количество самок может изменяться в историческом развитии муравейника. Тем не менее, можно говорить о наиболее распространенных формах поселений у конкретных видов, о возможности достижения семьей полигинной формы в конкретных условиях. Этой теме посвящен ряд работ [Kutter, 1977; Keller, 1991; Захаров, Длусский, 2013]. Вместе с увеличением числа яйцекладущих самок развивается лояльность семьи к чужим особям, закладывается основа для формирования семей-плеяд, поликалических систем, надсемейных структур [Захаров, 1991].

1.1.4. Поликалия и полидомия

Существуют две формы использования одной семьей нескольких гнезд: *поликалия* и *полидомия*. ***Поликалия*** – *единовременное* обитание семьи в нескольких гнездах, различающихся по функциям. ***Полидомия*** – *поочередное* заселение одной семьей специальных *летних* и *зимних* (*зимовочных*) гнезд [Fogel, 1928; Захаров, 2015a]. Показано использование специальных гнезд для зимовки у *F. truncorum*, *F. uralensis* [Rosengren, 1969; Дмитриенко, Петренко, 1976] и других видов.

При *поликалии*, помимо основного, постоянно обитаемого гнезда, строятся временные, вспомогательные гнезда, несущие различную функциональную нагрузку. Это кормовые, расплодные и буферные гнезда. Как и основные гнезда, вспомогательные могут быть многолетними, но лишь периодически, но регулярно, используемыми [Рузский, 1905;

Длусский, 1967]. Понимание явления поликалии важно для описания перехода от внутрисемейных к надсемейным структурам.

Описано два типа поликалии: простая поликалия (ПЛК₁) и поликалия с расплодными гнездами (ПЛК₂). При ПЛК₁ в систему включены гнезда двух типов: центральное и кормовые, при ПЛК₂ – трех типов: добавляются расплодные гнезда. В центральном гнезде содержатся самки, в расплодных – личинки II-IV возрастов, в кормовых располагаются взрослые рабочие. При поликалии с расплодными гнездами (ПЛК₂) происходит пространственное разделение самок и расплода, что позволяет оптимизировать выкармливание личинок [Захаров, 1991].

1.1.5. Основание семьи. Социотомия

Воспроизводство, т.е. создание новых семей – ключевой элемент в сохранении вида и в освоении им новых территорий. Существуют следующие способы основания новых семей: *самостоятельное самками-основательницами, временный социальный паразитизм, социотомия*. Новые общины обладают разными возможностями по увеличению численности, поиску пищи, строительству гнезд и т.д. [Захаров, 1972].

При *самостоятельном* способе основания семьи оплодотворенная самка, сбросив крылья, сооружает в почве или в гнилой древесине одну гнездовую камеру [Wheeler, 1933]. Там она откладывает яйца и выращивает свое первое потомство. Самостоятельный способ основания семьи реализуется не у всех муравьев, поскольку самки ряда видов не в состоянии вырастить первый расплод без помощи рабочих. Это связано с особенностями физиологии самок и их способностью к заботе о потомстве. У таких видов реализуются другие способы основания семей, один из которых – *временный социальный паразитизм*. Самка вида-временного социального паразита внедряется в семью вида-хозяина и занимает в ней место яйцекладущей самки. Далее она откладывает яйца и выращивает свое потомство с помощью рабочих вида-хозяина [Wheeler, 1904; Kutter, 1958;

Брайен, 1986]. Экспериментальным путем показано, что вероятность принятия самки и расплода вида–временного социального паразита семьей–хозяином невелика. Рабочие вида-хозяина часто убивают чужих самок и их расплод. Представители различных видов–хозяев проявляют разный уровень агрессивности [Chernenko et al., 2012]. Внутри рода *Formica* только молодые самки подрода *Serviformica* способны основать свои новые семьи самостоятельно. У представителей других подродов данного рода новые семьи формируются либо при помощи рабочих других видов, либо в процессе социотомии. Этим обусловлено особое место модельного подрода (*Serviformica*) в процессе формирования и жизни всех поселений *Formica* в пределах их видовых ареалов.

Помимо уже описанных выше способов, новые семьи муравьев могут быть сформированы путем *социотомии*, т.е. деления семьи. Известны следующие способы социотомии у муравьев: *бинарное деление*, *почкование*, *фрагментация*. В первом случае материнская семья распадается на две дочерние, примерно равные по размеру семьи, которые далее обособляются, разделяя ресурсы материнской. При *почковании* из материнской семьи выделяется часть – *отводок*, который в дальнейшем существует главным образом за счет собственных ресурсов. У видов, неспособных к самостоятельному основыванию семьи, почкование становится основным способом расселения [Захаров, 1991]. *Фрагментация* – распад исходной семьи на несколько вторичных семей-фрагментантов. При реализации бинарного деления и почкования внутрисемейные структуры новых семей формируются заново. А при фрагментации уже существующие в исходной семье структуры (колонны) перераспределяются между вторичными гнездами. Возможно дальнейшее протекание обратного процесса – объединения фрагментантов в одном гнезде – реинтеграция семьи [Захаров, 2003].

Другой возможный путь образования нового социума у муравьев – *адоптация*, – принятие оплодотворенной самки в расплодное гнездо. Данный путь образования семей возможен при поликалии с расплодными гнездами $ПЛК_2$ (см. п. 1.1.4.). В одно из них может быть принята самка из основного гнезда, или молодая оплодотворенная самка. Показана реализация данного способа основания семей у *Dolichoderus quadripunctatus* (Linnaeus, 1771) [Torossian, 1979], *Formica pratensis* [Резникова, 1983], *Lasius fuliginosus* [Захаров, 2015a], Адоптация самок может рассматриваться, как вариант почкования [Захаров, 2015a].

При самостоятельном основании семьи её возможности сильно ограничены минимальной численностью особей. Существует опасность нападения на нее соседних взрослых общин, что обычно кончается гибелью молодой семьи [Дмитриенко, Петренко, 1976; Мариковский, 1979]. У видов, использующих социотомию и/или временный социальный паразитизм, начальный уровень численности особей выше. В активе образующейся общины оказывается также собственное функционирующее гнездо и кормовой участок. С другой стороны, в этом случае снижаются возможности расселения вида по территории. Расстояния, на которые могут расселяться новые семьи, образовавшиеся путем социотомии, меньше, чем дистанции полета крылатых. Для формирования поселений видов-временных социальных паразитов на удаленных территориях становится необходимым наличие там семей видов-хозяев. Поэтому виды, использующие самостоятельный способ основания семьи, являются *базовыми* в сообществах, так как обеспечивают возможность последующего появления семей видов-временных социальных паразитов.

1.1.6. Смешанные семьи. Социальный паразитизм

У значительной части видов муравьев есть особенность: они способны формировать смешанные семьи [Wasmann, 1910]. Яркий пример этого явления – общины *муравьев рабовладельцев* [Wheeler, 1910]. Эти муравьи

регулярно совершают набеги (рейды) на семьи видов-хозяев, захватывают куколок и молодых рабочих, переносят их в свое гнездо. Захваченные особи другого вида становятся членами семьи рабовладельца, выполняют в ней, в первую очередь, функции снабжения и ухода за потомством, но иногда участвуют в рейдах [Мариковский, 1967, 1977]. Вероятной эволюционной основой для формирования рабовладения у муравьев являются внутривидовые рейды. Это набеги на соседние молодые конспецифические семьи с захватом расплода [Pollock, Rissing, 1989].

Рабочие некоторых социальных паразитов, например, *Polyergus rufescens* (Latreille, 1798), морфологически неспособны выполнять такие функции, как забота о потомстве и строительство гнезда. Подобные виды относят к *облигатным рабовладельцам*, их семьи не могут существовать без рабочих вида-хозяина. У других видов, *факультативных рабовладельцев*, например *Formica (Raptiformica) sanguinea* (Latreille, 1798), существуют одновидовые семьи [Mori et al., 1995, 1998; Savolainen, Deslippe, 1996].

Также давно известны смешанные семьи у рыжих лесных муравьев [Wasmann, 1891; Czechowski, 1993]. Описаны несколько способов их формирования: 1) гибридизация [Pamilo, 1983]; 2) прием в семью самок близких видов [Toroff, 1990]; 3) захват расплода чужих семей во время войн [Mabelis, 1979]; 4) объединение в одном муравейнике организованных структур разных видов [Захаров, 2003, 2006].

Одной из причин образования смешанных семей у муравьев *Formica s. str.* является разрушение материнских одновидовых сообществ. Муравейники-фрагментанты разных видов оказываются на дистанции взаимодействия. И в результате объединения фрагментантов могут формироваться смешанные семьи. Эти объединения могут быть временными, позже трансформирующимися в группу конкурирующих одновидовых семей [Захаров А.А., Захаров Р.А., 2009, 2010].

Данные по смешанным семьям очень важны при рассмотрении многовидовых ассоциаций муравейников. Их появление и преобразование отражают изменение функциональной структуры сообщества. Смешанные семьи, формирующиеся в процессе временного социального паразитизма, со временем могут становиться одновидовыми, когда в них погибают все рабочие вида-хозяина. Рабовладельцы поддерживают численность рабов в своем гнезде, совершая набеги на их гнезда. Так они постоянно уменьшают численность особей в окружающих семьях вида-хозяина. Объединение семей разных видов в одну может рассматриваться, как трансформация части многовидового сообщества муравьев в смешанную семью, а разделение смешанной семьи – как обратный процесс. Роль смешанных семей рабовладельцев в ассоциациях рассматривается в главе 5, п. 5.3.

1.1.7. Устройство гнезд муравьев

Гнездо – «колыбель социальной жизни» у насекомых. Наличие гнезд у предков современных общественных насекомых стало обязательным условием развития социальных структур [Малышев, 1966]. Гнездо защищает семью от перепадов температуры и влажности, нападения хищников; является основным местом обмена информацией и пищей [Торфф, 1975]. Оно является местом локализации репродуктивной сферы муравейника: яйцекладущих самок, расплода, молодых репродуктивных особей. Кроме того, устройство, размеры и иные характеристики гнезда (у видов, для которых характерно строительство наземных куполов – форма купола, состояние материала, зарастание и т.д.) соответствуют уровню численности особей, состоянию семьи [Захаров, 1991].

Типы гнезд. Самые примитивные гнезда муравьев представляют собой **полость** в земле или древесине. Они могут располагаться под объектами, накапливающими тепло, например, под камнями. У видов, пользующихся самостоятельным способом основания семьи, гнездо-полость служит первым жилищем [Длусский, 1967].

Более сложные **секционные гнезда** представляют собой систему взаимосвязанных камер. Устройство одной секции стереотипно для вида: обычно это вертикальный ход с прилегающими к нему этажами камер (Рис. 2: Б). **Полисекционные гнезда** объединяют несколько секций, что позволяет наращивать численность семьи (Рис. 2: В). Средством соединения секций друг с другом может служить поверхностная система тоннелей [Длусский, 1974]. При этом существует стереотипность размеров секций и численности особей, располагающихся в них.

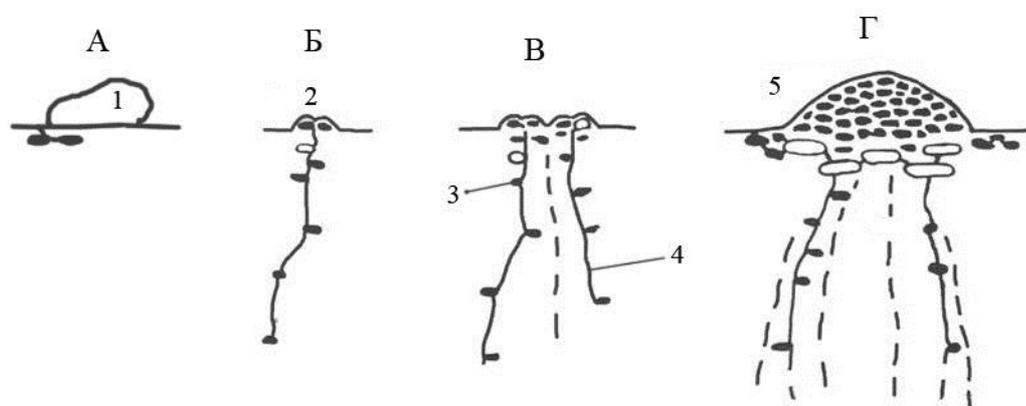


Рис. 2. Типы гнезд, связанных с почвой.

А - поверхностное гнездо под камнем; секционные гнезда: Б – моносекционное; В – полисекционное; гнезда-капсулы: Г – гнездо-капсула *Formica cunicularia*.

1 – камень; 2 – выход с кратером; 3 – гнездовые камеры; 4 – вертикальный ход; 5 – земляной купол с системой камер.

Качественно более высокий уровень развития гнездостроения – строительство **гнезд-капсул** (Рис. 2: Г). Чаще всего, помимо подземной части, такое гнездо имеет выраженный купол, сооружаемый муравьями целиком из земли или с использованием растительных материалов. Но главное в конструкции гнезд-капсул – объединение структурных элементов (камер и ходов) в более крупные функциональные комплексы (купол, внутренний конус). Происходит уменьшение стереотипности гнездостроения. Объединение достигается путем строительства общей

системы камер для нескольких стволов, соответствующих секциям [Захаров, 1975а]. Возможность сооружать гнезда-капсулы позволяет муравьям более эффективно регулировать температуру и влажность в гнезде. И, что более важно, гнездо-капсула сближает структурные элементы семьи, позволяет интенсифицировать обмены между ними, и тем самым обеспечивает бóльшую интеграцию системы [Захаров, 1991].

Интересен вопрос видоспецифичности стереотипов строительного поведения. Для некоторых видов характерно строительство гнезд только одного типа. Для других доступны несколько типов гнездостроения. Рассмотрим это явление на примере *Formica*. Все *Formica* s. str., и *Coptoformica* используют в качестве основного жилища семьи только гнезда-капсулы. Для представителей подрода *Serviformica* характерно строительство гнезд разных типов. У многих видов зафиксировано только строительство простых секционных гнезд, например, у *F. rufibarbis*. В полисекционных гнездах могут жить *F. cinerea* и *F. imitans*. Семьи *F. uralensis* строят исключительно гнезда-капсулы. Для *F. cunicularia* Latr. характерно строительство двух типов гнезд: секционных и капсул [Длусский, 1967; Захаров, 1972; Резникова, Богатырева, 1984; Бургов, 2011, 2013].

Выявлена жесткая связь между размерами гнезда и семьи, что дает нам возможность приблизительной оценки численности особей по размерам ее гнезда [Дьяченко, 2005; Захаров, 1978; Захаров и др., 2013].

1.1.8. Кормовой участок

Кормовой участок – территория, ресурсы которой муравьи используют для обеспечения жизнедеятельности семьи. Размер кормового участка зависит от численности особей в семье [Kaczmarek, 1953; Дьяченко, 2017]. А его форма и способ организации фуражировки – характеристики, близкие к видоспецифическим, но отличающиеся определенным внутривидовым разнообразием [Гримальский, Энтин, 1980; Длусский, 1981; Сейма, 2008].

От эффективности добычи пищи зависит благополучие семьи, а значит, в конечном счете, ее позиция в сообществе [Deslippe, Savolainen, 1994].

Все виды муравьев имеют смешанное питание. Для выращивания их расплода необходима белковая пища, для взрослых особей, в основном, углеводная [Otto, 1962; Hölldobler, Wilson, 1990]. Основным источником углеводов для большинства видов муравьев являются выделения насекомых, питающихся соком растений (тлей, щитовок, цикадок и др.) – падь [Way, 1963; Delabie, 2001; Oliver et al., 2008]. Связь муравьев с ними называется трофобиозом [Мордвилко, 1901]. Растения, на которых располагаются колонии тлей (кормовые растения), являются организующими элементами кормового участка. Для муравьев характерно устойчивое использование кормовых растений, забота о колониях тлей, их возобновление [Dobrzanska, 1959; Rosengren, 1971; Rosengren, Sundström, 1987].

Организация фуражировки. Описано два основных типа использования кормового участка. В первом варианте семья использует систему *массовой мобилизации* на крупные источники пищи. Во втором, в результате конкуренции рабочих, кормовой участок семьи подразделяется на индивидуальные поисковые участки фуражиров (*общее вторичное деление территории*) [Dobrzanska, 1959]. Фуражиры могут действовать на территории самостоятельно (активные фуражиры) или быть вовлеченными в работу другими особями (пассивные фуражиры). *Активные фуражиры* исследуют территорию, находят источники ресурсов, могут либо самостоятельно осваивать их, либо мобилизовать для этого *пассивных фуражиров*. Последние могут собираться у гнезда, на дорогах, во вспомогательных постройках, но после активации выдвигаются на кормовой участок [Захаров, 1972].

Малочисленные семьи чаще всего обладают небольшим кормовым участком без выраженных элементов инфраструктуры. Но при увеличении

семьи и ее кормового участка возникает необходимость структуризации последнего. Происходит более глубокое разделение функций фуражиров, и смена их поколений в историческом развитии семьи [Rosengren, 1977; Zakharov, 1980]. Формируются такие элементы кормового участка, как *постоянные* и *временные дороги, тоннели, вспомогательные гнезда*. Механизмы формирования этих элементов берут начало в разделении функций и пространства между рабочими [Захаров, 1991].

Наземная кормовая дорога представляет собой поток рабочих между гнездом и источником ресурса, основная масса которого – пассивные фуражиры. Поверхность *постоянных дорог* обычно поддерживается в чистоте. *Временная дорога* к источнику пищи может проходить по неподготовленному маршруту [Захаров, 1979].

Тоннели – подземные коридоры, ведущие из гнезда к источникам ресурса или соединяющие соседние гнезда. Чаще всего тоннели имеют ответвления и группы выходов. Фуражиры, идущие по тоннелю, хорошо защищены, и направление их движения задает сам тоннель [Захаров, Томпсон, 1998].

Анализ экономической эффективности различных форм использования кормового участка позволяет выделять *различные типы инфраструктур у муравьев* [Hölldobler, Lumsden, 1980]. В данной работе используются их классификация, предложенная Д.Н. Горюновым [2010]. Выделяются следующие типы инфраструктуры: *тоннельный, дорожный, номадный, орбитальный*. Типы инфраструктур различаются по набору оценочных параметров: стоимость, динамичность, степень защиты фуражиров, нагрузка на кормовую территорию, пропускная способность.

Для тоннельного и дорожного типов характерны постоянные канализирующие элементы разной стоимости. Строительство тоннелей требует больших усилий семьи, чем поддержание дорожного полотна. Дорожные сети более динамичны и позволяют контролировать большую

территорию. Однако между дорогами могут оставаться неконтролируемые участки, на которых другие виды могут беспрепятственно добывать пищу, а в некоторых случаях и поселяться там.

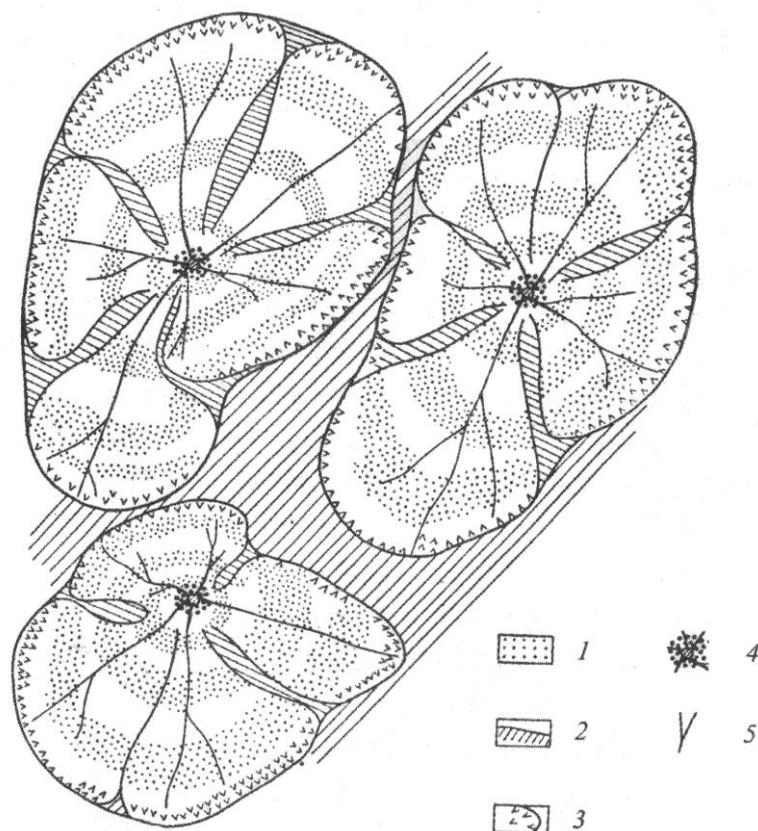


Рис. 3. Принципиальная схема пространственной структуры поселений лугового муравья *Formica pratensis* [по: Резникова, 1983].

Условные обозначения:

1 – зоны высокой динамической плотности, 2 – нейтральные зоны, 3 – пограничные области, 4 – гнезда, 5 – дороги.

По *номадному типу* организована территория у муравьев-кочевников *Eciton*. Их семьи периодически перемещаются, меняя гнезда. У семьи муравьев кочевников есть относительно постоянный замкнутый маршрут. На различных участках этого маршрута располагаются временные гнезда. Переходя от одного такого гнезда к другому, муравьи кочевники быстро

собирают добычу вокруг каждого из них. После временного истощения источников ресурсов вокруг очередного гнезда семья мигрирует к следующему. В целом семьи муравьев-кочевников *Eciton* двигаются по маршрутам, на которых располагаются временные гнезда. За время, пока семья проходит весь маршрут и возвращается к гнезду, ресурсная база вокруг него успевает восстанавливаться [Захаров, 1989].

Орбитальная инфраструктура – система использования кормового участка без канализирующих (осевых) элементов (тоннелей и дорог). Пассивные фуражиры перемещаются в пределах определенной области (орбитали), поддерживая постоянный резерв особей, необходимый для мобилизации непосредственно на кормовом участке. Особыми элементами орбитальной инфраструктуры являются временные гнезда, регулярно перемещаемые муравьями по кормовому участку. Они являются ориентирами и убежищами для фуражиров *Formica exsecta* [Горюнов, 2007, 2010].

Развитие инфраструктуры кормового участка обеспечивается усложнением и ростом семьи.

1.1.9. Охраняемая территория семьи

Охраняемая территория семьи (ОТС) – область, включающая гнездо и кормовой участок (или его часть), которая охраняется от рабочих видов-конкурентов и чужих рабочих-конспецификов. Ее размер (и, соответственно, соотношение с величиной кормового участка) отличаются у разных видов и у поселений одного вида с разной численностью особей [Elton, 1932; Длусский, 1965, 1975; Захаров, 1972].

Для видов подрода *Formica* s. str., *L. fuliginosus*, некоторых других видов характерна организация охраны всей территории семьи [Длусский, 1967; Захаров, 1972; Davidson, 1998]. Охраняемые кормовые участки конкурирующих семей (надсемейных структур) *Formica* s. str., обычно

разделены *нейтральными зонами* – областями, не посещаемыми рабочими этих семей [Стебаев, 1971].

Охрана территории, как таковая, зависит от уровня динамической плотности особей (количества действующих особей на единицу территории за единицу времени) на кормовом участке. Эта связь была показана на модели *Cataglyphis setipes turcomanica*. После уменьшения кормового участка при помощи ограждения у семьи этого вида появились признаки вторичного деления территории и её охраны [Захаров, 1975б]. Во время другого опыта модельной семье *F. cunicularia* давали несколько порций куколок того же вида, тем самым увеличивая ее численность. Со временем муравьи перестроили секционное гнездо в капсулу, увеличили кормовой участок и начали охранять территорию [Резникова, Богатырева, 1984]. Иными словами, охраняемая территория семей у некоторых видов может появляться или исчезать, меняться в размерах. Это связано непосредственно с изменением динамической плотности особей на кормовом участке.

1.1.10. Надсемейные структуры. Комплекс муравейников

Одной из ключевых позиций для понимания устройства одновидовых комплексов муравейников является изучение *надсемейных структур*. Из названия ясно, что последние представляют собой социумы, развивающиеся выше семейного уровня. Надсемейные структуры бывают временными и постоянными.

Среди **временных надсемейных структур** для настоящей работы важны *эфемерная* и *настоящая колонии*. **Эфемерная колония** возникает в результате бинарного деления одинарной семьи. Это система из двух гнезд: первичного и вторичного, которые на протяжении короткого времени (0,5-2 месяца) связаны обменной дорогой. После прекращения обменов семьи

обособляются. Это является единственным возможным результатом функционирования эфемерной колонии.

Настоящая колония – временное объединение, состоящее из материнской и дочерней семей, возникающее в результате почкования. Обмены делятся дольше, от месяца до нескольких лет. Но в случае, если они не интенсифицируются, материнское и дочернее гнезда обособляются. Принципиальная разница между эфемерной и настоящей колонией заключается в том, что последняя может перейти в постоянную надсемейную структуру в результате роста численности особей в системе и интенсификации обменов [Захаров, 1991, 2005].

Постоянные надсемейные структуры – федерации. Федерация – постоянное полидоминантное объединение семей, связанных сетевой системой обменов особями. Она может состоять из нескольких настоящих колоний и плеяд или нескольких поликалических семей. *Первичная федерация* возникает в результате последовательного развития одной семьи, когда формирующиеся дочерние гнезда сохраняют и интенсифицируют связи с материнскими. *Вторичная федерация* – результат объединения разнородных поселений (колоний, поликалических семей), которые в условиях перенаселения объединяются в единую систему, начинают обмениваться особями и совместно используют общую территорию [Захаров и др., 1983; Захаров, 1991, 2015a].

Комплекс муравейников – система муравейников одного вида, кормовые участки которых перекрываются, формируя единый территориальный континуум. Это основанная структура популяционного уровня у муравьев. Он развивается, его структура изменяется во времени. Каждый комплекс, как и отдельный муравейник, проходит этапы роста, стабилизации, депопуляции и деградации. При описании исторического развития одновидового сообщества используется термин «поселение» [Захаров, 2015b]. Комплекс муравейников может состоять из обособленных

семей, или объединенных системой обменов (может включать надсемейные структуры). Устройство комплексов муравейников модельных видов рассматривается в главе 4, п. 4.4., влияние структуры поселения на роль в ассоциации – в главе 5, п. 5.3., 5.5.

1.2. МНОГОВИДОВАЯ АССОЦИАЦИЯ МУРАВЕЙНИКОВ

Многие биоценозы, обладая определенной мозаичностью условий, ярусами растительности и разнообразными по составу и размерам пищевыми ресурсами, имеют набор экологических характеристик, обеспечивающих возможность сосуществования на одной территории нескольких видов животных, в том числе и муравьев [Сейма, 2008].

1.2.1. Историческое развитие представлений о многовидовых ассоциациях муравейников

Изучение многовидовых сообществ муравьев было начато польским мирмекологом В. Качмарек [Kaczmarek, 1953]. Понятие «многовидовая ассоциация муравейников» (МММ) было предложено А.В. Демченко в 1975 г. В этой работе обсуждался вопрос территориальной общности многовидового поселения муравьев. Его функциональная структура почти не рассматривалась. Однако сам термин оказался удачным и в настоящее время широко используется в мирмекологической литературе.

Многовидовая ассоциация муравейников [Демченко, 1975] – *объединение семей разных видов, обитающих на общей территории, имеющее четкую структуру, оказывающие целостное влияние на биоценоз.* В работе показана отрицательная обратная связь между возрастом насаждения и численностью особей в семьях *Lasius* и *Myrmica*. В 1979 г. была опубликована (экспериментальная) работа А.В. Демченко, в которой было описано внедрение нового доминанта (*F. aquilonia*) в МММ. Это был один из первых экспериментов по направленному изменению структуры

ассоциации. Наибольшее влияние *F. aquilonia* оказал на *L. niger*, который до этого доминировал в *МММ*.

В 1977 г. А.А. Захаров описал многовидовую ассоциацию как иерархическую систему муравейников нескольких видов. Жизнь *МММ* регулируется поведенческими механизмами. Роль доминанта выполняет вид с охраняемой территорией семьи, если такового нет – вид, имеющий численное превосходство над остальными.

В монографии Г.М. Длусского "Муравьи пустынь" [Длусский, 1981] отражены результаты разносторонних исследований пространственно-временной организации сообществ пустынных муравьев. Здесь *МММ* трактуется как совокупность соседствующих и взаимодействующих видов, экологические ниши которых перекрываются. Изменение численности или активности одного из видов может приводить к изменению структуры ассоциации. Одним из важных результатов данной монографии стала классификация размерно-трофических групп пустынных муравьев [Длусский, 1975] – схемы разделения пустынных видов по размерным группам фуражиров, пище, типу и времени использования кормовых участков). Как результат трофико-размерной дифференциации видов показано уменьшение взаимного влияния соседствующих семей [Длусский, 1975, 1981], что было также подтверждено и работами других авторов [Brown, Davidson, 1977; Гилёв и др., 2007].

Ж.И. Резникова [1983] дала следующее определение *МММ*: группировка муравейников разных видов, группа семей, населяющих конкретный биотоп. Исследования проводились в степной зоне. Были показаны сигнальные взаимодействия между особями разных видов: муравьи *Formica* s.str. используют рабочих *Serviformica* в качестве разведчиков. В результате такого взаимодействия эффективность фуражировки семей-доминантов *Formica* s.str. возрастает. Исследовано ярусное разделение фуражиров разных видов. Описан социальный

контроль, который выражается в ограничительных воздействиях доминанта на численность особей в подчиненных семьях. Показано, что иногда, в редких случаях, семьи-доминанты могут истреблять подчиненные семьи, а также, при возрастании размеров семей-субдоминантов, могут сокращать численность особей в них до близкой к исходной [Резникова, 1983, 1998, 2003].

В статье А.А. Захарова 2002 г. дается следующее определение многовидовой ассоциации муравейников: стабильное объединение *семей* разных видов с четким разделением социальных позиций внутри сообщества: *доминант, субдоминант, инфлюэнт* [Zakharov, 2002].

Многовидовая ассоциация муравейников в монографии Ф.А. Сеймы [2008] – субъективная многовидового сообщества муравьев, точка приложения регуляторных механизмов. В качестве главного критерия *МММ* предлагается перекрывание ресурсных ниш видов, которое выражается во взаимном наложении кормовых участков соседствующих семей. Исследования проводили в тайге. В этой работе показано, что согласованное функционирование входящих в ассоциацию муравейников обеспечивается за счет индивидуальных и групповых взаимодействий рабочих.

В настоящей работе используется следующее *определение многовидовой ассоциации муравейников (МММ)*: иерархически организованная система семей нескольких видов, использующих одну территорию и взаимодействующих на ней. Друг от друга ассоциации отделяются пространственно или по времени суточной активности [Захаров, 2015а].

В англоязычной литературе при описании многовидовых сообществ муравьев часто используется термин «ant assamblage» [Savolainen, Vepsäläinen, 1989; Gibb, Johansson, 2011; Sales et al., 2014], казалось бы, семантически близкий к понятию «многовидовая ассоциация

муравейников». Однако при рассмотрении материалов работ часто оказывается, что в центре внимания исследователя находится видовой состав сообществ и различные свойства видов [Fisher, 1997; Andersen, 2000]. А собственно структура сообщества, наличие в ней конкретных группировок (ассоциаций) игнорируется или уходит на второй план. Нужно подчеркнуть, что автор не стремится принизить важность изучения различных характеристик видов, но считает необходимым описание структур, в рамках которых виды проявляют те или иные свои свойства.

Можно выделить два подхода к описанию структуры и принципов функционирования многовидовых сообществ муравьев, которые в разной степени выражены в работах разных авторов. Первый подход предполагает рассмотрение многовидового сообщества муравьев в качестве комплекса соседствующих и взаимодействующих видов [Длусский, 1981; Savolainen, Vepsäläinen, 1988, 1989] второй – как системы взаимодействующих семей [Демченко, 1979; Резникова, 1983; Захаров, 2004; Сейма, 2008].

В первом варианте рассматриваются общие свойства видов, составляющих ассоциации. Работы, основанные на этом подходе, позволили описать такие характеристики входящих в ассоциации видов, как принадлежность к экологическим группам, характерные типы гнездостроения, некоторые особенности фуражировки. Однако существенным недостатком этого подхода, на наш взгляд, является некоторое отстранение от описания системы межсемейных взаимодействий.

Второй подход предполагает системное изучение функциональной структуры сообщества. Он предполагает оценки относительной численности разных видов в биоценозе, описание территориального взаимодействия семей, в том числе конспецификов, что очень важно для понимания принципов функционирования *МММ*. И, самое главное, он создает методологическую основу для применения структурно-

исторического подхода [Захаров, 2015b] к многовидовым ассоциациям муравейников. Применение структурно-исторического подхода с акцентом на устройстве семей, особенностях гнездостроения, организации фуражировки и других свойствах, которые характеризуют социумы, участвующие в ассоциациях, представляется перспективным для изучения *МАМ*. Структурно-исторический подход и методы работы рассматриваются подробно в главе 2, п.2.3.

1.2.2. Место многовидовой ассоциации в многовидовом сообществе муравьев

На основании исследований в различных природных зонах была предложена следующая *классификация многовидовых сообществ муравьев (МСМ)* [Zakharov, 2002]. В данной работе были описано усложнение многовидовых сообществ муравьев (*МСМ*) с увеличением видовой плотности (S_p , числа видов на 1 ар) и постепенное исчезновение границ *МАМ* в ходе такого усложнения. Также было показано постепенное смягчение системы доминирования:

1) Монодоминантное сообщество (включает хотя бы одну *многовидовую ассоциацию муравейников* с семей-доминантом с охраняемой территорией). S_p – 2–6 видов.

2) Пространственный континуум *многовидовых ассоциаций муравейников* (Периферийные зоны *ОТС* муравейников-доминантов перекрываются). S_p – 7–10 видов.

3) Пространственно-временной континуум *многовидовых ассоциаций муравейников* (Несколько *МАМ* существуют на одной территории в разном режиме суточной активности). Видовая плотность может возрастать до 16–18 видов.

0	Нет МСМ	
1	Монодоминантное МСМ	
2	Пространственный континуум МАМ	
3	Пространственно-временной континуум МАМ	
4	Полидоминантное МСМ	
5	Пандоминантное МСМ	

Рис. 4. Типы многовидовых сообществ у муравьев (по: Zakharov, 2002). Описание в тексте.

4) Полидоминантное сообщество (Кормовые участки семей факультативных доминантов перекрываются, разделяются функции

доминанта и эдификатора, «размываются» границы *МММ*). S_p – более 15–20 видов на ар.

5) Пандоминантное сообщество (*МСМ*, включающее ≥ 30 видов на ар на общей территории, доминирование в котором реализуется локально в разных точках).

1.2.3. Механизмы функционирования многовидовых ассоциаций муравейников. Пространственно-временная дифференциация фуражиров

Уже в процессе формирования многовидовой ассоциации семьи начинают следовать определенным правилам (*конвенциям*). Появление этих правил связано с задачей разделения источников ресурсов и минимизации агрессивных взаимодействий [Захаров, 2004]. Такое разделение может происходить по источникам ресурсов [Сейма, 1972; Длусский, 1981] по времени использования территории [Сейма, 1987], по ярусам, в которых происходит поиск и добыча пищи [Brian, 1955; Резникова, 1983; Сейма, 2008].

Ярусное разделение. Говоря о пространственном и временном расхождении фуражиров, следует отметить существующие принципиальные различия между особями отдельных видов. В целом, муравьям доступны все ярусы биоценозов – от почвы до крон деревьев. Но на видовом уровне существуют как таксоны, для которых доступны одновременно несколько ярусов ценоза, так и использующие только один ярус [Захаров, 2004].

Разработана *классификация жизненных форм муравьев* [Арнольди, 1937]. В качестве ключевых признаков в ней использованы области фуражировки и гнездования, а также характер питания. Выделены следующие основные жизненные формы муравьев:

1А) Геобионты-зоофаги – хищники, живущие в почве. Их появление на поверхности почвы днем может быть связано либо с летом крылатых, либо с экстремальными обстоятельствами для семьи (виды рода *Solenopsis*).

1Б) Геобионты-трофобионты. В качестве основного источника пищи используют корневых тлей и выделяемую ими падь. (*Lasius flavus*).

1В) Стратобионты добывают пищу, в основном, в подстилке (виды *Ponera*, и др.).

2) Герпетобионты ищут пищу на дневной поверхности. Внутри этой группы выделены еще три подгруппы жизненных форм: **А) герпетобионты-зоофаги** – активные хищники (виды *Formica* s. str.), **Б) герпетобионты-зоонекрофаги** – падальщики (*Formica fusca*, *Formica cunicularia*), **В) герпетобионты-трофобионты** – облигатно связанные обеспечивающими муравейник углеводной пищей симбионтами (тлями, кодцидами, щитовками и т. д.) (*Lasius brunneus*, *Lasius alienus*).

3) Дендробионты – обитатели живых или усохших деревьев (*Lasius fuliginosus*, *Camponotus vagus*). Так же, как и герпетобионты, они охотятся на дневной поверхности.

4) Симбиотическая группа – виды, представители которых живут в гнездах других муравьев и функционируют с их помощью (виды *Polyergus*, *Rossomyrmex*) [Арнольди, 1937].

При взаимодействии на территории представители разных видов начинают по тем или иным причинам расходиться по разным стациям, различным ярусам биоценоза. Это распределение происходит, в том числе, в результате взаимодействия семей на территории. Например, в многовидовых ассоциациях с доминирующими семьями *Formica pratensis* и субдоминантными семьями *F. cunicularia* рабочие первого вида более активно используют поверхность почвы, чем травянистый ярус [Стебаев, Резникова, 1974]. А рабочие подчиненных семей (*Leptotorax acervorum*, *M. scabrinodis*) интенсивнее посещают поверхность почвы и подстилку

[Резникова, 1983]. Семьи видов *Myrmica* также решают проблемы пространственного разобщения на общей территории путем расхождения по ярусам [Brian, 1956; Путятин, 2007].

Близкие результаты и новые данные были недавно получены нами [Бургов, 2012; Бургов, 2018]: доминант *F. pratensis* и субдоминант *F. cunicularia* разделяли предложенные им кормушки по сходной схеме. Выяснилось, что *F. cunicularia* чаще и многообразней, чем *F. pratensis*, использует травостой. Рабочие *Serviformica*, в отличие *Formica* s. str., способны переносить грузы, двигаясь по узким линейным листьям. Подробно данные эксперименты рассматриваются в главе 5, п 5.2.

Общая схема распределения фуражиров в нижнем ярусе (поверхность почвы, подстилка, травостой) таежных МАМ (Рис. 5) такова. Поверхность почвы и нижнюю часть подстилки посещают, в основном, *L. acervorum*, *T. caespitum*. Верхние слои подстилки используют в качестве охотничьих угодий *Myrmica*. Выше добывают пищу *Formica* s.str и *Serviformica* [Сейма, 2000, 2008].

Суточная активность семьи муравьев в определенной мере зависит от температуры среды. В широтах с умеренным климатом весной и в первую половину лета интенсивность выхода рабочих из гнезда на территорию имеет один пик. Летом, когда дневные температуры становятся слишком высокими для фуражировки, происходит дневной спад активности. Это было показано Г.М. Длусским (1967) на *Formica* и Ф.А. Сеймой (1969) на *Myrmica*.

Изменение суточного цикла активности подчиненных семей под воздействием доминирующих показано в ряде работ [Стебаев, Резникова, 1974; Заика, Стебаев, Резникова, 1977]. Главная тенденция при этом – смещение пиков активности подчиненных семей в сторону от температурного оптимума. Иными словами, семьи, использующие одну территорию с доминантом, вынуждены уступать ее последнему. Чтобы

обеспечить себя пищей, они интенсифицируют фуражировку в те часы, когда активность доминанта уменьшается.

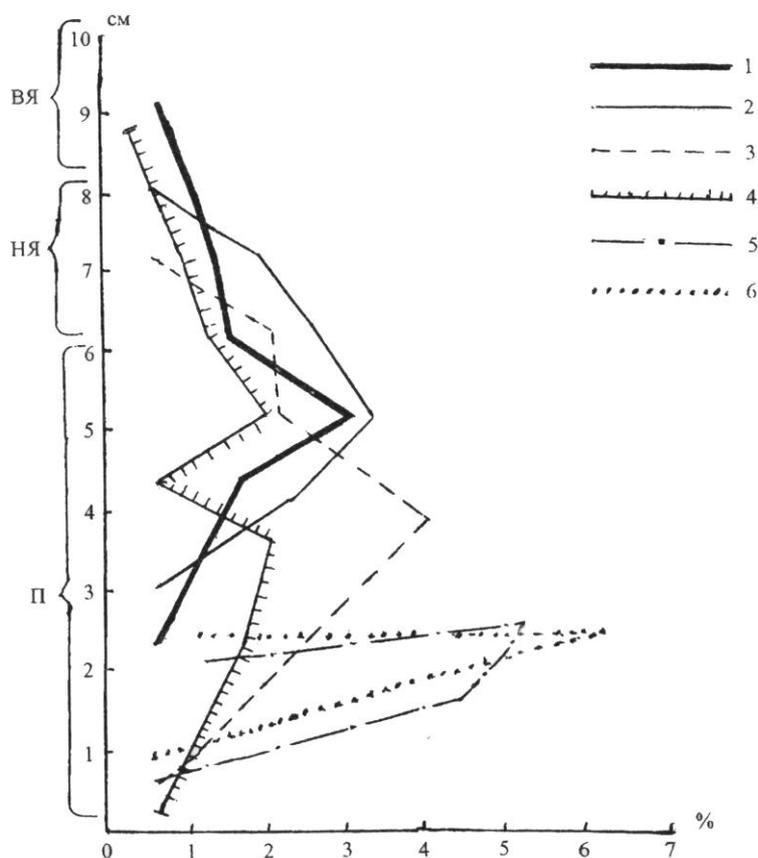


Рис. 5. Ярусное разделение видов, входящих в таежные МАМ [По: Сейма, 2008].

Ось ординат: ВЯ – верхний ярус травостоя, НЯ – нижний ярус травостоя, П – подстилка; ось абсцисс: процент встречаемости от общего количества учтенных фуражиров данного таксона: 1 – *Formica* s. str., 2 – *Serviformica*, 3 – *Myrmica*, 4 – *Lasius niger*, 5 – *Leptotorax acervorum*, 6 – *Tetramorium caespitum*.

Существуют исследования **сезонных изменений** динамической плотности фуражиров внутри полной многовидовой ассоциации муравейников. В качестве доминанта в ней выступал *F. pratensis*. Подчиненный комплекс был представлен семьями разных видов *Myrmica*. Выделены следующие периоды в сезонном цикле МАМ: *активация, стабилизация взаимодействий, устойчивое развитие, дезактивация*.

Показано, что в конце весны - начале лета проходит наиболее острая фаза взаимодействия семей, происходит наибольшее количество агрессивных взаимодействий [Сейма, 2008].

Возникает вопрос: "можно ли представить сезонный цикл ассоциаций как самоорганизацию систем из полностью автономных частей?" В пользу положительного ответа на него говорит регулярные весенние обострения взаимоотношений членов ассоциаций. Но также отмечается, что члены подчиненного комплекса часто выходят на территорию уже в режиме сумеречной активности, что может говорить о постоянстве иерархической системы внутри ассоциации [Сейма, 2008].

Различия в объектах питания. Учитывая большое разнообразие форм и размеров у муравьев, можно судить о возможных различиях в белковом рационе и специфике взаимодействия разных видов муравьев с тлями при трофобиозе.

Белковая пища. Исследования белкового питания у разных систематических групп муравьев развивались неравномерно. Ввиду высокой активности *Formica* s. str. как хищников, способных к массовому истреблению хвое-листогрызущих вредителей, виды данного подрода часто становились объектами для исследований питания [Длусский, 1967; Дмитриенко, 1969]. Способность видов группы *Formica rufa* быстро переключаться на обильные источники пищи, *реактивность муравьев на пищу* [Bruns, 1954; Длусский, 1958], с одной стороны, делает их полезными в деле защиты леса, с другой стороны – затрудняет изучение их пищевого спектра.

Питание семей в многовидовых ассоциациях исследовано слабо. При том, что исследования, основанные на опытах с углеводными и белковыми кормушками, богато представлены в литературе [Lebrun, Feener, 2007], часто данные оказываются неполными: нередко отсутствует «контекст» –

нет описания структуры ассоциации или группы ассоциаций, в которых происходит действие.

Замечательным исключением в экспериментальных исследованиях питания членов *МММ* является работа Ф.А. Сеймы (2008). На территории закартированной ассоциации им проведена серия опытов, в одном из которых исследовали разницу в предпочтительном размере добычи. Так, рабочие *F. pratensis* предпочли крупные объекты, *T. caespitum* – мелкие, остальные члены ассоциации сосредоточились на добыче средних размеров.

Показано, что конкуренция может препятствовать добыче пищи определенного типа, заставляя семью менять рацион [Sanders, Gordon, 2000].

Специфика взаимодействия с трофобионтами. Основными поставщиками углеводной пищи для большинства муравьев являются насекомые-трофобионты: тли (Aphidinea), кокциды (Coccinea), листоблошки (Psyllinea), цикадки (Cicadinea) [Длусский, 1967]. Муравьи находятся с трофобионтами в симбиотических отношениях: оберегают тлей от хищников [Nixon, 1951; Holldobler, Wilson, 1990; Oliver, Leather, Cook, 2008], сооружают для них укрытия [Way, 1963], переносят имаго или яйца на зимовку в свои гнезда [Длусский, 1967], другими способами поддерживают благоприятные условия для жизни трофобионтов.

Распределение колоний трофобионтов на территории является одним из факторов, определяющих конфигурацию кормового участка. Источники пади используются муравьями по-разному. Семьи *Formica* s. str. охраняют их, используют регулярно и интенсивно. Для семей *Serviformica* охрана колоний тлей является факультативным решением. Они могут использовать источники пади соседних семей или искать альтернативные, «дикие» колонии. У ряда видов наблюдается дифференциация функций между

рабочими, обслуживающими колонии тлей [Новгородова, 2008; Novgorodova, 2015].

В различных работах показано, что номинально семьи *Formica s. str.*, которые обычно являются доминантами в *МАМ*, взаимодействуют с небольшим набором видов трофобионтов. Спектр используемых трофобионтов расширяется при взаимодействии *Formica s. str.* с фуражирами *Serviformica* [Новгородова, Рябинин, 2015]. Это, по-видимому, связано с большим поисковым потенциалом *Serviformica* и использованием их рабочих семьями *Formica s. str.* в качестве разведчиков [Стебаев, 1971].

1.2.4. Взаимодействие членов *МАМ*

Существует многие свидетельства "муравьиных войн", в которых в открытом противостоянии сходятся рабочие соседних семей одного или разных видов [Mabelis, 1979; Мариковский, 1979]. Однако взаимодействия семей муравьев бывают не только агрессивными и разрушительными. Функционирование многовидовой ассоциации складывается из множества индивидуальных взаимодействий рабочих разных семей на общей территории [Zakharov, 2002; Захаров, 2004]. Их возможно разделить на две основные группы: *антагонистические* и *неантагонистические*. Последние подробно рассматриваются в работах И.В. Стебаева и Ж.И. Резниковой. Это использование рабочих подчиненных семей в качестве разведчиков, межвидовой трофаллаксис и другие формы взаимодействия [Стебаев и др., 1967; Стебаев, Резникова, 1975].

Конкурентные взаимодействия. Межсемейные сражения.

Показано, что конкуренция между семьями муравьев в сообществе – важный фактор ограничения мощности поселения [Lebrun et al., 2007]. И, помимо территориального, временного и ресурсного разделения это может выражаться в прямых агрессивных взаимодействиях. Так, мощные поселения рыжих лесных муравьев (группа *Formica rufa*) могут уменьшать видовое разнообразие сообществ [Vepsäläinen и др., 2000]. Доля других

муравьев в добыче малого лесного муравья *F. polyctena* может составлять 5-15% [Rosengren, Vepsäläinen, Wuorenrinne, 1979]. Сражения для доминирующих семей – один из механизмов компенсации недостатка белка [Mabelis, 1979; Driessen et al., 1984]. Один из возможных результатов взаимодействий – захват гнезд одного вида семьей другого [Burgov, 2015; Markov et al., 2017].

Тем не менее, существуют механизмы минимизации ущерба от сражений. Для некоторых видов описаны турниры, как форма межсемейной коммуникации, при которой прямая агрессия заменяется демонстрацией [Lumsden, Hölldobler, 1983]. В историческом развитии взаимоотношении семей муравьев рабовладельцев со своими хозяевами наблюдается упрощение сражений, сокращение числа жертв в результате уменьшения сопротивления [Мариковский, 1977]. И также агрессивные действия семей-доминантов может быть направлены не только на подчиненные семьи, но и на конкурентов из других ассоциаций. Например, возможна защита подчиненных семей от рабовладельцев [Czechowski, Markó, 2006].

1.2.5. Иерархическое положение семьи в многовидовой ассоциации муравейников

Еще раз обращаем внимание: мы рассматриваем *многовидовую ассоциацию муравейников*, как систему взаимодействующих *семей* муравьев разных видов. Описание данных других авторов в данном разделе будет производится с корректировкой: доминантами, субдоминантами и инфлюэнтами называем *семьи*, а не виды. Основным признаком доминантной семьи в *МММ* является наличие у нее охраняемой территории (*ОТС*), близкой по размеру к кормовому участку. В случае, если семей с *ОТС* нет, первыми претендентами на доминирующие позиции являются наиболее многочисленные социумы [Захаров, 1977].

Далее, очевидное свойство доминанта – возможность уменьшать численность семей других членов ассоциации. Существуют варианты

полного истребления подчиненных семей [Демченко, 1979] и уменьшения их численности [Резникова, 1983, 1998, 2003]. Показано, что некоторые доминанты способны уменьшать видовое разнообразие сообществ [Parr et al., 2005].

Смена иерархического статуса. Обязательные и факультативные доминанты. Особого внимания требует вопрос видоспецифичности функции в сообществе. Свойства разных видов в качестве доминантов отличаются. Одни, как сказано выше, способны сокращать видовое разнообразие в сообществах [Parr, 2008], присутствие других мало отражается на нем [Gibb, Hochuli, 2003; Sanders et al., 2007]. Выводы некоторых исследований даже говорят о возможной положительной связи между наличием доминантов и видовым разнообразием сообщества [Andersen, 1995]. Хотя последнее скорее свидетельствует о ресурсном богатстве биоценозов, в которых могут существовать доминанты.

Семьи некоторых видов могут занимать только одну позицию в ассоциации. Например, **обязательные доминанты (ОД)** - виды, семьи которых либо доминируют в *МАМ*, либо элиминируются из нее. Другие виды демонстрируют высокую поведенческую пластичность и могут создавать поселения разной сложности и играть разные роли в *МАМ*. Так, семьи **факультативных доминантов (ФД)** могут выполнять функции доминанта, субдоминанта в сообществе [Zakharov, 2002]. В некоторых случаях семьи этих видов могут оказываться и в роли инфлюэнта. Ассоциации, в которых присутствуют семьи *ОД* являются **полными**, а те, в которых таковые отсутствуют – **неполными** [Захаров, 2015а].

Факультативные доминанты обладают бóльшей экологической пластичностью, чем обязательные. Многие из этих видов, обладая возможностью самостоятельного основания семьи, успешнее обязательных доминантов заселяют новые территории. Кроме того, семьи *ФД* могут долгое время существовать в подчиненном состоянии в сообществе, но при

наступлении благоприятных условий – быстро наращивать численность и переходить в разряд доминантов [Захаров, 2004].

Понятия «облигатный доминант» и «факультативный доминант» относятся к видовому уровню. Т. е. семьи видов из двух этих групп либо занимают одну иерархическую позицию, либо ситуационно меняют ее. К числу облигатных доминантов относятся все виды подродов *Formica* s. str. и *Coptoformica*, *L. fuliginosus* и др. Факультативные доминанты, номинально – большинство видов муравьев, семьи которых в разных комбинациях в различных *МАМ* занимают разные позиции ситуационно.

А факультативный доминант в узком смысле – вид, способный формировать социумы разного уровня сложности и мощности, активно выходить на высшие иерархические позиции в ассоциациях. Такие виды внутри рода *Formica* – *F. cunicularia* и *F. cinerea*. Их способность к трансформации поселений подробно разбирается в главе 4. Примерами факультативных доминантов, способных менять структуру поселения вместе с иерархической позицией и принадлежащих к другим родам, служат *Lasius niger*, *Tetramorium caespitum* и др.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ ГЛАВЫ 1

В рассмотренных литературных источниках встречаются две расшифровки аббревиатуры *МАМ*: *многовидовая ассоциация муравьев* и *многовидовая ассоциация муравейников*. Второй вариант представляется более корректным, так как отражает необходимость описания структуры сообщества, а не только его видового состава, поэтому в настоящей работе используется именно он.

К настоящему времени усилиями мирмекологов собран значительный объем фактического материала и активно разрабатывается теоретическая база для изучения *многовидовых ассоциаций муравейников*. Описаны основные формы многовидовых сообществ муравьев, которые складываются из *МАМ*, и основные механизмы их функционирования. При

этом, однако, остаются малоизученными динамические свойства ассоциаций: процессы их саморазвития и трансформации.

Перспективными модельными объектами для изучения свойств *МММ* являются сочетания полных и неполных ассоциаций, в особенности их переходные состояния, и виды факультативные доминанты, состояние и семей которых может служить индикатором общего состояния и стадии развития всего сообщества (всей ассоциации). Поскольку некоторые из факультативных доминантов обладают свойством активной трансформации поселений и смены иерархических позиций в ассоциации, на их моделях можно описывать процесс изменения структуры сообщества.

ГЛАВА 2. РАЙОН, МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

2.1. ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЙ

Регион. Основная часть исследований проходила в границах Рязанской области. Она расположена между 53°19' с.ш. и 55°22' с.ш., 38°38' в.д. и 42°31' в.д. Административные районы, в которых проходили исследования: Клепиковский, Рыбновский и Рязанский, находятся на северо-западе области.

Геология. Территория Рязанской области расположена в центральной части древней Восточно-Европейской платформы. Фундамент платформы, сложенный архейскими и нижнепротерозойскими метаморфическими и магматическими породами, имеет блоковое строение [Объяснительная записка..., 1999; Геология и..., 2006]. Осадочный чехол платформы составляют горизонтально и субгоризонтально залегающие верхнепротерозойские (рифей, венд), палеозойские (девон, карбон), мезозойские (юра, мел) и кайнозойские (неоген-четвертичные) отложения разного состава и генезиса [Кривцов, 2011].

Рельеф. Самые крупные неровности земной поверхности в регионе – Мещерская низина, Среднерусская возвышенность и Окско-Донская равнина – приурочены к относительно приподнятым или опущенным блокам земной коры – мега- и макроморфоструктурам, которые имеют четкие линейные границы, выраженные в рельефе тектоническими уступами либо эрозионно-денудационными склонами спрямленных участков речных долин (в том числе и погребенных), трассирующими флексурными перегибами и зоны разрывных нарушений в осадочном чехле платформы и в ее складчато-кристаллическом основании. Эти морфоструктуры четко различаются по суммарной величине и режиму

неотектонических движений и, как следствие, по своей морфологической выраженности [Кривцов, 1998; Кривцов, Водорезов, 2006].

Район исследований находился в пределах Мещерской низины и Среднерусской возвышенности. Рязанская часть последней, испытавшая наибольшее в пределах области общее поднятие, отличается преобладанием по площади вторичной моренной равнины. Для нее характерны пониженная мощность четвертичных отложений, наличие сплошного чехла лессовидных суглинков, залегание ледниковых отложений на поверхности коренных пород, плановое взаимное соответствие и сходство морфологических особенностей современных и погребенных под ледниковыми отложениями междуречий, наследуемых с доледникового времени развития эрозионной сети. Современные природные рельефообразующие процессы на междуречьях представлены в основном плоскостным и мелкоструйчатым смывом. Также встречаются карстовые и суффозионные процессы [Кривцов, 2011].

Рязанская часть Мещерской низины занимает около 10 тыс. км². К ней относят также пойменную часть долины реки Оки и Ковров-Касимовское плато. Вся эта территория принадлежит бассейну Оки и дренируется ее левыми притоками – реками Солотчей, Прой, Колпью с ее притоками и Унжей. От Среднерусской возвышенности и Окско-Донской равнины Мещерская низменность отличается преобладанием по площади поверхностей озерно-аллювиальной аккумуляции, отсутствием чехла покровных суглинков на большей части поверхности междуречий, слабой эрозионной расчлененностью и, как следствие, наличием бессточных участков. Микрорельеф, и в ряде случаев мезоформы (бугры, гряды, крупные котловины, западины, «песчаные острова») осложняют поверхность и являются генетически разнородными образованиями [Кривцов, 2011].

Климат Рязанской области умеренно-континентальный с теплым летом и умеренно-холодной зимой. В январе (самом холодном месяце) средняя температура находится в промежутке от $-10,5^{\circ}\text{C}$ до -12°C . Средняя температура июля – от $18,5^{\circ}\text{C}$ до $19,5^{\circ}\text{C}$. Среднегодовая температура составляет $3,9^{\circ}\text{C}$ на Севере области и $4,6^{\circ}\text{C}$ на Юге. Безморозный период длится в среднем 134 дня в северной части и 143 дня в южной.

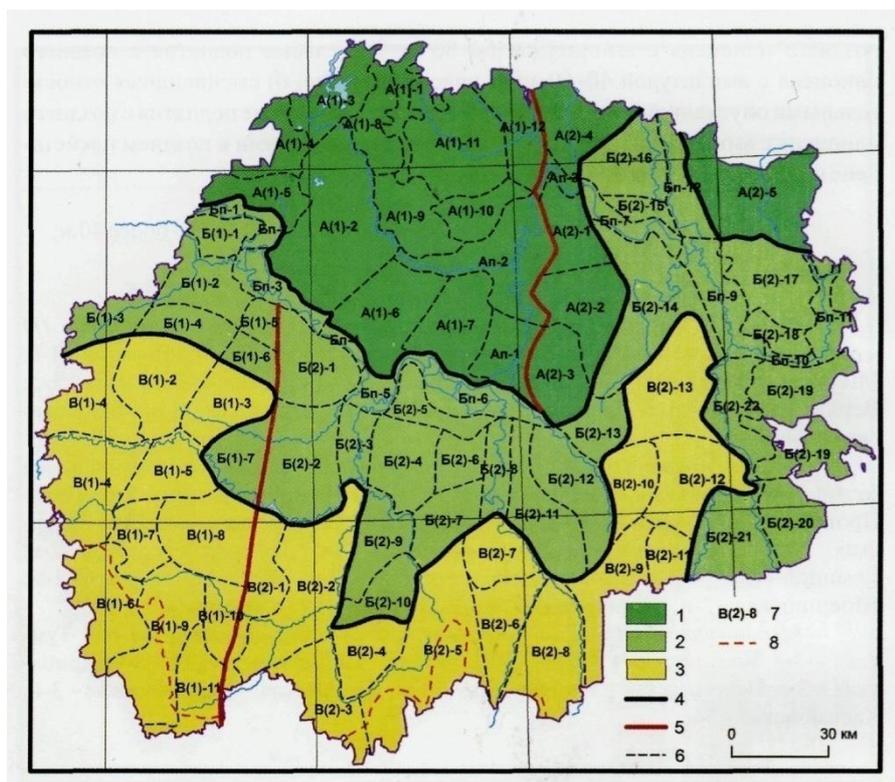


Рис. 6. Ландшафты Рязанской области [по: Кривцов, 2011].

Условные обозначения:

Природные зоны: 1 - смешанных хвойно-широколиственных лесов,

2 - широколиственных лесов, 3 - лесостепная.

Границы: 4 - ландшафтных зон, 5 - ландшафтных провинций, 6 - ландшафтов;

7 - индексы ландшафтов, 8 - Окско-Донской водораздел.

В пределы области поступает арктический воздух с Баренцева моря, умеренный морской с Атлантики, тропический воздух со Средиземного моря и летом из Средней Азии. Направление ветра зимой, в основном, северное и северо-западное, зимой - южное. Большая часть влаги в

воздушных массах – адвентивная, меньшая (около 10%) образуется в результате испарения с поверхности. Атлантические воздушные массы приносят большую часть влаги. Годовая сумма осадков находится в пределах от 500 мм до 600 мм. С конца ноября до конца марта существует устойчивый снежный покров. Его мощность к концу зимы составляет 0,3-0,5 м [Казакова, 2004].

Физико-географическое районирование. Существует две точки зрения относительно зональной принадлежности территории Рязанской области к природным зонам. Согласно первой [Прокаев, 1983] часть области севернее Оки принадлежит зоне смешанных широколиственно-хвойных лесов, южнее – лесостепной зоне. Другие авторы [Исаченко, 1991; Кривцов, 2011] выделяют к Югу от Оки две природные зоны: широколиственных лесов и лесостепную (Рис. 6).

Растительность, рекреационное состояние. В настоящее время растительный покров Рязанской области представляет собой мозаику из фрагментов естественных фитоценозов и антропогенно трансформированных сообществ. Около 28,4% территории занимают леса, 63,7% – сельскохозяйственные угодья, 4,3% – иные антропогенно трансформированные сообщества, 3,6% – болота, водоемы и прочие земли. В северных и северо-восточных частях области сохранились южно-таежные леса, на юге и юго-востоке преобладают сельскохозяйственные угодья [Казакова, 2004].

2.2. ПРИНЯТАЯ ТЕРМИНОЛОГИЯ.

Основная литература: Захаров, 1972, 1991, 2015а; Сейма, 2008; Длусский, 1967; Резникова, 1983.

Бинарное деление – форма социотомии, при которой семья или ее часть (клан, колонна) делятся на две примерно равные части. После деления части могут быстро обособиться.

Вид-хозяин – вид муравьев, семьи которого используются социальными паразитами для основания поселений, изъятия молодых особей в качестве «рабов» или для постоянного обитания (см. *социальный паразитизм*).

Внутренний конус гнезда (муравейника) – центральная часть купола рыжих лесных муравьев из крупного строительного материала, где поддерживается стабильная температура в период выращивания расплода.

Гнездо-капсула – муравейник, имеющий выраженный **купол**, обычно возвышающийся над почвой, объединяющий подземную часть гнезда общей системой камер. Внутри купола могут располагаться другие крупные элементы, такие как система расплодных камер или внутренний конус.

Гнездо поверхностное – гнездо, локализованное в одной или нескольких камерах близко к поверхности почвы, может быть связано с «аккумулятором тепла» (каменем, фрагментом отмершей древесины и т.д.).

Гнездо-полость – гнездо, представляющее собой полость в почве или древесине. Состоит из одной камеры.

Гнездо секционное – гнездо, состоящее из повторяющихся модулей – секций, имеющих стереотипные конструкцию и размеры. Может состоять из одной секции (*моносекционное*) и из нескольких секций (*полисекционное*).

Гнездовая агрегация – локальная группировка секционных гнезд, расположенных на общем гнездовом валу.

Гнездовой вал – часть гнезда, имеющего наземный купол, которая служит основанием купола и окружает его. Состоит в основном из поднятых на поверхность при рытье подземных ходов и камер частиц почвы.

Динамическая плотность – интенсивность посещения муравьями единицы площади за единицу времени (*особь/ дм² мин.*).

Деление семьи (общины) – см. *социотомия*.

Доминант (в МАМ) – семья (надсемейная структура), занимающая высшую иерархическую позицию в МАМ. Доминант регулирует численность, активность и территорию других семей в ассоциации.

Дорога муравьев (постоянная) – элемент инфраструктуры кормового участка, включающий регулярно функционирующий поток рабочих и дорожное полотно, обычно расчищаемое для их движения.

Дорога временная – ситуационно возникающий организованный поток особей от гнезда до цели (источника ресурса, другого гнезда и т.д.).

Инфлюэнт – семья, занимающая низшую иерархическую позицию в МАМ. Численность, активность и доступ на территорию семей-инфлюентов ограничиваются семьями-доминантами и субдоминантами.

Клан – первый структурный уровень внутрисемейных структур, группировка индивидов, имеющая четкую иерархическую структуру.

Колонна – система, состоящая из нескольких пространственно разобщенных кланов рабочих, имеющих общую *репродуктивную сферу*.

Комплекс муравейников – группа муравейников одного вида, *кормовые участки* которых, соприкасаясь, образуют территориальный континуум.

Кормовой участок – территория, используемая семьей для добычи пищи.

Массовая мобилизация – групповое привлечение пассивных фуражиров активными фуражирами на конкретную цель и в конкретное место.

Многовидовое сообщество муравьев (МСМ) – совокупность семей разных видов, обитающих на совместно используемой территории, обладающая устойчивой пространственно-функциональной структурой.

Многовидовая ассоциация муравейников (МММ) – иерархически организованное объединение семей разных видов, использующих одну территорию и взаимодействующих на ней. Друг от друга ассоциации отделяются пространственно или по времени суточной активности. Структурная единица МСМ.

– **Неполная МММ** – ассоциация, в которой нет семей облигатных доминантов.

– **Полная МММ** – ассоциация, в которой присутствуют семьи облигатных доминантов.

Моногиния – наличие в *семье* одной яйцекладущей самки.

Мощность поселения – сумма площадей оснований куполов гнезд, входящих в поселение (m^2 /га).

Нейтральная зона – область между охраняемыми территориями семей или *федераций*, не посещаемая фуражирами этих конкурирующих систем.

Обмены – форма организованной миграции особей внутри *поселения* муравьев, в результате которой происходит перемещение расплода и/или имаго между муравейниками или колоннами одной семьи.

Облигатный доминант (ОД) – вид, семьи которого либо занимают в *МММ* высшую иерархическую позицию, либо элиминируются из ассоциации.

Община – *см. семья*.

Одинарная семья (семья-колонна) – семья, состоящая из одной колонны.

Олигогиния – наличие в семье социальных насекомых нескольких (немногих) яйцекладущих самок.

Охраняемая территория семьи, сообщества (ОТС) – участок, активно защищаемый от посещения чужими особями своего или конкурирующего вида.

Падь – содержащие сахар экскреты тлей и других насекомых, находящихся в трофобиотических отношениях с муравьями.

Плеометроз – совместное основание новой семьи несколькими оплодотворенными самками одного вида.

Плеяда (семья-плеяда) – координационная система из нескольких колонн, связанных обменами, каждая из которых имеет собственную репродуктивную сферу и множество кланов рабочих.

Плотность поселения – среднее число гнезд на единицу площади.

Полигиния – наличие в семье нескольких (большого количества) яйцекладущих самок.

Поликалия – одновременное обитание семьи в нескольких гнездах, которые выполняют различные функции. Гнезда, составляющие *поликалическую систему*, вместе обеспечивают успешную жизнедеятельность семьи.

Полиэтизм – выполнение одной особью (морфологически сходными особями) различных функций. Возрастной полиэтизм – последовательная смена функций особи с возрастом.

Поселение – термин, используемый при описании развития семьи, перехода структур с семейного на надсемейный уровень. С его помощью описывается преемственность в процессе формирования *комплекса муравейников*.

Рейд – нападение на чужое гнездо с захватом расплода, внутригнездовых рабочих и\или присоединением к своему муравейнику.

Самка-основательница – молодая оплодотворенная самка, которая самостоятельно или в группе с другими самками (*см. плеометроз*) основывает новую семью.

Секция – стереотипный элемент модульного (секционного) гнезда. Обычно представляет собой вертикальный тоннель (ствол) с прилежащими камерами.

Семья – основная организационная форма существования эусоциальных насекомых. Состоит из репродуктивных (самки и самцы) и функционально бесплодных (рабочие) особи.

Социальный паразитизм – использование семьей одного вида социума другого вида для жизни, или регулярное изятие особей из семей другого вида с последующим включением в собственные.

Социотомия – деление социальной структуры на несколько социумов.

Субдоминант – семья, занимающая промежуточную позицию между доминантом и инфлюэнтном.

Сфера обеспечения – функциональная сфера семьи эусоциальных насекомых, связанная со снабжением социума пищей, строительством гнезда, защитой гнезда и кормового участка и т.д. Включает социализированных рабочих (имаго), выполняющих описанные функции.

Сфера репродуктивная – функциональная сфера семьи эусоциальных насекомых, непосредственно связанная с воспроизводством особей. Включает яйцекладущих самок, расплод, молодых несоциализированных рабочих и тех взрослых рабочих, функции которых заключаются в заботе о всех перечисленных (свита и няньки).

Трофаллаксис – обмен жидкой пищей между особями общественных насекомых.

Трофобиоз – взаимовыгодные отношения между муравьями и выделяющими падь насекомыми.

Эусоциальные насекомые – насекомые, сообщества которых характеризуются совместным проживанием особей нескольких поколений, совместным выращиванием расплода, дифференциацией участия в воспроизводстве.

Эфемерная колония – временное надсемейное образование, возникающее в результате бинарного деления одинарной семьи.

Факультативный доминант (ФД) – вид, семьи которого могут занимать несколько иерархических позиций (быть доминантами, субдоминантами или инфлюэнтами в *МАМ*).

Федерация – постоянное надсемейное образование, состоящее из семей, объединенных сетевой системой связей:

- **первичная (ФП)** – постоянная надсемейная структура, возникающая в процессе саморазвития одинарной семьи. Промежуточным этапом формирования первичной федерации является образование поликалической системы.

- **вторичная (ФВ)** – федерация, возникающая путем вторичного объединения семей. Возникает в условиях перенаселения.

Фрагментация – дезинтеграция частей семьи, которые сохраняют в процессе социотомии свою целостность и организованность.

Фрагментант – гнездо, образовавшееся в процессе фрагментации исходного муравейника.

Фуражиры – муравьи, занятые снабжением семьи пищей и/или строительным материалом для гнезда.

– **активные** – рабочие, ведущие самостоятельный поиск пищи. Могут мобилизовать *пассивных фуражиров*.

– **пассивные** – муравьи, не выполняющие самостоятельный поиск добычи. Мобилизуются *активными фуражирами*.

2.2.1. Список используемых аббревиатур

Д – доминант.

И – инфлюэнт.

КУ – кормовой участок.

МММ – многовидовая ассоциация муравейников.

МММ – многовидовое сообщество муравьев.

ОД – облигатный доминант.

ОТС – охраняемая территория семьи.

СД – субдоминант.

ФД – факультативный доминант.

2.2.2. Классификатор учетных единиц

Полигон – территория произвольной формы, на которой располагается один или несколько комплексов муравейников. Если внутри одного полигона расположено несколько комплексов, то они находятся в пешей доступности друг от друга.

Комплекс муравейников – группа муравейников одного вида, которые взаимодействуют, или потенциально могут взаимодействовать друг с другом при расширении кормовых участков.

Учетная площадь – часть территории комплекса муравейников, на которой производится учет гнезд.

Опытная площадка – зона, выделенная для проведения конкретного опыта. Располагается между гнездами.

Учетные единицы, описанные выше, расположены в последовательности уменьшения площади. Их конкретные размеры зависят от взаимного расположения комплексов, гнезд в них, дистанций между муравейниками, и т.д.

Участок лесополосы – десятая часть территории комплекса *Fcun1* (см. гл. 3, п.3.1). Участок длиной 45 метров и шириной 10-20 метров.

2.3. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

2.3.1. Описание полигонов, комплексов гнезд

Исторический подход. Для исследования динамики многовидовых ассоциаций муравейников необходимо их систематическое обследование, отслеживание изменений, изучение различных форм ассоциаций со сходным набором видов. Т.е. необходимо применить структурно-исторический подход А.А. Захарова [2015б], показавший свою эффективность в исследовании как поселений одного вида (комплексов

муравейников), так и многовидовых ассоциаций. В рамках структурно-исторического подхода производится мониторинг поселений, отслеживание изменений в них, регистрация взаимодействий между единицами сообществ.

Картирование комплексов. Основой для настоящей работы служило картирование комплексов гнезд, расположенных на модельных полигонах, и мониторинг их состояния. Картирование и обследование комплексов, измерение гнезд проводилось по стандартным методикам (Арнольди и др., 1979; Захаров и др., 2013). Первоначально для поиска комплексов использовали свидетельства коллег. Далее выявляли другие комплексы муравейников *Serviformica*, обследуя растительные сообщества, схожие с теми, в которых уже были обнаружены модельные поселения.

Для определения видовой принадлежности муравьев из гнезд брали пробы объемом 10-15 рабочих особей с купола (гнезда-капсулы), для полисекционных гнезд – с поверхности гнездовой агрегации, при небольшой динамической плотности особей конкретной семьи – с кормушки или другой точки концентрации рабочих. В качестве фиксатора использовали 70-процентный этиловый спирт. Определение видовой принадлежности производили в лабораторных условиях [Арнольди, Длусский, 1978; Czechowski и др., 2012; Длусский, Зрянин, 2013].

При помощи GPS-навигаторов, GIS-карт описывали элементы ландшафта, на которых располагались модельные комплексы гнезд. Растительные сообщества описывали по правилам, принятым в лесоводстве и лесоустройстве [Ткаченко, 1952; Мелехов, 1980].

2.3.2. Изучение гнездостроения и мониторинг состояния семей модельных видов

1) *Учет гнезд.* Для изучения устройства гнезд модельных видов, в первую очередь, описывали и измеряли их внешние части. Гнезда-капсулы *F. cunicularia* и *F. pratensis* зарисовывали и описывали. Диаметр купола (d),

диаметр гнездового вала (D), высоту купола (h), общую высоту гнезда (H) измеряли по 5-сантиметровой шкале. Отмечали форму купола (сферический, конический, плоский, неправильной формы), наличие и относительную величину повреждений [Захаров, Горюнов, 2009]. Описываемые гнезда фотографировали.

Одиночные секционные гнезда выявляли и регистрировали в периоды высокой строительной активности их населения, по трекам фуражиров от сахарных кормушек и во время раскопки гнезд. У секционных гнезд картировали кратеры и выходы [Захаров и др., 2013].

2) Для *изучения внутренней структуры гнезд* выполняли их разрезы в разных плоскостях. У гнезд-капсул ножом вырезали сектор купола, вынимали его, фотографировали и зарисовывали срез, после чего возвращали фрагмент на место. При необходимости (когда почва сухая) смачивали срезы водой, для того, чтобы муравьи имели возможность отремонтировать поврежденный участок купола. Для вскрытия секционных гнезд выбирали группу секций по краю гнездовой агрегации, рядом выкапывали небольшую канавку. Далее разрезали выбранные секции, извлекали срезанную почву, описывая размещение ходов и камер. Затем закрывали разрез разрыхленной почвой.

Кроме этого использовали методику Г.М. Длусского полной раскопки гнезд [Длусский, 2009]. Для этого рядом с изучаемыми гнездами выкапывали траншею. Далее, выполняя вертикальные послойные срезы, последовательно вскрывали гнездовые камеры, фотографировали и зарисовывали внутигнездовые структуры.

3) *Изучение семей и надсемейных структур.* При раскопке жилых гнезд производили полную выборку населения. В ходе регулярного контроля изменений структуры модельных комплексов отмечали факты деления семей (социотомии) и по возможности описывали сам процесс. При невозможности выполнения такого описания регистрировали результаты

социотомии: пропорции деления материнской семьи и характер взаимодействия между ней и отводком, либо между фрагментами.

4) Описание системы фуражировки. На учетных площадках проводили регулярное картирование кормовых растений. Их выявляли по кормовым дорогам, потокам фуражиров. Для описания кормовых участков, уточнения границ охраняемых территорий модельных семей проводили опыты с углеводными кормушками, которые выставляли по адаптированным к конкретным площадкам схемам в количестве от 10 до 20 в серии.

5 Фенологический контроль. Для фенологического контроля в начале каждого рабочего дня регистрировали фенофазы цветущих, плодоносящих и (ранней весной) вегетирующих растений. Отмечали наличие на поверхности обследуемых гнезд крылатых особей. Во время раскопки/вскрытия гнезд регистрировали состав расплода (яйца, личинки, куколки, крылатые особи).

2.3.3.Описание многовидовых ассоциаций и наблюдения за ними

Для описания характера трансформации поселений факультативных доминантов при вселении ОД были выявлены ассоциации с растущими семьями ФД и ОД. В этих ассоциациях в течение 8 лет (2009 – 2016) регулярно регистрировали ключевые события и связанные с ними изменения в размерной и пространственно-функциональной структуры поселений.

В 2010 г. были заложены учетные площади, привязанные к гнездам облигатных доминантов и крупным скоплениям гнезд *F. cunicularia*, на которых были описаны особенности микрорельефа и отмечались гнезда подчиненных видов. На этих площадях с апреля по октябрь 2010–2016 гг. вели учет форм активности муравьев и фенологические наблюдения. Фиксировали ключевые события, составляющие годичный цикл жизни муравьиной семьи: весеннее пробуждение, строительство и ремонт гнезд,

развертывание фуражировочной системы и т. д.; и массовые взаимодействия между семьями. Если не удавалось зафиксировать само событие, описывали его результаты (например, разрушения гнезд в результате сражений семей, переход колоний тлей от одной семьи другой и т. д.).

Таб. 1. Объем выполненных работ

Вид работы	Период	Объем работы		
Первичное картирование поселений муравьев	2009-2016	5 полигонов, 7 комплексов муравейников, см. гл.3, п. 3.1., 3.2, приложение.		
Измерение гнезд в комплексе <i>Fcun1</i>	2009-2018	19 полных учетов (1-3 раза в год), 16-44 гнезд <i>F. cunicularia</i> в комплексе		
Раскопка гнезд	2012-2019	<i>F. cunicularia</i>		<i>F. cinerea</i>
		Гнезда-капсулы	Секционные	Всего гнезд:
		3	3	3 (полисекционных)
		Всего: 6		Секций: 14
Разрезы гнезд	2012-2015	<i>F. cunicularia</i>		<i>F. cinerea</i>
		Гнезд-капсул		Секций
		49		29
Картирование ассоциаций полигона №1, регистрация межсемейных взаимодействий	2012-2018	138 трудодней (5-8 часов учета в день)		

2.3.4. Видеорегистрация группового и индивидуального поведения рабочих муравьев

Для описания поведения рабочих муравьев использованы средства видеорегистрации индивидуального и группового поведения (видеорегистраторы MagicEyeHD50, камеры Canon 5d, 7d, 60d). Вместе с зеркальными камерами применяли объективы Canon 100 mm 2.0 и Canon 24-105 mm 4. При видеорегистрации для измерения скорости движения муравьев использовали камеры MagicEye HD50 с одинаковыми

настройками записи: разрешение 1920/1080 пикселей и скорость съемки 29,9 кадров/сек.

Полученные видеофайлы с карт памяти копировали на жесткие диски, систематизировали, готовили к обработке. Далее файлы обрабатывали при помощи видеоредактора Adobe premiere. Редактируя полученные во время съемки видеофайлы, уточняли численность действовавших особей и временные промежутки, в которых происходили описываемые события. Подробно видеорегистрация и обработка материалов рассматриваются в главе 5, п. 5.2.2.

2.3.5. Исследование индивидуальных и групповых, конспецифических и межвидовых взаимодействий рабочих муравьев

Для изучения взаимодействия индивидов и семей вели наблюдение за рабочими на гнездах и кормовых участках, на естественных и искусственных источниках пищи. Естественные источники углеводной пищи (колонии тлей) наносили на карты учетных площадок. Для уточнения размеров территорий и изучения систем взаимодействия семей использовали углеводные кормушки. Последние представляли собой ватные тампоны, пропитанные сахарным сиропом, выкладываемые на пластиковые подложки.

При помощи кормушек уточняли размеры и конфигурацию кормовых участков модельных семей. На пригнездовой территории размещали кормушки в соответствии с подготовленной схемой расстановки. На последнюю наносили треки фуражиров. По трекам фуражиров определяли их принадлежность к определенным семьям. После нескольких повторностей после анализа схем расстановки кормушек определяли размеры кормовых участков модельных гнезд.

2.3.6. Двухъярусные кормовые поля

Для выяснения возможностей и предпочтений рабочих разных видов сахарные кормушки устанавливали на разные ярусы и субстраты. Для более детального описания движения фуражиров по разным субстратам использовали систему видеорегистрации и специальную установку. Она представляет собой конструкцию из двух площадок, находящихся на разных уровнях. Площадки соединяются бумажными мостиками различной ширины. На основании обработки материалов видеорегистрации описывали поведение муравьев на мостиках, измеряли скорость их движения. Подробное описание установки, методики, результатов дано в главе 5 п. 5.2.

2.3.7. Статистическая обработка данных

Статистическая обработка производилась с помощью программ MS Excel 2010, Statistica и библиотеки Pandas на языке Python. Гистограммы скоростей движения муравьев построены с помощью библиотек Matplotlib и Seaborn на языке Python.

2.4. ХАРАКТЕРИСТИКИ ВИДОВ МУРАВЬЕВ, РАССМАТРИВАЕМЫХ В РАБОТЕ

Все виды муравьев, рассматриваемые в настоящем разделе, кроме *F. exsecta*, были представлены на полигонах. Из их семей формировались различные многовидовые ассоциации муравейников. Включение в данный раздел *F. exsecta* необходимо, так как этот вид используется в качестве объекта для сравнения с основными модельными видами (см. гл. 5, п. 5.2.).

Formica (Serviformica) cunicularia Latreille, 1798 (s. str., *glauca*) – прыткий муравей. Вид, включающий две формы: европейская, распространенная от Северной Испании до Поволжья, в горах Крыма и Кавказа (*F. cunicularia* s. str.); степная и лесостепная, распространенная от Болгарии до Байкала (*F. cunicularia glauca*) [Длусский, 1967].

Существуют различные варианты определения видовой принадлежности двух форм. Первый вариант – обе формы принадлежат одному виду [Атанасов, Длусский, 1992; Bolton, 1995], который включает два подвида: *Formica cunicularia* s. str. и *Formica cunicularia glauca* [Длусский, 1967]. Вторым вариантом – существуют два отдельных вида: *F. cunicularia* и *F. glauca* [Длусский, Зрянин, 2013]. Также рассматриваются варианты определения второй формы, *Formica (cunicularia) glauca*: *Formica lusastica* [Seifert, 1997], *F. clara* [Seifert, Schultz, 2009; Czechowski et al., 2012].

Так как экологические параметры данных форм близки [Захаров, Длусский, 2013], специальной задачи по поиску различий между ними не было, в данной работе мы рассматриваем их в качестве подвидов одного вида. Нужно отметить, что особи из проб большей части модельных поселений были определены, как *F. cunicularia glauca*. Население небольшой части семей основного модельного комплекса (*Fcun1*) составляли особи *F. cunicularia* s. str.

F. cunicularia – теплолюбивый вид, семьи которого обычно выбирают для гнезд хорошо прогреваемые места: поляны, опушки, вырубки, склоны южной экспозиции [Гринфельд, 1939]. Характерно строительство секционных гнезд и гнезд-капсул. Материал купола гнезд-капсул – почва. Самки способны к самостоятельному основанию семей [Захаров, 1977, 2015а; Резникова, Богатырева, 1984]. Надсемейные структуры до настоящего исследования не были описаны.

Герпетобионт-зоонекрофаг. Кормовой участок иногда частично охраняется. Население гнезд-капсул может охранять купол гнезда. Колонии тлей, падь которых собирают *F. cunicularia*, обычно не охраняются [Длусский, 1967]. Вид является факультативным доминантом: в многовидовых ассоциациях муравейников *F. cunicularia* семьи часто являются субдоминантами, но при отсутствии облигатных доминантов

иногда становятся доминантами [Резникова, 1983; Захаров, 2015а]. Дороги в литературе не описаны. Характеристики *F. cunicularia*, полученные в рамках настоящей работы рассматриваются в главе 4.

***Formica (Serviformica) cinerea* Mayr, 1853** – песчаный муравей. Европейско-Западносибирский вид, связанный в лесной зоне с сухими песчаными почвами. Его поселения формируются в молодых сосняках, на опушках, полянах. Семьи *F. cinerea* живут в почвенных секционных гнездах. Возможно формирование плотных гнездовых агрегаций [Baxter, Hole, 1967; Длусский, 1967; Захаров, Длусский, 2013]. Один из доступных способов основания семьи – самостоятельный [Захаров, 2015а]. Семьи бывают моногинными и полигинными, уровень численности особей и количество самок в семье сильно варьирует [Lindström et al., 1996; Zhu et al., 2003].

В качестве элементов инфраструктуры используются тоннели и наземные дороги. Основная форма поселения *F. cinerea* – поликалическая система, характерно образование надсемейных структур – первичных федераций [Захаров, 1991].

Герпетобионт-зоофаг. В связи с высокой активностью, как хищника, способен защищать лесные массивы на песчаных почвах от хвое-листогрызущих вредителей. Кормовые участки отдельных небольших семей *F. cinerea* не охраняются. При высокой мощности поселения формируется общая охраняемая территория нескольких семей [Гримальский, Энтин, 1972, 1980]. Факультативный доминант: семьи *F. cinerea* доминируют в МАМ при обитании в форме первичной федерации [Захаров, 2015а].

***Formica (Serviformica) fusca* Linnaeus, 1758** – бурый лесной муравей. Голарктический вид, широко распространенный в лесах от Западной Европы до Приамурья [Захаров, Длусский, 2013]. Гнезда в почве или в мертвой древесине, обычно секционные, иногда (редко) встречаются гнезда-капсулы [Захаров, 1977]. Способ основания семей –

самостоятельный, описаны случаи плеометроза [Rosengren, 1986]. Семьи, в основном моно- и олигогинные, но существуют и полигинные [Rosengren et al, 1993; Hannonen, Sundström, 2002; Hannonen et al, 2004].

Герпетобионт-зоонекрофаг. Муравьи собирают падь с колоний тлей, связанных с травянистыми растениями, кустарниками, небольшими деревьями. Кормовой участок обычно не охраняется. В холодных биотопах помимо тоннелей, связывающих секции гнезд, иногда строят фуражировочные тоннели. Являются хозяевами для социальных паразитов (рабовладельцев) *Polyergus* и *Raptiformica*. В *многовидовых ассоциациях муравейников* семьи *F. fusca* обычно занимают подчиненные позиции [Захаров, 2015a]. Надсемейные структуры не описаны.

***Formica pratensis* Retzius, 1783** – луговой муравей. Южно-палеарктический вид. Распространен на большей части Европы и в Сибири. Теплолюбив, муравейники встречаются на сухих, хорошо прогреваемых участках [Длусский, 1967]. Семьи строят гнезда-капсулы с высоким гнездовым валом и куполом из почвы и крупных растительных частиц. Активной терморегуляции нет. Муравьи регулируют температуру развития расплода, перемещая его внутри гнезда. Для улучшения накопления солнечного тепла могут менять угол наклона купола [Захаров, 2015a].

Герпетобионт-зоофаг. Использует развитые формы трофобиоза с насекомыми [Новгородова, Рябинин, 2015]. Кормовой участок охраняемый. Используются углубленные в почву постоянные дороги, на которых находится в период активности семьи значительная масса пассивных фуражиров (экспресс-дороги). Между дорогами располагаются нейтральные зоны [Стебаев, 1971; Резникова, 1979].

Может формировать комплексы с высокой плотностью гнезд (>25 на гектар) [Pirk et al., 2001]. Молодые семьи моногинны, взрослые – обычно полигинны [Beue et al., 1998; Захаров и др., 2013]. Для *F. pratensis* характерен временный социальный паразитизм, возможна адаптация самок

в расплодные гнезда. Обычны одинарные семьи (семьи-колонны), однако возможно достижение уровня семей-плеяд, формирование поликалических систем. При формировании семей-плеяд возможно образование надсемейных структур, схожих с таковыми у рыжих лесных муравьев. Является облигатным доминантом [Захаров, 2015a].

***Formica polyctena* Förster, 1850** – голоспинный (малый) лесной муравей. Европейско-сибирский лесной вид. На востоке доходит до Байкала [Длусский, 1967]. Гнезда-капсулы с наземным куполом, гнездовым валом. Материал купола – главным образом, растительного происхождения (хвоя, мелкие веточки), но используются и почвенные частицы. Внутри купола обычно располагается внутренний конус из крупных (до 10 см) веточек [Захаров, Длусский, 2013].

Герпетобионт-зоофаг. Наиболее агрессивный и эффективный в лесозащите вид среди рыжих лесных муравьев. Инфраструктура кормового участка – дорожная. Используются постоянные наземные дороги, вспомогательные гнезда (павильоны). Муравейники легко выделяют отводки. Для *F. polyctena* характерны крупные гнезда, поликалические системы, вторичные федерации. Облигатный доминант.

***Formica (Coptoformica) exsecta* Nylander, 1846** – обыкновенный тонкоголовый муравей. Транспалеарктический бореальный вид. Северная граница ареала в России находится в районе Кольского полуострова, низовьев Оби. Южная – совпадает с южной границей лесостепной зоны. Предпочтительны открытые станции – опушки, вырубки, поляны, разреженные леса [Длусский, 1967]. Семьи живут в гнездах-капсулах, имеющих внутренний слой, который состоит, главным образом, из почвы, и внешний – из растительных материалов: фрагментов травянистых растений, хвои. Новые семьи основываются путем временного социального паразитизма или социотомии [Горюнов, 2007]. Существуют варианты

поселений с небольшими моногинными и мощными полигинными семьями [Pamilo, Rosengren, 1984].

Таб. 2. Основные характеристики поселений *Formica* по модальным формам [По: Захаров и др., 2013; Захаров, 2015а, с изменениями]

Вид	Субстрат гнездования	Тип гнезда	Материал гнезда	Число самок	Способ основания семьи	Уровень внутрисемейных структур	Уровень надсемейных структур
<i>F. cunicularia</i>	Почва	Секционное, капсула	Почва	МГ-ОГ	С	МК-ПСМ	?
<i>F. cinerea</i>	Почва	Секционное	Почва	МГ-ПГ	С	МК-ПЛК ₂	Ф1
<i>F. fusca</i>	Почва, древесина	Секционное	Почва, древесина	МГ-ОГ	С	МК-ПСМ	?
<i>F. exsecta</i>	Почва	Капсула	Частицы травы, почва	МГ-ОГ	ВСП, О	МК-ПЛК ₂	Ф1
<i>F. pratensis</i>	Почва	Капсула	Почва, древесные частицы	МГ-ПГ	ВСП, А	ПЛК ₂	?
<i>F. polyctena</i>	Почва	Капсула	Хвоя, почва, древесные частицы	ПГ	ВСП, О	ПСМ	Ф2

Число самок: МГ – моногиния, ОГ – олигогиния, ПГ – полигиния. **Способ основания семьи:** С – самостоятельный, ВСП – временный социальный паразитизм, О – отводками, А – адаптация одного из расплодных гнезд молодой оплодотворенной самкой. **Уровень внутрисемейных структур:** МК – монокалия, ПСМ – полисекционный муравейник, ПЛК₂ – поликалия с расплодными гнездами. Уровень надсемейных структур – Ф1 – первичная федерация, Ф2 – вторичная федерация.

Герпетобионт-зоофаг. Активно охотится на различных беспозвоночных, в том числе, с применением различных форм группового овладения и транспортировки добычи. Кормовой участок охраняемый. Тип инфраструктуры – орбитальный. Постоянные дороги отсутствуют, временные – рассеянные [Горюнов, 2010]. Семьи используют вспомогательные гнезда: для структуризации кормового участка,

обеспечения эстафетной передачи пищи [Pisarski, 1972], обеспечения укрытий для фуражиров, работающих на периферии кормового участка [Горюнов, 2015]. Является облигатным доминантом [Захаров, 2015a].

***Polyergus rufescens* (Latreille, 1798)** – муравей-амазонка. Европейско-сибирский вид. Облигатный социальный паразит (муравей-рабовладелец). В качестве «рабов» семьи *P. rufescens* используют рабочих *Serviformica* (*F. fusca*, *F. cunicularia*, *F. rufibarbis*). Для поддержания их численности в семье постоянно совершаются рейды на ближайшие муравейники. В ходе набегов *P. rufescens* захватывают расплод и молодых рабочих *Serviformica* [Мариковский, 1979]. Гнезда, в основном, секционные.

***Lasius fuliginosus* (Latreille, 1798)** – пахучий муравей-древоточец. Транспалеарктический вид, распространенный в большей части Европы, на Кавказе, на Юге Сибири. Дендробионт. Гнезда в комлевой части крупных деревьев с центральной гнилью. Основание семей путем временного социального паразитизма на *L. flavus*, *L. mixtus*, путем отделения расплодного гнезда с адаптацией в нем оплодотворенной самки. Активный энтомофаг. Кормовой участок охраняемый. Использует постоянные дороги и тоннели. Реализуется система массовой мобилизации. Облигатный доминант в МАМ.

***Lasius niger* (Linnaeus, 1758)** – черный садовый муравей. Голарктический вид. Распространен по всей Европе и в Азиатской части России до Тихого океана. Заселяет различные станции: леса разного возраста, сады, луга, пастбища, антропогенно трансформированные, урбанизированные территории. Гнезда-капсулы на разных субстратах: почве, древесине, куртинах.

Герпетобионт-зоофаг. Кормовой участок частично охраняемый. Для оптимизации фуражировки использует тоннели, постоянные дороги. Реализуется система массовой мобилизации. Инфраструктура кормового участка тоннельно-дорожная.

Основная форма поселений – поликалическая система с расплодными гнездами (моногинные семьи). В определенных условиях (в том числе, при отсутствии конкурентов) формирует полигинные системы, в том числе, федерации. Является факультативным доминантом: в *МАМ* может занимать различные иерархические позиции.

***Lasius umbratus* (Nylander, 1846)** – желтый пахучий муравей. Транспалеарктический вид. Распространен в Европейской части России. Поселяется в разреженных насаждениях, опушках, полянах и т. д. Гнезда-капсулы, строящиеся в почве, древесине. Геобионт со смешанным питанием. Кормовой участок представляет собой разветвленную систему тоннелей, ведущих к колониям корневых тлей.

***Lasius flavus* (Fabricius, 1782)** – желтый земляной муравей. Транспалеарктический вид, обычен в большей части Европы и в Сибири. Поселяется на опушках, полянах, лугах, в редколесьях. Почвенные гнезда-капсулы. Геобионт. Питание сходно с *L. umbratus*. Как и предыдущий вид, обычно непосредственно не участвует в *МАМ*.

***Myrmica rubra* (Linnaeus, 1758)** – рыжая мирмика. Транспалеарктический вид. Обычен в смешанных и широколиственных лесах, на лугах, сельскохозяйственных землях и т. д. Почвенные гнезда, соединенные тоннелями. Зоофаг с развитыми формами трофобиоза с тлями. Кормовой участок охраняется частично при формировании поликалической системы. По-видимому, является факультативным доминантом в *МАМ*.

***Myrmica lobicornis* Nylander, 1846** – северная мирмика. Бореальный вид. Гнезда в почве, древесине. Экология изучена слабо. Энтомофаг-трофобионт. Кормовой участок не охраняется.

***Tetramorium caespitum* (Linnaeus, 1758)** – дерновый муравей. Транспалеарктический вид, населяющий Южную и Среднюю Европу и южную Сибирь до Байкала. Предпочитает открытые, хорошо прогреваемые места. Гнезда обычно почвенные, иногда – в древесине. Семьи моно- и

полигинные, иногда достигающие уровня пляд. Способ основания семьи – самостоятельный, реализуется плеометроз. Факультативный доминант в МАМ.

Таб. 3. Размеры особей модельных видов [По: Collingwood, 1979].

Вид	Размер рабочих, мм	Размер самок, мм	Размер самцов, мм
<i>Formica cunicularia</i> Latreille, 1798	4,0-7,0	7,5-9,0	8,0-9,0
<i>F. cinerea</i> Mayr, 1853	4,0-6,5	8,0-9,0	7,0-8,0
<i>F. fusca</i> Linnaeus, 1758	4,5-7,0	7,0-9,5	8,0-9,5
<i>F. exsecta</i> Nylander, 1846	4,5-7,5	7,5-9,5	6,2-9,0
<i>F. pratensis</i> Retzius, 1783	4,5-9,5	9,5-11,3	9,5-11,5
<i>F. polyctena</i> Foerster, 1850	4,0-8,5	9,0-10,5	9,0-10,5
<i>Polyergus rufescens</i> (Latreille, 1798)	5,0-7,0	8,0-9,5	6,0-7,0
<i>Lasius fuliginosus</i> (Latreille, 1798)	4,0-6,0	6,0-6,5	4,5-5,0
<i>L. niger</i> (Linnaeus, 1758)	3,5-5,0	8,0-9,0	3,5-5,0
<i>L. alienus</i> (Foerster, 1850)	3,0-4,2	8,0-9,0	3,0-3,8
<i>L. flavus</i> (Fabricius, 1782)	2,2-4,8	7,2-9,5	3,5-5,0
<i>L. umbratus</i> (Nylander, 1846)	3,8-5,5	6,8-8,0	4,0-4,8
<i>Myrmica rubra</i> (Linnaeus, 1758)	3,5-5,0	5,5-7,0	4,5-5,5
<i>M. lobicornis</i> Nylander, 1846	4,0-5,0	5,0-5,5	5,0-5,5
<i>Tetramorium caespitum</i> (Linnaeus, 1758)	2,5-4,0	6,0-8,0	5,5-7,0

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

ГЛАВА 3. МОДЕЛЬНЫЕ СООБЩЕСТВА МУРАВЬЕВ.

3.1. ПОЛИГОНЫ

Полигон 1. Это основная опытная территория. Поселение муравьев располагалось в полевозащитной лесополосе и широколиственном лесу, которые были разделены полем. Лесополоса – березово-осиновое насаждение возрастом 60-70 лет. Напочвенный растительный покров был представлен в основном злаками. Широколиственный лес представлял собой дубраву с примесью березы и осины.

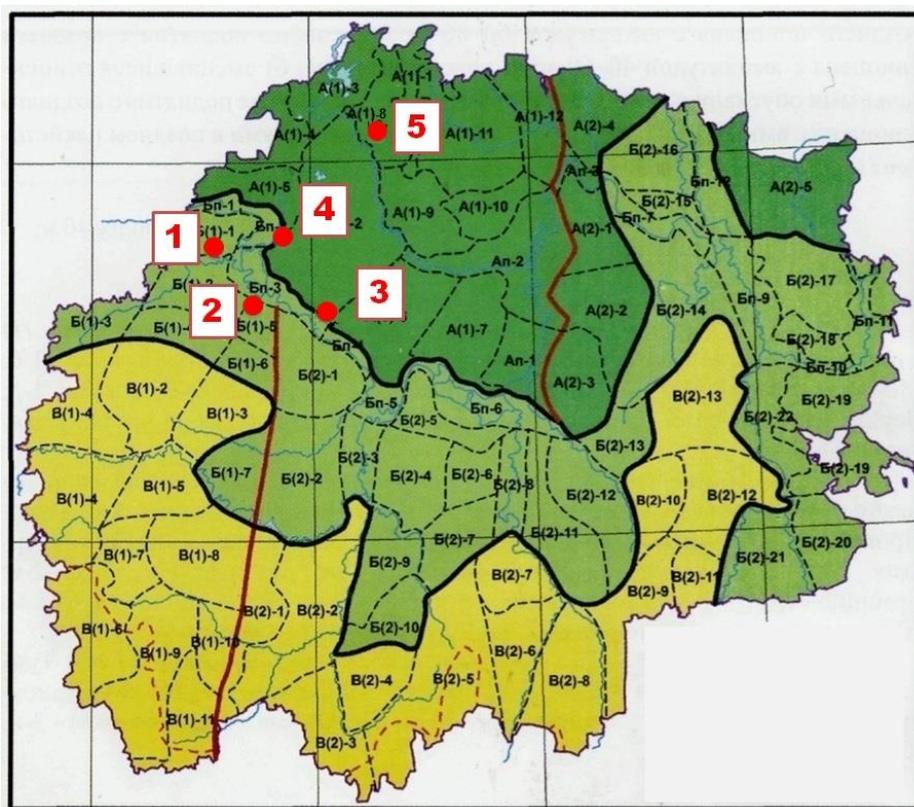


Рис. 7. Расположение полигонов в Рязанской области.

Условные обозначения те же, что на рис. 6. 1-5 – номера полигонов.

Полигон 2. Городской парк, основная древесная порода которого – береза бородавчатая. На южной стороне и частично в центральной части

парка располагался комплекс гнезд-капсул *F. cunicularia* без облигатных доминантов.

Полигон 3. Луг, находящийся на надпойменной террасе. Злаково-клубничное разнотравье.

Полигон 4. Сосняк злаковый, мертвопокровный. Частично – антропогенно трансформированная территория.

Полигон 5. Сосновый перелесок, мертвопокровный. Березовая лесополоса. Луг. Злаковое разнотравье.

На большей части территории полигонов доминировали семьи *Serviformica*. В сообществах, включающих комплексы *Fcun1* и *Fcun3*, присутствовали отдельные семьи облигатных доминантов (*F. pratensis* и *L. fuliginosus*), которые разделяли поселения *F. cunicularia*, прямо и косвенно воздействовали на их семьи. Недалеко от комплексов *Fcun1* и *Fcin1* располагались крупные поселения облигатных доминантов из подрода *Formica* s. str. – *F. polyctena* (1 км от Полигона 1) и *F. pratensis* (Полигон 5). На территории комплексов гнезд этих облигатных доминантов присутствовали одиночные секционные гнезда *Serviformica*. На всех полигонах присутствовали семьи *L. niger*.

3.2. КОМПЛЕКСЫ МУРАВЕЙНИКОВ

Полигон 1. Комплекс *Fcun1*. Система гнезд-капсул *F. cunicularia*, трансформированная при изменении структуры растительности и под давлением поселившихся в лесополосе семей *F. pratensis*. Эти процессы были описаны нами ранее [Бургов, 2013, 2015]. На территории комплекса располагались также отдельные секционные гнезда *F. fusca*.

Полигон 2. Комплекс *Fcun2*. Поселение *F. cunicularia*, находившееся в условиях постоянного антропогенного воздействия в виде вытаптывания и покоса травы. Это воздействие, по-видимому, мешало росту комплекса. Семьи муравьев-облигатных доминантов на территории комплекса не были обнаружены.

Таб. 4. Видовой состав многовидовых сообществ муравьев на модельных полигонах.

Вид	№ полигона	1	2	3	4	5
<i>Formica cunicularia</i> Latreille, 1798		+	+	+	-	-
<i>F. cinerea</i> Mayr, 1853		-	-	-	+	+
<i>F. pratensis</i> Retzius, 1783		+	-	+	-	+
<i>F. sanguinea</i> Latreille, 1798		-	-	-	+	-
<i>F. fusca</i> Linnaeus, 1758		+	-	-	-	-
<i>Polyergus rufescens</i> (Latreille, 1798)		+	-	-	-	-
<i>Lasius niger</i> (Linnaeus, 1758)		+	+	+	+	+
<i>L. fuliginosus</i> (Latreille, 1798)		+	-	-	-	-
<i>L. alienus</i> (Foerster, 1850)		-	-	-	+	-
<i>L. flavus</i> (Fabricius, 1782)		+	+	+	-	-
<i>L. umbratus</i> (Nylander, 1846)		+	-	-	-	-
<i>Myrmica rubra</i> (Linnaeus, 1758)		+	-	+	-	+
<i>M. lobicornis</i> Nylander, 1846		+	-	-	-	-
<i>Tetramorium caespitum</i> (Linnaeus, 1758)		+	+	+	-	-

Полигон 3. Комплекс *Fcun3*: Комплекс из нескольких гнезд-капсул *F. cunicularia*. На территории комплекса присутствовала одна семья *F. pratensis*. Данная система существовала стабильно на протяжении 4-х лет без значительных внутренних конфликтов.

Полигон 4. Комплекс *Fcin0*: Группа семей *F. cinerea*. Основная часть комплекса представлена небольшими полисекционными гнездами. Также в пределах поселения существовали две крупные гнездовые агрегации. **Комплекс *Fcin2*:** Крупный комплекс полисекционных гнезд *F. cinerea*, с отдельными семьями *F. sanguinea*.

Полигон 5. Комплекс *Fcin1*: Федерация *F. cinerea*. **Комплекс *Fprat1*:** Комплекс гнезд *F. pratensis*, на территории которого были одиночные секционные гнезда *F. cinerea*.

Таб. 5. Модельные полигоны и комплексы муравейников [по: Бургов, 2016, с изменениями].

Полигон	Комплекс	Модельный вид	Адм. район, ближайший населенный пункт	Растительное сообщество	Форма рельефа	Почва
1	<i>Fcun1</i>	<i>F. cunicularia</i>	Рыбновский, д. Сидоровка	Березово-осиновая лесополоса	Склон на междуречье	Суглинок
2	<i>Fcun2</i>	<i>F. cunicularia</i>	Рязанский, г. Рязань	Березовая роща	Склон	Суглинок
3	<i>Fcun3</i>	<i>F. cunicularia</i>	Рязанский, с. Алеканово	Луг, злаково-клубничное разнотравье	Надпойменная терраса	Супесь
4	<i>Fcin0</i>	<i>F. cinerea</i>	с. Агропустынь	Антропогенно измененный луг, злаковое разнотравье	Надпойменная терраса	Песок
4	<i>Fcin2</i>	<i>F. cinerea</i>	с. Агропустынь	Сосняк мертвопокровн.	Надпойменная терраса	Песок
5	<i>Fcin1</i>	<i>F. cinerea</i>	Клепиковский, д. Гришино. Национальный парк «Мещерский»	Сосняк мертвопокровный, березовая лесополоса	Надпойменная терраса	Песок
5	<i>Fprat1</i>	<i>F. pratensis</i>	Клепиковский, д. Гришино. Национальный парк «Мещерский»	Березовая лесополоса	Надпойменная терраса	Песок

3.3. ПРОСТРАНСТВЕННО-ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ СТРУКТУРА ОСНОВНОГО МОДЕЛЬНОГО СООБЩЕСТВА. ЕЁ ИЗМЕНЕНИЕ ВО ВРЕМЕНИ.

Основной модельный комплекс *Fcun1* располагался в Рыбновском районе Рязанской области на междуречье Оки и Вожи в полезащитной лесополосе. Насаждение было ориентировано с запада на восток. Его протяженность составляла 450 метров, ширина варьировала от 5 до 20 м. Мы условно разделяем лесополосу на 10 участков по 45 метров (Рис. 8). На основе анализа структуры растительности лесополосы было выделено три

типа растительных ассоциаций: березняк с примесью осины и единичными дубами и липами (8Б2ОсДЛ) – участки 1-4, осинник с примесью березы и одиночно растущими липами (7Ос3БЛ) – участки 5-7, и осинник с одиночными липами, березами и дубами (10ОсБДЛ) – участки 8-10. Подрост и подлесок включал молодые осины и рябины. Напочвенный покров был образован преимущественно злаками [Бургов, 2011а].

В 2003 году А.В. Мерщев впервые описал комплекс муравейников *F. cunicularia* **Fcun1**. Гнезда муравьев располагались преимущественно на южной стороне лесополосы. В комплексе было обнаружено 22 жилых гнезда-капсулы *F. cunicularia*, включая гнездо с тремя куполами на одном валу. Действующих гнезд облигатных доминантов на территории комплекса в 2003 г. не было. В 600 метрах к западу от исследуемой лесополосы в смешанном лесу находились комплексы *F. polyctena*, *F. rufa* и *F. pratensis*, по краю которых наряду с другими подчиненными видами обитали семьи *F. cunicularia* [Бургов, 2011а].

Ключевым событием, сделавшим данный комплекс основным модельным, стало обнаружение в нем семей облигатных доминантов. Как было сказано выше, в 2009 году в лесополосе были зарегистрированы семьи *F. pratensis* и *L. fuliginosus* (Таб. 4).

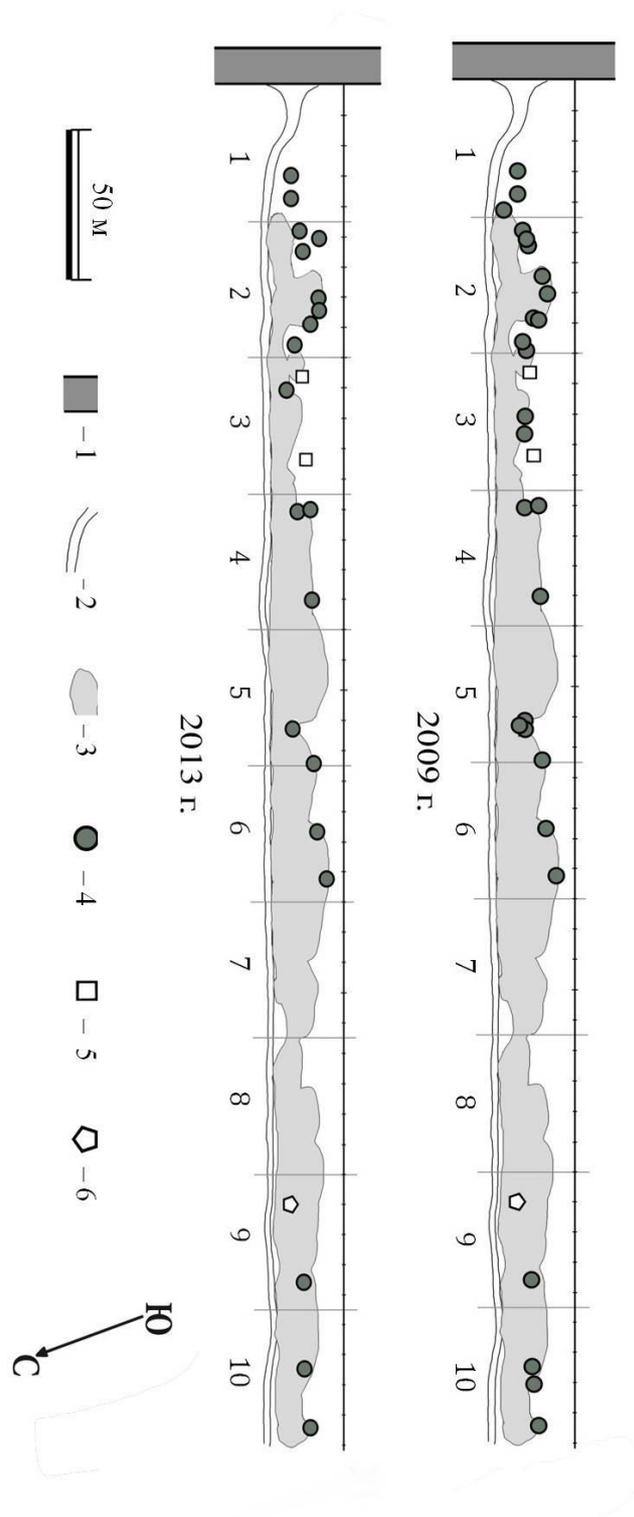


Рис. 8. Картограмма основного модельного комплекса муравейников *Fcun1* «Куники» (2009, 2013 гг.) [по: Бургов, 2015, с изменениями].

Условные обозначения:

1 – Асфальтированная дорога, 2– грунтовая дорога, 3 – проекции крон деревьев, 4 – гнездо-капсула *F. cunicularia*, 5 – *F. pratensis*, 6 – *L. fuliginosus*.

Большая часть гнезд муравьев располагалась на южной стороне лесополосы (Рис. 8). Исключение составляли поселения *L. fuliginosus*, находившееся с северной стороны, и единичные гнезда *L. niger* и *L. umbratus* [Бургов, 2015].

В 2003 г. гнезда-капсулы *F. cunicularia* были распределены внутри лесополосы относительно равномерно. На участке 3 их было больше всего, что, по-видимому, связано с тем, что этот участок наименее затенен. Гнезда-капсулы *F. cunicularia* отсутствовали на участке 8, где весной проходили потоки талых вод. К 2009 г. зона, свободная от них расширилась и на участок 7, по-видимому, за счет увеличения сомкнутости крон и, как следствие, затенения участков гнездования [Бургов, 2015].

На **участках 1-4**, где подрост очень немного и затенение от крон берез незначительное, скопление гнезд *F. cunicularia* было более плотным, чем в других частях комплекса. Небольшие семьи *L. niger* жили здесь в секционных гнездах. Осиновый подрост на южной стороне **участков 5-6** был массовым. В отдельных местах сомкнутость подроста достигала 100%. Там располагались единичные крупные гнезда *L. niger*. Семьи гнезд-капсул *F. cunicularia* выбирали промежутки между областями с высокой сомкнутостью подроста. В этом поселении было особое гнездо с тремя куполами на одном валу. С 2009 по 2018 гг. на участке 7 существовало крупное поселение *L. niger* с небольшими гнездами *L. umbratus* и секционными – *F. fusca* [Бургов, 2015].

Участок 9 отличается наибольшей шириной лесополосы, и, как следствие, наибольшей затененностью северной части. По-видимому, именно поэтому он оказался пригодным для поселения *L. fuliginosus*. Сомкнутость и частота осинового подроста уменьшается от начала **9 участка** до конца **10**. Гнезда-капсулы *F. cunicularia* этой области отличались большей высотой (до 50 см, а в других частях комплекса высота

куполов этого вида не превышала 30 см). Они соседствовали с крупными семьями *L. umbratus* и небольшими – *L. niger* [Бургов, 2015].

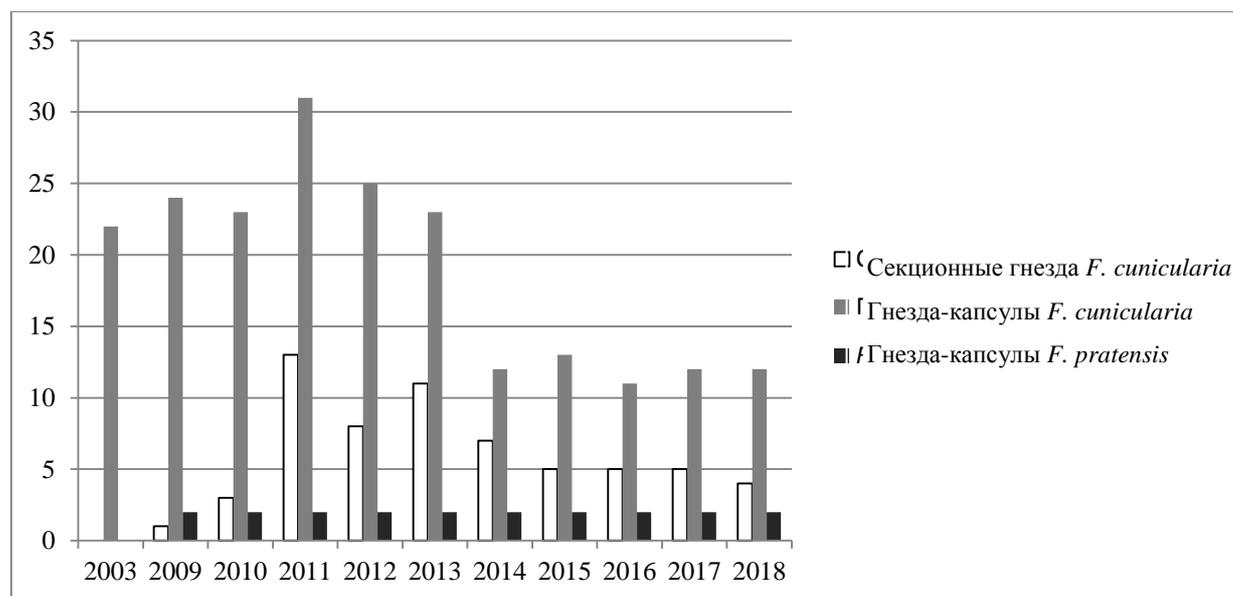


Рис. 9. Изменение числа гнезд основных модельных видов в комплексе *FcunI*.

Ось абсцисс – годы, ось ординат – число гнезд (единиц).

По всей территории модельного полигона относительно равномерно распределены гнезда видов *M. lobicornis* и *T. caespitum*. Общую структуру поселения этих видов в лесополосе мы не исследовали. Описывали положение отдельных гнезд на модельных площадках.

Далее будет рассмотрено развитие основного модельного сообщества (см. также приложение: комплекс *FcunI*) и *многовидовых ассоциаций муравейников*, расположенных на его территории. На гистограммах (Рис. 9, Рис. 10) показано изменение числа гнезд и мощности поселения видов *Formica*.

В 2011 г. был отмечен пик мощности поселения и числа гнезд *F. cunicularia*. В дальнейшем, до 2018 г. поселение этого вида деградировало. Частично это объясняется изменением структуры растительности в совокупности с антропогенным воздействием, частично – воздействием облигатного доминанта *F. pratensis*. Воздействие этих факторов

происходило на разных фрагментах территории комплекса, в разных *МММ* [Бургов, 2015].

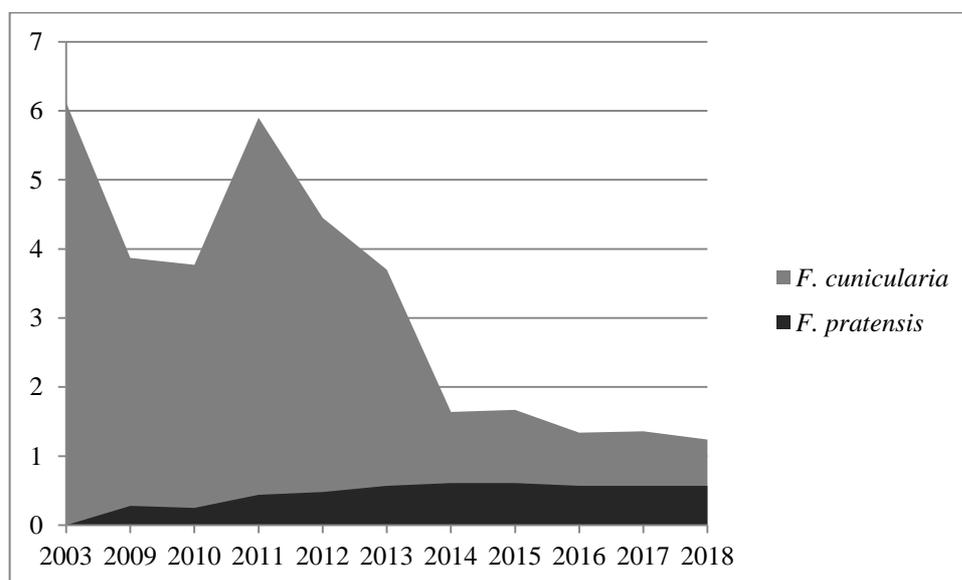


Рис. 10. Изменение мощности поселения основных модельных видов в комплексе

Fcun1.

Ось абсцисс – годы, ось ординат – мощность поселения, оцениваемая по сумме площадей оснований куполов гнезд-капсул (м²).

3.3.1. Специфика развития фрагментов основного модельного сообщества

Поселение *F. cunicularia* на **1-4 участках** (группа гнезд «Восток») лесополосы изменялось значительно больше остальных. Семьи на участке 1 постоянно подвергались интенсивному антропогенному воздействию, механическому повреждению. Там находится спуск к южному полю. Через это место ежегодно проходила сельскохозяйственная техника. Купола гнезд повреждались или затаптывались. Семьи переселялись. Хотя число гнезд-капсул на этом участке варьировало, оно оставалось значительным. На участке 3 в 2009 году в двух гнездах-капсулах, ранее принадлежавших *F. cunicularia*, жили семьи *F. pratensis*. Появление семей этого вида и развертывание его дорожных систем на участке 3 повлияло на поселение

факультативного доминанта наиболее разрушительно. Вместо 5 крупных гнезд-капсул *F. cunicularia*, имевшихся там в 2003 г., в 2013 г. сохранились лишь одно небольшое гнездо-капсула и несколько разрозненных секционных гнезд, а большая часть территории оказалась занятой двумя семьями *F. pratensis* [Бургов, 2015].

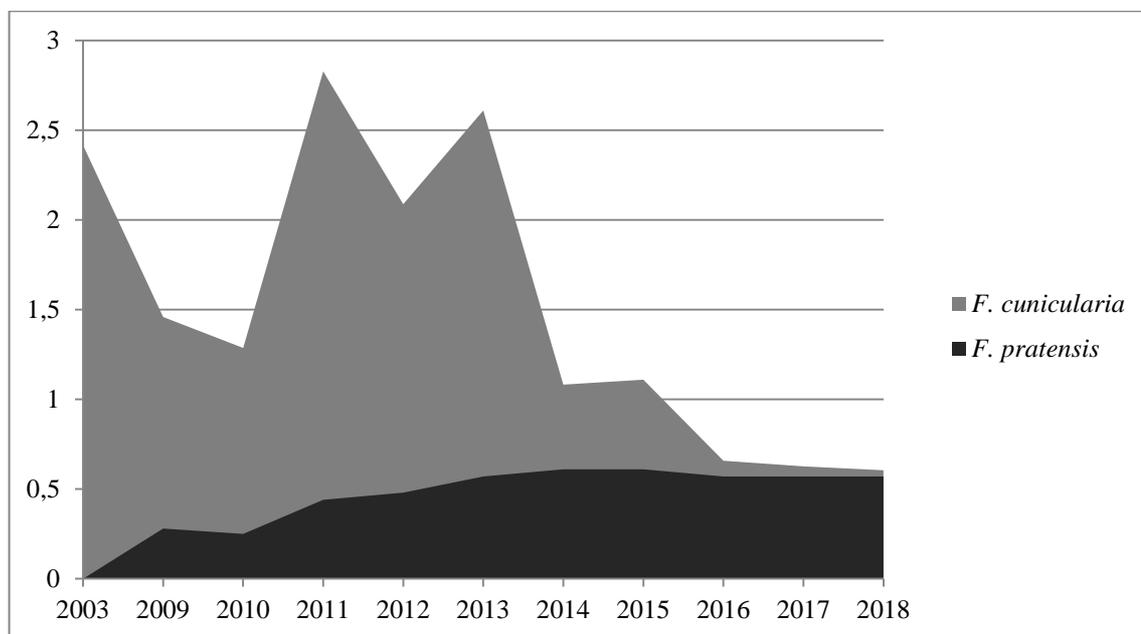


Рис. 11. Изменение мощности поселения *F. cunicularia* и *F. pratensis* в группе гнезд «Восток» комплекса *Fcun1*.

Ось абсцисс – годы, ось ординат – мощность поселения, оцениваемая по сумме площадей оснований куполов гнезд-капсул (м²).

Расстояние от гнезд *F. pratensis* в лесополосе до поселения этого вида в ближайшем мелколиственном лесу составляло более 1 км. Часть этой дистанции – около 300 метров – приходится на поле, которое регулярно перепахивается. Кроме того, ближе к лесу находится западная часть лесополосы, а гнезда *F. pratensis* появились в восточной. Поэтому предположительно наиболее вероятный способ образования этих семей – временный социальный паразитизм. С 2009 по 2018 гг. муравейники не имели связей [Бургов, 2015]. Семьи *F. pratensis* периодически нападали на семьи *F. cunicularia*. Результатом нападений было сокращение численности

особей вплоть до полного истребления. Детально этот процесс описан в разделе 5.3 главы 5.

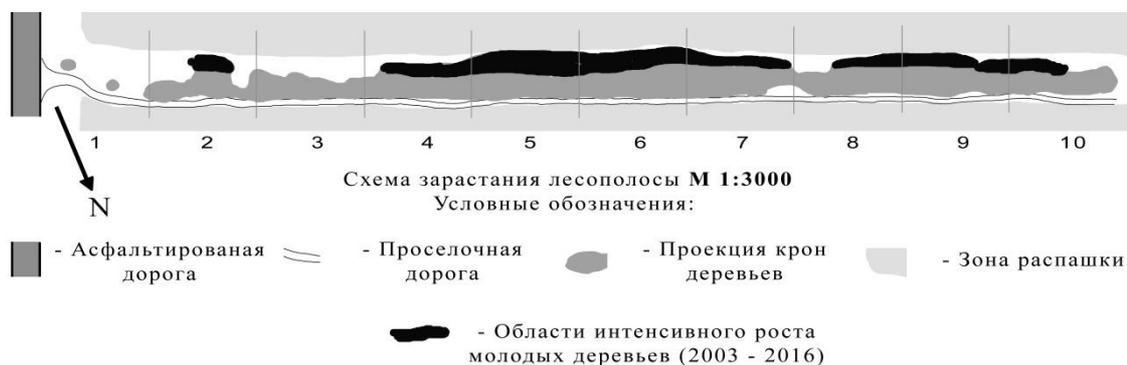


Рис. 12. Схема появления подроста в комплексе *Fcun1*.

Группа гнезд *F. cunicularia* на участках 4-6 с 2009 по 2018 гг. теряла мощность (Рис.13). Возможные синэкологические причины этого процесса будут рассмотрены ниже. Но в это время происходило постепенное затенение самых крупных гнезд, что не могло не сказаться на их благополучии (Рис.12).

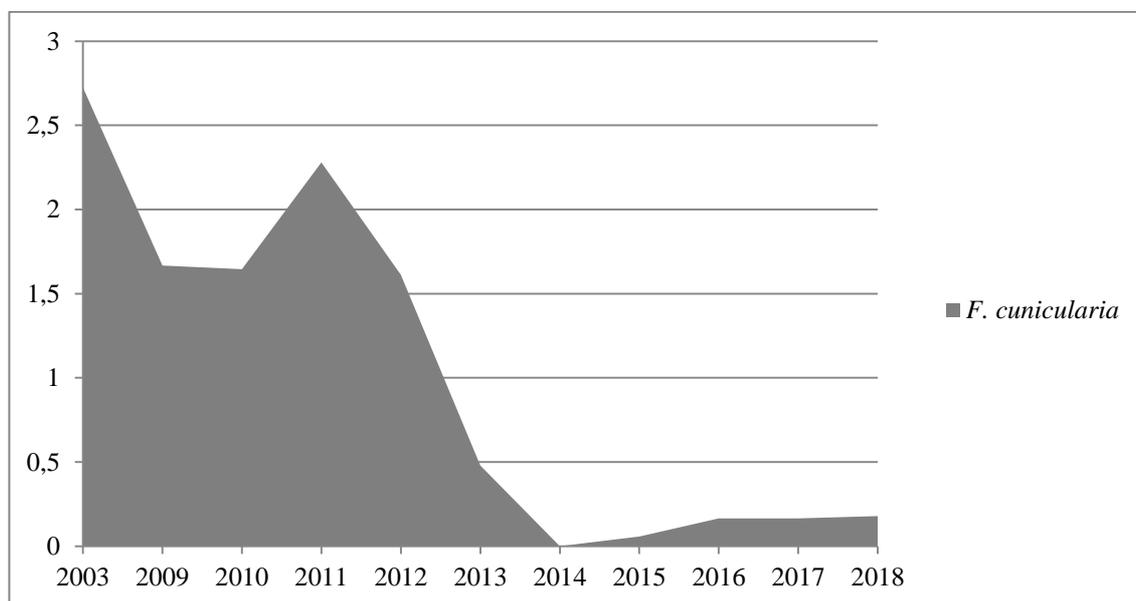


Рис. 13. Изменение мощности поселения *F. cunicularia* в группе гнезд «Центр» комплекса *Fcun1*.

Ось абсцисс – годы, ось ординат – мощность поселения, оцениваемая по сумме площадей оснований куполов гнезд-капсул (м²).

Наименьшие изменения произошли с группой гнезд на **участках 9-10**. Границы кормового участка *L. fuliginosus* были далеко от гнезд *F. cunicularia*. Столкновений рабочих этих видов до 2017 г. зарегистрировано не было. Взаимодействие с *L. niger* не приносило разрушений, влекущих за собой переселение или гибель семей. Все гнезда-капсулы *F. cunicularia*, зарегистрированные здесь в 2003 г., уцелели до 2013 г. [Бургов, 2015].

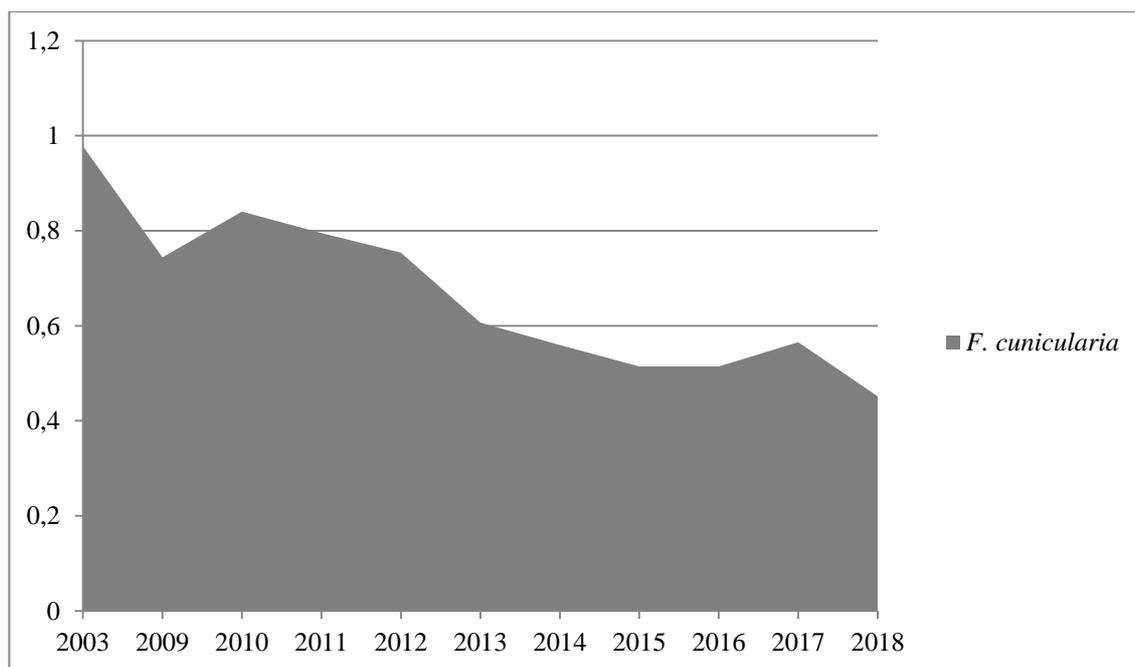


Рис. 14. Изменение мощности поселения *F. cunicularia* в группе гнезд «Запад» комплекса *Fcun1*.

Ось абсцисс – годы, ось ординат – мощность поселения, оцениваемая по сумме площадей оснований куполов гнезд-капсул (м²).

Поселение *L. fuliginosus* развивалось значительно медленней такового *F. pratensis* в аспекте освоения наземного пространства. В 2009 г. семья *L. fuliginosus* жила в одном дереве. К 2013 г. она заселила еще одну осину, образовав систему из двух гнезд, соединенных дорогой. Но кормовой участок расширился недостаточно для взаимодействия с семьями *F. cunicularia* [Бургов, 2015]. Единственный случай взаимодействия семей данных видов был зарегистрирован в 2017 году (см. главу 5, п. 5.3.8).

3.3.2. Трансформация поселений при изменении растительности

Оба модельных вида (*F. cinerea* и *F. cunicularia*) в той или иной степени предпочитают открытые, хорошо освещенные места для гнездования [Гринфельд, 1939; Захаров, Длусский, 2013]. Изменение структуры растительности может воздействовать на поселения. Зарастание и, как следствие, уменьшение освещенности отрицательно сказывается на комплексах гнезд, а разрежение крон способствует развитию поселений.

Так, один из фрагментов комплекса *Fcin0* получил стимул для развития после того, как было срублено несколько деревьев около гнездовой агрегации *F. cinerea*. На территории поселения остались кормовые деревья, а область гнездования оказалась хорошо освещенной. Впоследствии там сформировалась первичная федерация из нескольких полисекционных муравейников.

Влияние изменения структуры растительности на поселение *F. cunicularia* было отмечено в основном модельном комплексе (*Fcun1*). Как было отмечено ранее, гнезда в нем, в основном, располагались по южной стороне на кромке поля. В течение десятка лет на отдельных участках лесополосы происходил быстрый рост осинового подроста (Рис.12). В результате гнезда *F. cunicularia* оказывались на затененных участках. Они медленней других высыхали весной, их семьи позже выходили на территорию.

Закономерным результатом такого воздействия становилось переселение семьи на более освещенный участок. При удачном стечении обстоятельств переселяющаяся семья возводила новое гнездо вне зоны распашки. Семьи большой мощности иногда занимали гнезда других видов (*L. niger*), изгоняя из них аборигенов и перестраивая муравейник под свои нужды. Но довольно часто привлекательным местом для постройки нового гнезда становилась перепаханая почва на поле. С одной стороны, гнездо на ней возводилось довольно быстро и было хорошо освещено. С другой,

семьи, поселившиеся на поле, впоследствии подвергались интенсивному антропогенному воздействию.

3.3.3. Антропогенное воздействие на комплексы гнезд

Во всех исследованных комплексах часть семей подвергалась антропогенному воздействию: гнезда часто повреждали или разрушали. Во время покоса травы (комплекс *Fcun2*) происходило повреждение куполов гнезд. В результате такого воздействия, гнезда, расположенные в зоне покоса травы, имели более плоскую форму. После повреждения они обычно продолжали функционировать.

Распашка почвы в месте расположения гнезд (комплексы *Fcun1*) приводила к разрушению куполов и поверхностных систем камер. Иными словами, происходило разрушение всех структурных элементов гнезд, кроме углубленных частей вертикальных ходов. Во время боронения гнезда также получали повреждения, но меньшие. Во время уборки зерна, в основном, страдали купола гнезд.

Вспашки прилегающих к Полигону 1 (комплекс *Fcun1*) полей проводились в 2009–2018 гг. 1-2 раза в год. Помимо вспашек проводилось боронение. При этом, в зону обработки почвы попадало от 1 до 10 закартированных весной соответствующего года по краю лесополосы секционных гнезд и от 2 до 7 гнезд-капсул *F. cunicularia*, нанесенных на карту в начале сезона. По-видимому, разрушение гнезд вместе с затенением, которое заставляло семьи *F. cunicularia* переселяться, стало причиной деградации центральной части комплекса *Fcun1*.

ВЫВОДЫ ГЛАВЫ 3

1. Описано 5 модельных полигонов, на которых располагались 7 комплексов гнезд муравьев *Formica*. Представлены крупные поселения факультативных доминантов: *F. cunicularia* и *F. cinerea*, и облигатного доминанта: *F. pratensis*.

2. Комплексы гнезд факультативных доминантов *F. cunicularia* и *F. cinerea* устойчиво функционировали на протяжении ряда лет.

3. Большинство многовидовых сообществ муравьев, располагавшихся на модельных полигонах, включали монодоминантные многовидовые ассоциации муравейников.

4. В комплексе *Fcun1*, выбранном в качестве основного модельного, происходило сокращение численности гнезд и мощности поселения *F. cunicularia*. Эта трансформация происходила под действием аутоэкологических и синэкологических факторов.

5. Часть поселения *F. cunicularia* комплекса *Fcun1* деградировала в результате затенения и антропогенного воздействия. Другая часть – под воздействием облигатного доминанта *F. pratensis*.

ГЛАВА 4. СПЕЦИФИКА ПРОСТРАНСТВЕННО- ФУНКЦИОНАЛЬНЫХ СТРУКТУР *SERVIFORMICA*

Среди *Formica* муравьи *Serviformica* – единственный подрод, виды которого способны к самостоятельному основанию семей. Эта способность делает их базовыми видами в сообществах *Formica*. Представители подрода формируют поселения разной сложности: от обособленных семей до первичных федераций [Захаров, 1991]. Известно о возможности смены стереотипа гнездостроения у *F. cunicularia*: их семьи строят секционные гнезда и гнезда-капсулы [Захаров, 1977; Резникова, Богатырева, 1984]. Однако, данные о процессах трансформации семей и надсемейных структур *Serviformica* фрагментарны и недостаточны для формирования детального представления о биологии подрода.

Один из видов подрода – *F. uralensis* Ruzsky, 1895 резко отличается от других представителей *Serviformica*. Новые семьи этого вида основываются при помощи временного социального паразитизма [Захаров, Длусский, 2013]. Основная форма гнездостроения – гнездо-капсула из растительных материалов, подобное муравейникам *Formica* s. str. [Rosengren, 1969; Мерциев, 2009]. В МАМ семьи *F. uralensis* являются доминантами (вид является облигатным доминантом). Т.е., по функциональным характеристикам *F. uralensis* ближе к *Formica* s.str, чем к *Serviformica*. Потому, в настоящей главе говорится о *Serviformica*, исключая *F. uralensis*.

В настоящем разделе рассмотрены основные характеристики исследованных поселений *F. cinerea* и *F. cunicularia* в сравнении с известными структурами *Formica*. Параметры поселений изложены в следующей последовательности: устройство гнезд, семья и внутрисемейные структуры, система фуражировки, надсемейные структуры и одновидовые комплексы.

4.1. УСТРОЙСТВО ГНЕЗД МОДЕЛЬНЫХ ВИДОВ *SERVIFORMICA*

Основным жилищем для семей *F. cinerea* является *секционное гнездо* [Гримальский, Энтин, 1980; Захаров, 1991]. Оно состоит из стереотипных элементов – секций: групп камер, соединенных общим вертикальным стволом (Рис. 15: А). По нашим данным, в гнездах *F. cinerea* почти не используются растительные элементы. Иногда крупные камеры располагаются в корнях растений, по-видимому, для укрепления их сводов [Бургов, 2016]. То есть, наиболее крупные камеры полисекционных гнезд располагались под корнями растений.

В ходе развития модельных семей *F. cinerea* в гнездах постепенно увеличивалось число секций (Рис. 15: А-Г), которые соединялись горизонтальными тоннелями или (реже) наземными дорогами, иногда врезанными в почву [Бургов, 2016]. Крупные гнездовые агрегации *F. cinerea* на поверхности земли представляют собой скопления кратеров и дополнительных выходов из гнезд (Рис. 15). На поверхности агрегации поддерживается высокая динамическая плотность особей. Многие рабочие переходят из секции в секцию по поверхности гнезд, не используя горизонтальные тоннели.

Секционные гнезда *F. cunicularia* в исследованных полигонах имели не более 3-х секций (Рис. 17: А–В). Центральные стволы располагались на расстоянии 10–15 см друг от друга. В благоприятных условиях после строительства второй-третьей секции муравьи начинали возводить над ними купол гнезда с общей системой камер. Т.е., происходило формирование *гнезд-капсул* (Рис. 17: В, Г). У небольших гнезд-капсул ($d \leq 20\text{--}25$ см) расплодные камеры располагались по краям купола. У более крупных гнезд ($d > 25$ см) формировались общие системы расплодных камер, находившиеся под куполом или частично внутри него (Рис. 17: Г, Д) [Бургов, 2016].

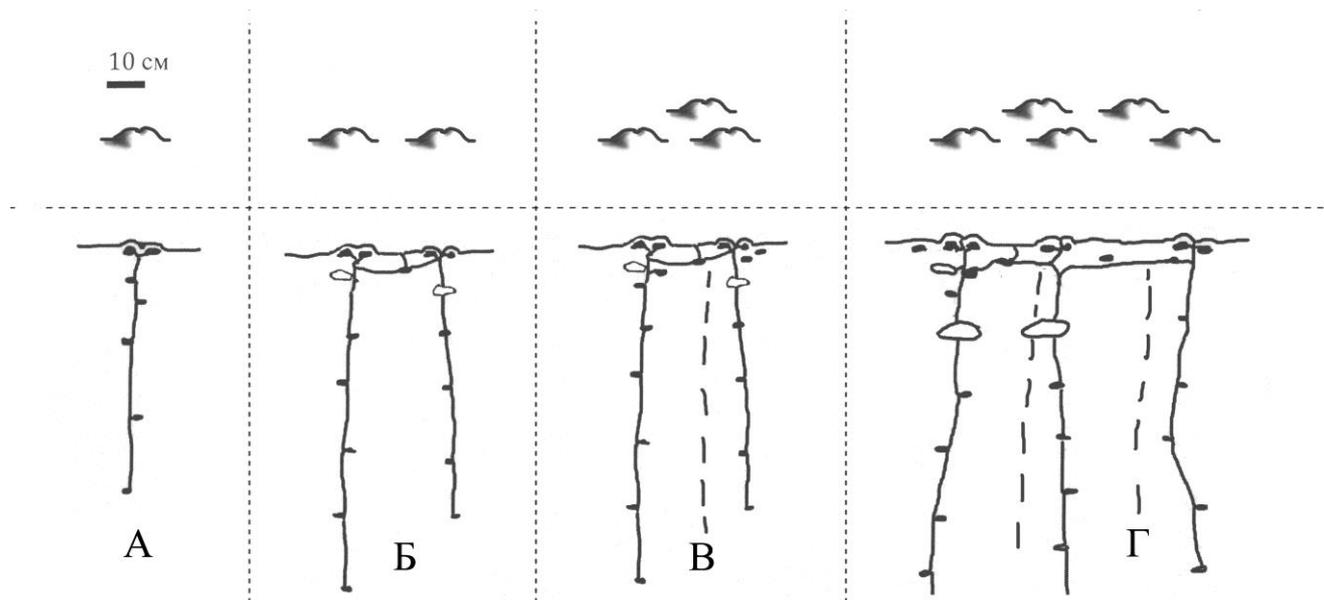


Рис. 15. Развитие секционного гнезда *F. cinerea* [по: Бургов, 2016].

Верхний ряд – внешний вид кратеров, нижний ряд – схемы вертикальных срезов гнезд.
Белым цветом на последних обозначены расплодные камеры.

Наиболее активно строительство гнезд у *F. cunicularia* происходило весной. В это время муравьи углубляли вертикальные стволы и формировали купола гнезд. Летом и осенью строительные работы обычно сводились к очистке и небольшому ремонту купола или поверхности секций в случае их механического повреждения. При серьезных повреждениях купола муравьи не восстанавливали исходную форму гнезда. Во время продолжительных дождей происходила небольшая усадка куполов (до 5 см). Можно судить о том, что строительная активность была ограничена влажностью почвы, оптимальной для проведения строительных работ весной и недостаточной летом. Некоторые семьи периодически покрывали поверхность купола собранными вблизи гнезда растительными материалами: отрезками травинок, обломками мелких веток, другими фрагментами растений [Бургов, 2011a; Бургов, 2011b; Бургов, 2016].

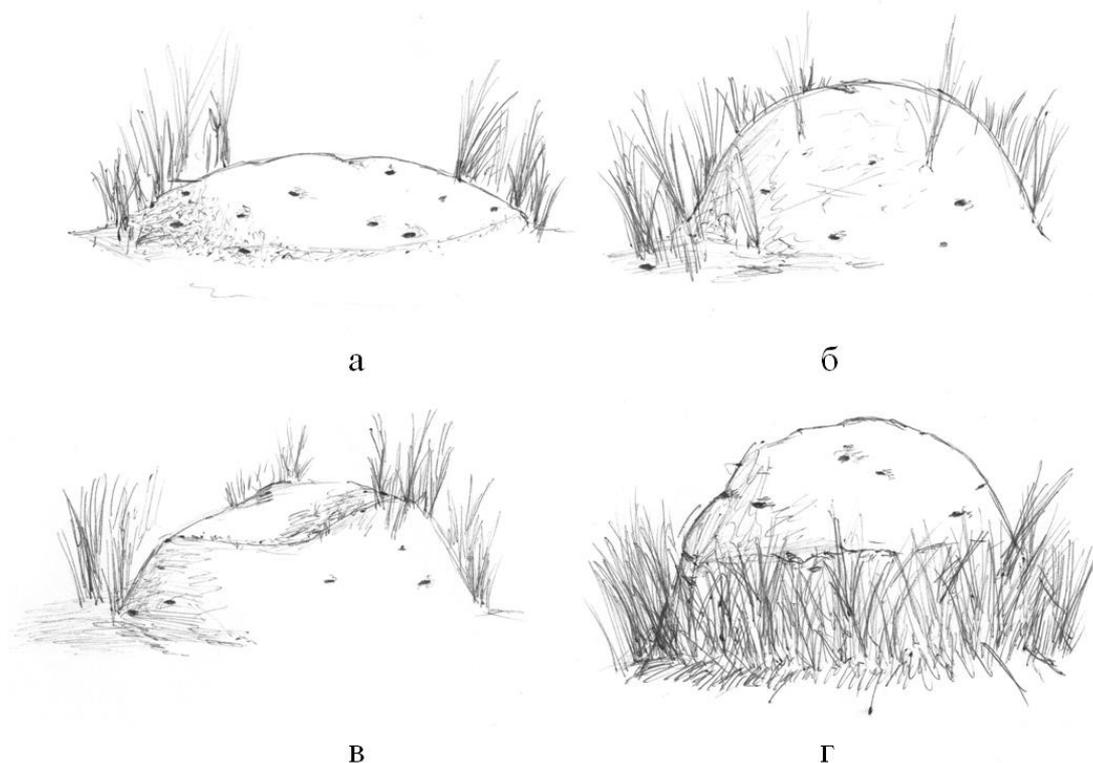


Рис. 16. Форма гнезд-капсул *F.cunicularia* [по: Бургов, 2011].

а - плоское, б - сферическое, в - неправильной формы, г - с гнездовым валом.

У небольших гнезд-капсул ($d \leq 20-25$ см) расплодные камеры располагались в почве по краям купола. У более крупных гнезд ($d > 25$ см) формировались общие системы больших камер для расплода, находящиеся под куполом или частично внутри него (Рис. 17: Д) [Бургов, 2016].

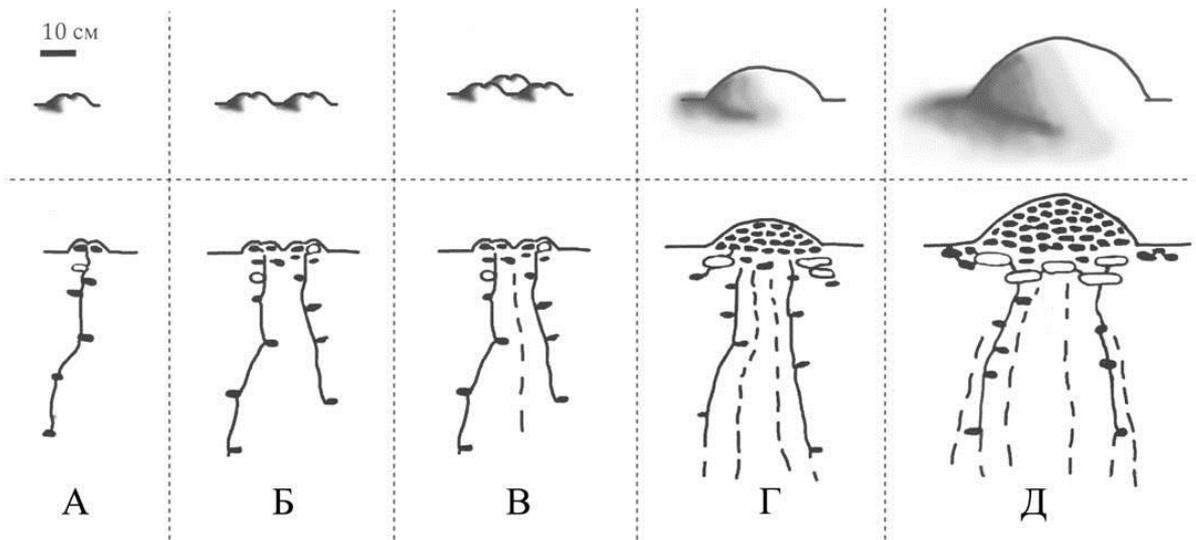


Рис. 17. Строительство гнезда-капсулы *F. cunicularia* на основе секционного гнезда [по: Бургов, 2016].

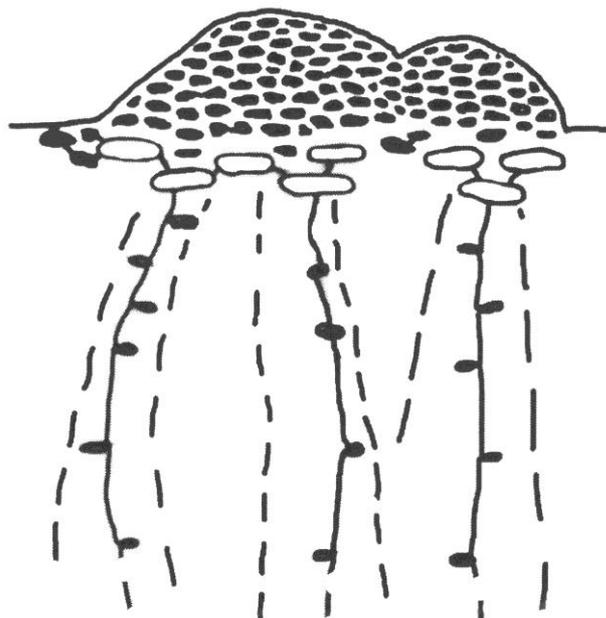


Рис. 18. Схема разреза наиболее крупного из описанных гнезд-капсул *F. cunicularia* [по: Бургов, 2016].

Крупные гнезда-капсулы ($d > 60$ см) часто становились асимметричными (Рис. 18). Отдельные части купола таких гнезд могли выделяться или даже обособляться со временем. *Большие расплодные камеры* располагаются группами под возвышениями на куполе.

Зарегистрирован один случай формирования муравейника с несколькими куполами на общем валу. Обмены, по-видимому, осуществлялись по горизонтальным подземным ходам. Процесс многолетнего распада данного муравейника, включавшего три купола на одном гнездовом валу, рассматривается в п. 4.2., 4.4 настоящей главы.

Концентрация камер в гнездах-капсулах *F. cunicularia* выше, чем в секционных гнездах *F. cinerea*. В первую очередь, это связано с компактным расположением камер в области купола. Но и стволы секций у *F. cunicularia* расположены ближе друг к другу, чем в гнездах *F. cinerea*. Разница в плотности камер в гнездах может быть связана как с поведенческими особенностями видов, так и с составом почвы. Как известно, *F. cunicularia* – теплолюбивый вид [Гринфельд, 1939]. Возможно, уплотнение гнездовых структур у *F. cunicularia* связано с необходимостью накопления тепла. С другой стороны, семьи *F. cinerea* часто селятся на песчаной почве, которая не позволяет строить гнездовые камеры слишком близко друг к другу. Чересчур плотное расположение камер в таких условиях может привести к обрушению конструкции.

Семьи обоих видов при благоприятных условиях усложняли конструкцию гнезд, а в критических – возвращались к более простому стереотипу строения. В модельных комплексах регулярно регистрировались случаи постройки гнезд-капсул *F. cunicularia* на основе секционных. Семьи, подвергшиеся негативному воздействию (распашка почвы, нападение соседней семьи *облигатного доминанта*), часто возвращались к существованию в секционных гнездах (см. гл. 5, п. 5.3.2.). В комплексах *F. cinerea* зарегистрированы случаи строительства семьями, которым был нанесен ущерб, гнезд с меньшим количеством секций.

Усложнение гнезд характерно и для других *Serviformica*. Известны случаи развития гнезд-капсул *F. fusca* и *F. picea*. Такое строительство

становится возможным при наличии «аккумулятора тепла»: камня, пня, листа металла и т.д. [Захаров, 2015a].

Гнезда *Serviformica* сильнее связаны с почвой, чем у других *Formica*. Это главный строительный материал в гнездах представителей подрода. Семьи *F. cinerea* строят полностью почвенные гнезда. Строения *F. imitans*, аналогичны, но включают небольшие постройки из хвои [Гримальский, Энтин, 1980]. *F. cunicularia* и *F. fusca* используют в своих гнездах строительные материалы растительного происхождения.

У *Formica* s. str. и *Coptoformica* купола гнезд может полностью состоять из элементов растительного происхождения [Дмитриенко, Петренко, 1976]. Это делает гнезда более мобильными [Горюнов, 2005, 2007] и менее зависимыми от свойств почвы, позволяет более эффективно регулировать температуру и влажность внутри гнезда, а значит быстрее выращивать расплод [Длусский, 1980; Мартин, 1980].

Для видов *Formica* s. str. и *Coptoformica* характерны гнезда-капсулы. Они также изменяются в определенных пределах. Муравейники рыжих лесных муравьев, например, сильно варьируются по размерам и форме купола, структуре. Гнездо *Formica* s. str. обязательно имеет купол, включающий внутренний конус и подземную часть. Исключение составляют вспомогательные гнезда, использующиеся, как укрытия для фуражиров. Они не имеют последних двух частей. Часто в основании купола муравейника находится гнездовой вал. Критическое уменьшение размеров купола муравейника *Formica* s. str. свидетельствует об опасном уменьшении численности особей в семье. У такого муравейника уменьшаются шансы стабилизироваться и обосноваться на территории [Длусский, 1967; Захаров, 1971].

Муравейники *Serviformica* устроены проще и сильнее связаны с почвой. При развитии семьи и усложнении гнезда сохраняется возможность в критических условиях вернуться к более простым формам организации:

небольшим семьям и секционными гнездами. Эта возможность отражает функциональную предрасположенность видов *Serviformica* к смене иерархической позиции в *многовидовой ассоциации муравейников (МММ)*.

4.2. СЕМЬИ, ВНУТРИСЕМЕЙНЫЕ СТРУКТУРЫ *SERVIFORMICA*

Для *Serviformica* характерен самостоятельный способ основания семьи. При реализации этого способа молодые общины постепенно наращивают свою численность от одной особи до сотен и тысяч особей. У некоторых видов, например *F. gagatoides* и *F. picea*, максимально зарегистрированная численность особей в семье составляет 1000-5000 особей [Захаров, Длусский, 2013].

У других, например *F. cinerea* и *F. imitans*, она может достигать 8 000 особей в одной секции. Для обоих видов обычна поликалия: одна семья обитает в нескольких секциях, т.е. численность особей можеткратно увеличиваться (Захаров, 1972). Уровень численности в 10 000 становится максимальным для семей *F. fusca*, которые строят гнезда-капсулы [Захаров, 2005].

В ходе раскопок трех секционных гнезд *F. cunicularia* были подтверждены данные [Захаров, Длусский, 2013] по численности особей-имаго в одной гнездовой секции этого вида: она составляет 500–800 особей. Были получены новые данные о численности семей, живущих в гнездах-капсулах: в гнезде с диаметром купола 20–25 см может жить до 7 000 особей. Более крупные гнезда-капсулы мы раскапывали только в том случае, если они были брошены. Используя в качестве исходных данных численность особей в гнездах среднего размера и объем гнезд всех групп, при помощи экстраполяции можно оценить максимальную численность семей *F. cunicularia* в условиях границы лесной и лесостепной зон в 15 000–20 000 особей.

Основной формой социума у *F. cunicularia* является одинарная семья (семья-колонна). В пользу такой оценки структурного уровня семьи данного вида свидетельствуют:

1) Уровень численности семьи (в гнезде-капсуле) – несколько тысяч особей.

2) Структура среднего гнезда-капсулы: общая группа расплодных камер (Рис. 18). Такое устройство гнезда способствует формированию общей репродуктивной сферы семьи, что является одним из признаков семьи-колонны.

3) Реализация социотомии семьи *F. cunicularia* по сценарию бинарного деления с формированием в процессе деления эфемерной колонии (см. п. 4.4).

4) Конкурентные взаимоотношения между разделившимся семьями (см. п. 4.4, глава 5, п. 5.3.1.).

При этом нельзя упускать из виду, что описанные выше крупные гнезда *F. cunicularia* (Рис. 18) имели несколько групп расплодных камер. Купола таких гнезд имели неправильную форму: над группами расплодных камер располагались возвышения. Такое устройство гнезд позволяет полагать, что населявшие их семьи имели структуру плеяды.

Зарегистрирована одна система из нескольких куполов *F. cunicularia* на одном валу. В 2003 г. она включала три гнезда. В 2009-2010 гг. – два. В 2011 г. система распалась. Обособляющиеся части семьи перемещались на более освещенные участки. Во время распада системы в 2011 году между двумя семьями, образующимися в процессе этого распада, в течение месяца функционировала обменная дорога. По-видимому, эта система также представляла собой медленно распадавшуюся семью-плеяду.

Для представителей подродов *Formica* s. str., *Coptoformica* характерны значительно более крупные семьи. Формирование плеяды для представителей данных подродов не только обычно, но часто необходимо

для достижения семьей дефинитивного состояния [Захаров, 1971; Захаров, 1991].

4.3. КОРМОВОЙ УЧАСТОК

Семьи, основанные самками *Serviformica* самостоятельно, вынуждены осваивать пригнздовую территорию при помощи небольшого числа фуражиров. Очевидно, что при этом у семьи нет ни четкой инфраструктуры кормового участка, ни охраняемой территории. С увеличением числа особей в семье начинается формирование этих элементов. Реализуются видоспецифические формы использования кормовых участков.

После образования нескольких секций гнезд территория семьи *F. cinerea* разделяется на гнездовую и фуражировочную. С ростом и развитием семей эти территории расширяются. У молодых, малочисленных (небольших по размерам) семей *F. cinerea* имеются только временные дороги. Они формируются при использовании крупного источника пищи, или переселении семьи. Население поликалических систем использует и постоянные дороги: фуражировочные и обменные. Последние связывают гнезда и соседние агрегации. Часто дороги *F. cinerea* бывают врезанными в почву. Существует два варианта формирования такой дороги:

- 1) по мере развития поселения *F. cinerea* и увеличения интенсивности движения по наземной дороге ее полотно постепенно углубляется в почву;

- 2) разрушается потолок тоннеля, соединяющего соседние элементы гнезда или гнездовой агрегации, и он начинает функционировать уже как врезанная в почву дорога.

Вместе с тем, у *F. cinerea* поддерживается взаимная лояльность особей внутри комплекса и в случае совместного использования источника ресурсов соседними семьями исключаются конфликты. У федераций *F. cinerea* и *F. imitans* формируется общая охраняемая территория, которая практически полностью охватывает кормовые участки семей [Длусский, Захаров, 1967].

У семей *F. cunicularia*, обитающих в гнездах-капсулах, реализуется вторичное деление территории: кормовой участок (КУ) делится на сектора, которые используют фуражиры из определенной группы гнездовых выходов.

Четких границ между секторами кормового участка одной семьи нами не обнаружено: фуражиры иногда обследовали и территорию соседнего сектора. Также перекрывались и кормовые участки соседних муравейников. Однако, рабочие из одного гнезда при встрече проявляли лояльность, а из соседних взаимодействовали агрессивно. Это проявлялось в индивидуальных и групповых столкновениях рабочих, которые в исключительных случаях переходили в межсемейные сражения. Подробно этот вопрос рассматривается в главе 5, п. 5.3.1.

У *F. cunicularia* не были обнаружены постоянные дороги. В то же время, **временные дороги** обычны у крупных семей. В первую очередь, это потоки фуражиров при активации семьи на источники пищи. Мигрирующие семьи формируют временные дороги от покидаемого гнезда к новому. Зарегистрированы временные обменные дороги между семьями *F. cunicularia*, образовавшимися в процессе социотомии.

Семьи *F. cunicularia*, живущие в гнездах-капсулах, обычно охраняли часть кормовой территории. Особенности вида, включающие в себя морфофизиологические характеристики рабочих, сравнительно небольшую численность семьи и малую эффективность мобилизации, не позволяют эффективно охранять кормовой участок от облигатных доминантов, таких как *Formica* s. str. После серии нападений доминанта даже крупные семьи *F. cunicularia* переставали охранять пригнездовую территорию, иногда переходили на сумеречный режим фуражировки, или даже эмигрировали из ассоциации. Мы зафиксировали подобные переходы в многовидовой ассоциации муравейников с *F. cunicularia* и *F. pratensis* (см. гл. 5). Сходная последовательность событий была показана П.И. Мариковским (1977) при

взаимодействии *F. cunicularia* с муравьем-рабовладельцем *Polyergus rufescens*.

В комплексах гнезд *F. cunicularia* функционировали системы перекрывающихся кормовых участков: кормовые территории соседних семей пересекались, проникали друг в друга. Зоны высокой динамической плотности особей соседних муравейников обычно не перекрывались. Однако индивидуальные взаимодействия рабочих из соседних гнезд часто были агрессивными, что демонстрирует разрозненность семей внутри одновидового комплекса [Бургов, 2016].

Охраняемая территория семей *Serviformica* расширяется по мере роста семьи и последующего повышения динамической плотности особей на территории. Первой областью охраны у муравьев становится гнездо, что общеизвестно [Forel, 1874; Длусский, 1967]. При интенсивном использовании постоянных источников ресурсов семьи *Serviformica* начинают их охранять. Это возможно при увеличении численности семьи до нескольких тысяч. Далее происходит постепенное расширение охраняемой территории, которая охватывает не весь кормовой участок, а его фрагменты с наибольшей динамической плотностью особей и источниками пищи [Новгородова, 1998; Бургов, 2016].

4.4. НАДСЕМЕЙНЫЕ СТРУКТУРЫ, КОМПЛЕКСЫ МУРАВЕЙНИКОВ

Результатом реализации всех описанных выше особенностей семей модельных видов является форма поселения. Особенно важно, как говорилось ранее, описание структуры сложно организованных поселений высокой мощности.

Комплексы муравейников *F. cinerea* включали отдельные секционные гнезда и их агрегации. Развитие поселения обычно происходило по схеме: односекционное гнездо → поликалическая система → федерация [Бургов, 2016].

Между семьями внутри поселения *F. cinerea* сохраняется лояльность. Во время подсадок чужих конспецифических рабочих на гнезда внутри одного поселения агрессивные реакции почти не встречаются или продолжаются недолго. Особи, взятые из самостоятельных секционных гнезд и помещенные на территорию федерации, иногда проявляют агрессивность, но местные рабочие их обычно игнорируют. Перемещение в обратном направлении не приводит к продолжительным агрессивным взаимодействиям [Бургов, 2016]. Сражения между семьями внутри одного комплекса гнезд не зарегистрированы.

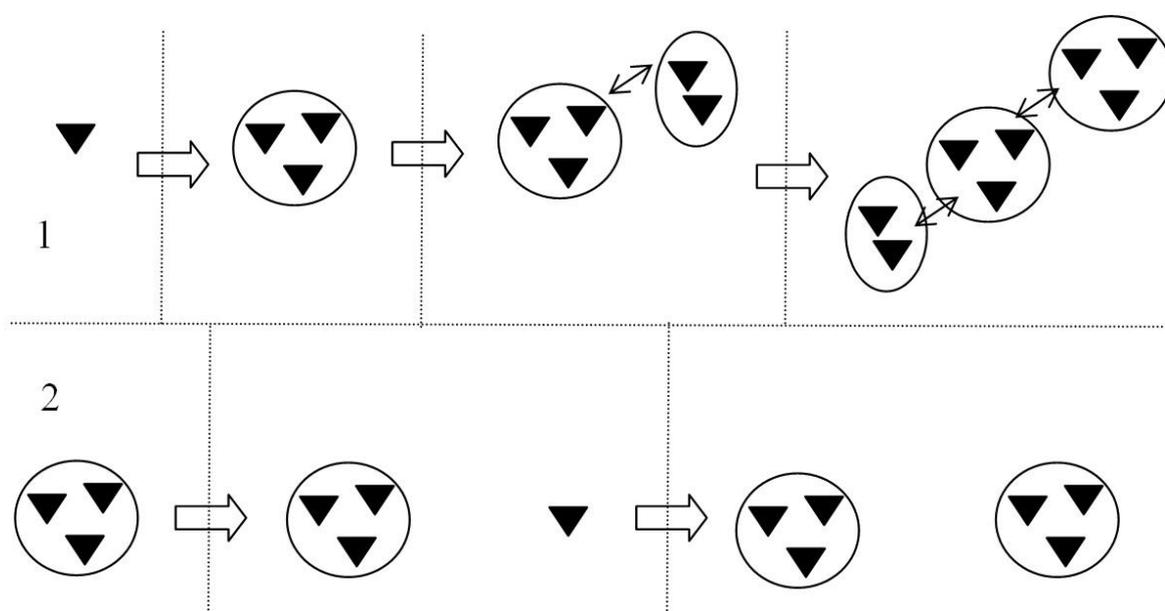
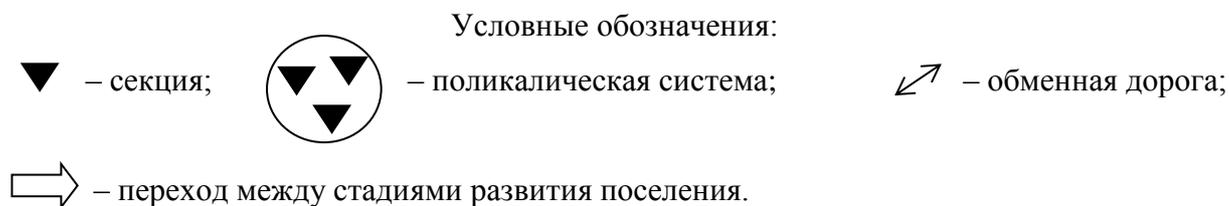


Рис. 19. Варианты развития поселения *F. cinerea*.

1 – Последовательное формирование первичной федерации из поликалической системы.

2 – Формирование самкой-основательницей новой семьи и ее рост.



Развитие поселений *F. cunicularia* в целом проходило по единой схеме: самостоятельное основание семьи → строительство секционного гнезда →

трансформация секционного гнезда в капсулу → социотомия → формирование самостоятельных муравейников с перекрывающимися кормовыми участками (Рис. 20, 2). Также регулярно на территории комплексов появлялись новые семьи, основанные самками самостоятельно (Рис. 20, 1). В исключительном случае была сформирована плеяда из нескольких гнезд-капсул на общем валу, которая, просуществовав несколько лет, распалась. В процессе распада формировались эфемерные колонии (Рис. 20, 3).

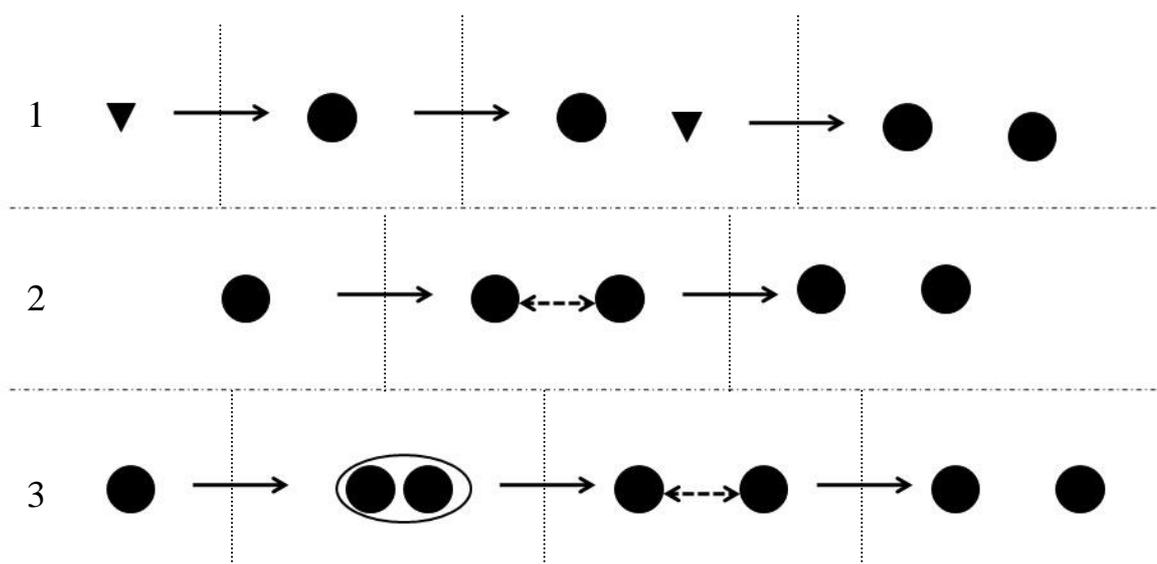


Рис. 20. Варианты развития поселения *F. cunicularia*.

Условные обозначения:



1 — расширение комплекса при помощи самостоятельного основания семей; 2 — социотомия, формирование эфемерной колонии, обособление семей; 3 — формирование плеяды, её распад.

Социотомия обычно представляла собой быстро протекающее *бинарное деление*. Из материнского муравейника формировался миграционный поток рабочих к месту гнездования вторичной семьи. Во

время начальной стадии процесса строительства вторичного гнезда между первичным и вторичным гнездами действовала обменная дорога. Спустя две-три недели связь между семьями прерывалась. Таким образом, временная надсемейная структура, которая возникала в процессе социотомии семей *F. cunicularia* – **эфемерная колония**. За 10 лет наблюдений нами полностью прослежены 4 случая такого течения социотомии.

Развитие комплексов этого вида может ограничиваться, в том числе, конспецифическими межсемейными сражениями (см. гл. 5, п. 5.3.1.). Потерявшие связь муравейники быстро утрачивали лояльность друг к другу. Тем не менее, пересекавшиеся кормовые участки с низкой динамической плотностью особей позволяли минимизировать агрессивные взаимодействия между семьями.

Регистрировались случаи фрагментации семей, спровоцированной распашкой почвы. Это происходило с семьями, переселившимися на пашню. Сразу после переселения им часто удавалось построить купол гнезда, но после одной-двух распашек земли семья разделялась на несколько (2–3) фрагментантов. Последние строили простые секционные гнезда. Выживали те фрагментанты, которые оказывались на кромке поля или возвращались на не возделываемую почву.

У *F. cinerea* и *F. imitans* обычны первичные федерации (*ФП*), постоянные надсемейные структуры [Захаров, 1972; Гримальский, Энтин, 1980]. Для представителей *Formica* s. str. и *Coptoformica* характерны не только первичные, но и вторичные федерации, *ФВ* [Захаров, 1991].

А строительство гнезд-капсул на ранних этапах развития социума у *F. cunicularia* создает предпосылки для последующего обособления одинарных семей. Эти предпосылки – концентрация гнездовых камер и населения, охрана гнезда от особей своего вида из соседних муравейников, повышение межсемейной агрессивности в одновидовом комплексе. Таким

образом, формирование плеяд и надсемейных структур у этого вида возможно, но затруднено склонностью к обособлению одинарных семей [Бургов, 2016].

ВЫВОДЫ ГЛАВЫ 4

1. В комплексах *F. cinerea* и *F. cunicularia* развитие гнезд проходило по различным сценариям. У *F. cinerea* увеличение количества секций с разделением их функций и формированием общей инфраструктуры. У *F. cunicularia* после строительства 2-3 секций гнезда начиналось строительство купола (формирование гнезда-капсулы).

2. Для обоих видов отмечено возвращение к строительству простых секционных гнезд при сокращении численности семей, например, под воздействия облигатных доминантов (см. главу 5).

3. Поселения *F. cinerea* способны расширяться, формируя первичные федерации. При этом семьи вида при критическом повреждении возвращаются к устойчивому существованию в простой форме. Кроме того, дополнительным способом расширения поселений данного вида является формирование по периферии кормовых территорий новых обособленных семей, самостоятельно основанных молодыми оплодотворенными самками.

4. У семей *F. cunicularia* в модельных поселениях отмечено некоторое стремление к обособлению одинарных семей, которое мешало стабилизации надсемейных структур.

4.1. Основной формой социума в модельных комплексах *F. cunicularia* была одинарная семья (семья-колонна). Временная надсемейная структура, регулярно возникавшая в процессе деления семей – эфемерная колония. Единичные регистрации (предположительно) плеяд говорят о возможности формирования более сложных семей у *F. cunicularia*. Однако эта возможность значительно затруднена склонностью колонн к обособлению, что является важной характеристикой вида и (частично) подрода.

4.2. В модельных комплексах *F. cunicularia* формировались системы перекрывающихся кормовых территорий семей. Охраняемые территории семей, входящих в такую систему, были существенно меньше кормовых участков, что обеспечивало мирное сосуществование на протяжении большей части периода активности.

5. Внутри поликалических систем *F. cinerea* сохранялась лояльность, формировались общие кормовые участки, с общей дорожно-тоннельной инфраструктурой, происходила дифференциация функций гнезд. У развитого поселения *F. cinerea* отмечены вспомогательные (кормовые) гнезда с небольшими куполами, собранными, в том числе, из растительных материалов.

ГЛАВА 5. ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ ИНДИВИДОВ И СЕМЕЙ В МНОГОВИДОВЫХ АССОЦИАЦИЯХ

В предыдущих главах подчеркивалось, что данных по динамическим процессам, проходящим в многовидовых ассоциациях муравейников немного. Изменения взаимодействий семей в ассоциациях на длительных временных промежутках (в ряду лет) относительно слабо исследованы. Поэтому многолетнее исследование трансформации многовидовых ассоциаций, которое приведено ниже, имеет высокую новизну и теоретически значимо. Также в настоящей главе рассматриваются функциональные особенности рабочих муравьев, индивидуальные, групповые и межсемейные взаимодействия в ассоциациях.

Данные по индивидуальным и межсемейным взаимодействиям были собраны в основном модельном сообществе (Полигон 1, комплекс *Fcun1*, см. гл. 3). Исследования способности муравьев *Formica pratensis*, *F. cunicularia*, *F. cinerea* передвигаться по различным субстратам проводили в модельных комплексах *Fcun1*, *Fcun2*, *Fcun3*, *Fcin0*, *Fcin1*, *Fpr* (см. гл. 3, приложение). На стационаре ИПЭЭ РАН «Малинки» были проведены аналогичные опыты с *F. exsecta*.

5.1. ФУНКЦИОНАЛЬНОЕ РАЗДЕЛЕНИЕ ВИДОВ МУРАВЬЕВ В СООБЩЕСТВЕ

Существует множество путей пространственно-функционального разделения видов в сообществах муравьев. Они рассматриваются в 1 главе, п. 1.2.3. Одной из причин экологической сегрегации разных видов муравьев в сообществах являются отличия в функциональных характеристиках рабочих муравьев [Арнольди, 1937; Длусский, 1981; Gibb et al., 2015]. Речь идет, прежде всего, о морфофизиологических характеристиках, различия в которых, по-видимому, и создают основу для поведенческой дифференциации и экологической сегрегации видов.

Наиболее очевидные и изученные характеристики сопряжены с габаритами рабочих особей. Это, прежде всего, линейные размеры и масса тела [Carrol, 1988]. В литературе содержится значительный массив информации по взаимосвязи размеров и массы тела с ролью вида в сообществе, а также с формированием конкурентных взаимоотношений с семьями видов близких размерных групп [Oster, Wilson, 1978; Длусский, 1981]. Морфофизиологические различия переходят в функциональные при взаимодействии с добычей и с рабочими соседних семей. Существуют исследования различий в энергозатратах представителей отдельных видов *Myrmica* и *Formica*, тактике взаимодействия с добычей, возможностей транспортировки грузов [Sudd, 1965].

Имеются и другие характеристики, которые менее изучены. Это, например, размер жвала, сила захвата, способ введения/нанесения яда в/на жертву, его состав, объем резервуара с ядом, т.е. параметры, влияющие на способность умерщвлять добычу и\или рабочих из семьи-конкурента. К числу значимых в синэкологическом плане характеристик также относятся скорость движения рабочих муравьев и доступность различных сред для них.

5.2. СПОСОБНОСТЬ РАБОЧИХ МУРАВЬЕВ ИСПОЛЬЗОВАТЬ РАЗНЫЕ ТРАНСПОРТНЫЕ СУБСТРАТЫ

Способность рабочих муравьев использовать для собственного перемещения и транспортировки грузов различные субстраты влияет на организацию всех внегнездовых действий: движение по кормовому участку, охота, переноска грузов, реализация наземных связей между гнездами (обменных дорог), охрана территории, и т.д. Рабочим для выполнения своих задач необходимо, как минимум, прибыть к месту действия, а затем вернуться в гнездо.

Пара видов *F. cunicularia* и *F. pratensis* уже рассматривалась в рамках исследований многовидовых ассоциаций муравейников [Резникова, 1977].

Например, на модели взаимодействия семей данных видов был описан социальный контроль и использование рабочими доминанта фуражиров подчиненной семьи в качестве разведчиков. Были описаны некоторые различия в поведении фуражиров данных видов [Резникова, 1983], см. гл.1. п.1.2. При этом вне внимания остался один из базовых аспектов взаимодействия этих видов на территории – принципиальная возможность использования травостоя с разной шириной листьев для передвижения и для охоты.

Мы изучали предпочтения видов подродов *Serviformica* (на примере *F. cunicularia* и *F. fusca*) и *Formica* s. str. (*F. pratensis*, *F. polyctena*) при выборе субстрата для передвижения [Бургов, 2012]. Устанавливали сахарные кормушки на различные субстраты: на почву, на травостой. Было показано, что *Formica* s. str., в отличие от *Serviformica*, выбирают кормушки, расположенные на почве. Однако полученных данных оказалось недостаточно. Стала явной необходимость протестировать способность разных муравьев двигаться по некоему стандартному субстрату, для того, чтобы сравнение было более объективным. Для решения этой проблемы был предложен вариант установки с двухъярусными кормовыми полями.

5.2.1. Конструкция установки с двухъярусными кормовыми полями

Для описания движения муравьев на субстрате разной ширины мы использовали два кормовых поля. Из фанеры толщиной 0.5 см делали две площадки размерами 30*30 см и 15*15 см. Их скрепляли между собой стальными болтами на расстоянии 10 см. Стороны площадок соединяли бумажными мостиками (акварельная бумага плотностью 200 г/м²) шириной 1, 2, 3 и 4 мм и стандартной длиной 11 см (не считая приклеиваемой части). Ширину мостиков проверяли штангенциркулем (Рис. 21). На бумажные мостики наносили метки на расстоянии 10 см друг от друга, по которым определяли стартовое и финишное положение рабочего, проходящего по мостику.

Установку располагали на пригнездовую территорию. На верхнюю площадку выкладывали кормушки с сахарным сиропом. В случае, если муравьи не обнаруживали кормушки на верхнем поле в течение часа, на почву рядом с установкой располагали дополнительную кормушку. Когда на ней собирались фуражиры, ее быстро переносили на верхнее поле установки. После одного или нескольких повторений обычно на нём начиналась фуражировка.

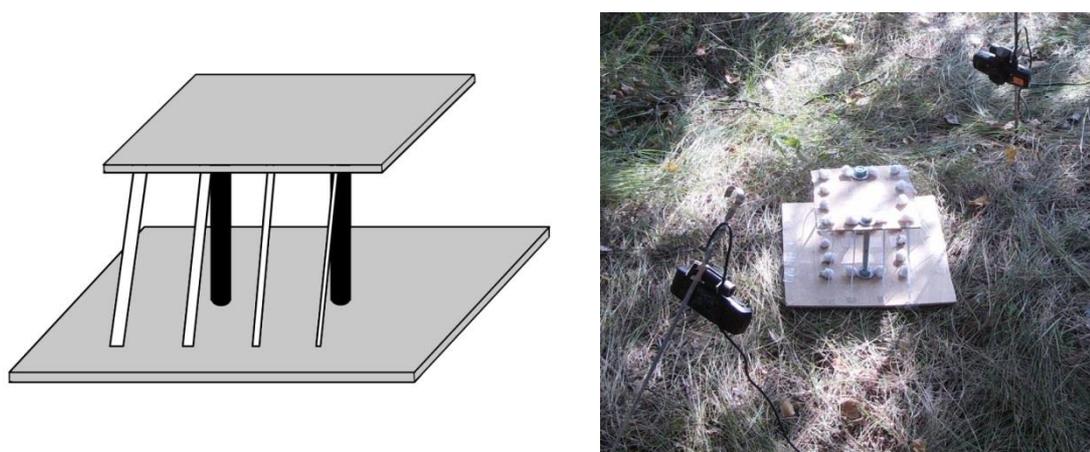


Рис. 21. Схема (слева) и фото (справа) установки с двухъярусными кормовыми полями.

Серым цветом обозначены фанерные площадки – кормовые поля, черным – болты, соединяющие площадки, белым – бумажные мостики. Последние соединяли попарно все стороны площадок. Справа – фотография установки в поле.

Вокруг установки располагали видеорегистраторы так, чтобы все бумажные мостики оказывались в поле съемки (Рис. 21).

5.2.2. Видеорегистрация, обработка видеоматериалов

Видеорегистрация как метод исследования поведения муравьев весьма ценна и довольно широко применяется. Она позволяет документировать поведение, собирать материал, который можно многократно обрабатывать, получая дополнительные данные. Имеются работы, в которых видеосъемка применялась для описания фуражировки [Burd, Aranwela, 2003], агрессивных взаимодействий особей [Slipinski, Zmihorski, 2017] и др. Актуальность и доступность использования видеосъемки в

мирмекологических исследованиях возрастает вместе с развитием технологий и снижением стоимости видеокамер. В 2014 году была предложена система многокамерной регистрации поведения муравьев при помощи автомобильных видеорегистраторов [Бургов, 2014].

При работе с большими объемами видеоматериала возникают специфические проблемы, связанные с хранением и обработкой информации. Для хранения видеоматериала требуется большой объем памяти на жестких дисках. Обработка видеоматериала весьма трудоемка. Вариант решения указанных проблем – использование систем распознавания объектов и движения в кадре. В простой форме такое распознавание реализовано во многих технических средствах. Прежде всего, в многокамерных системах наблюдения и автомобильных видеорегистраторах. В данных технических средствах автомат инициирует запись при обнаружении движения в кадре. Это позволяет экономично использовать ресурсы накопителей информации, но не сильно облегчает обработку: обнаруженные объекты не обозначаются, не дифференцируются друг от друга, их движение не отслеживается.

Оригинальное техническое решение для автоматизированного описания поведения муравьев было предложено О.В. Градовым и А.В. Нотченко [2013]. В работе рассматривалась возможность создания телеметрических установок на основе КМОП или ПЗС матриц. Предлагался монтаж матриц внутри искусственных гнезд и арен и мечение муравьев люминесцентной краской. Было показано, что при движении меченых рабочих по матрицам можно регистрировать их путь. Данные системы могут успешно применяться в лабораторных условиях, но использование их в природе представляется весьма затруднительным. Для корректной работы матрицы требуется сохранение ее рабочей поверхности в чистоте, что невозможно при ее установке в гнезде или на кормовом участке. КПОП или ПЗС сенсор будет загрязнён на этапе его монтажа или в течение небольшого

промежутка времени, при активном участии муравьев. Кроме того, сборка матричных систем предполагает наличие особого оборудования и навыков. Поэтому представляется более рациональным использование в качестве средства мониторинга и документирования поведения видеокамер [Градов, Нотченко, 2013а; 2013б].

Использование видеорегистрации на данный момент влечет значительные трудозатраты при обработке видео. Трекинг зачастую производится вручную [Davidson, Gordon, 2017]. Доступные системы распознавания движения лабораторных животных не рассчитаны на обработку и дифференциацию многих треков. Потому для их использования приходится выстраивать эксперимент так, чтобы в кадре было мало действующих особей [Slipinski, 2017].

Разработан прототип системы распознавания объектов на видеозаписи для решения задач, связанных с изучением муравьев. Примеры задач: расчет динамической плотности особей на территории, интенсивности движения рабочих по дорогам, интенсивности входов\выходов из гнезда, измерения скорости движения особей и т.д. Кроме того, представляется перспективным использование систем автоматического распознавания для описания индивидуального и группового поведения особей. Например, для расчета скорости движения. Для проведения данных измерений необходимо распознавание и отслеживание в кадре каждого индивида, определение направления его движения, возможность использования статистических инструментов.

Прототип системы распознавания муравьев на видеозаписи создается на основе зрительного анализатора анимата [Московский и др., 2018]. Он воспринимает изображения рабочих муравьев как сложные объекты с множеством характерных признаков: форма, цвет, размер и т.д. Если все признаки обнаружены в поле зрения камеры (на записи), то объект считается распознанным. Система учитывает динамику объектов при

помощи регистратора движения. Трэйкинг позволяет ассоциировать объекты друг с другом на последовательных кадрах, записывая историю передвижения каждой распознанной особи [Бургов, Московский, 2018].

Система находится на стадии отладки, на данный момент применяется для расчета интенсивности движения муравьев.

Обработка видеозаписей с установкой. Полученный видеоматериал обрабатывали в видеоредакторе Adobe premiere. Сначала производили отбор фрагментов для обработки: 1) Удаляли 10 минут после начала записи и 2 минуты перед завершением. Это действие необходимо для того, чтобы исключить из выборки реакции муравьев на движение человека, работавшего с установкой. 2) Отбраковывали «засвеченные» фрагменты видеозаписи (они возникали при резком увеличении интенсивности освещения и составляли не более 2% от общей продолжительности записей). 3) В оставшемся видеоматериале случайным образом выделяли фрагменты по 10 минут и общей продолжительностью 1,5 часа для описания поведения муравьев (Таб. 6).

Далее при помощи видеоредактора получали отрезки видеозаписи, на которых рабочие непрерывно двигались от одной отметки на мостике к другой. В начале отрезка брюшко муравья пересекало первую, в конце - вторую. Полученные видеофрагменты просматривали и регистрировали поведенческие последовательности, описывали характер движения муравьев по мостикам. Для описания поведения использовали следующую систему обозначения: бег (б) – движение муравья по внешней стороне мостика, лазание (л) – движение по внутренней поверхности или боковой кромке, переход (п) – перемещение с одной стороны мостика на другую, остановка (о), разворот (р), контакт (к) – взаимодействие с другим рабочим, прыжок (пр) – прыжок с мостика на нижнее поле установки. Отказ (от) регистрировали в ведомости в случае, если муравей подходил к мостику, заходил на него передними ногами, но далее разворачивался и уходил, не

начав движения по мостику. В ведомости отмечали, прошел ли муравей маршрут. Если муравей разворачивался и возвращался обратно, это также считали отказом. Неудачными считали попытки подняться на верхнее поле, в ходе которых муравей срывался или прыгал с мостика. Указывали направление движения (вверх/вниз). Отмечали, двигался ли муравей боком, теряя равновесие. Фрагмент ведомости описания поведения приведен в приложении.

При помощи видеоредактора определяли продолжительность отрезка видеозаписи, на котором муравей преодолевал маршрут. Первичные данные представляли собой следующее: количество целых секунд и число кадров, которые составляют дробную часть секунды. Далее число целых секунд складывали с числом оставшихся кадров, разделенное на скорость съемки (число кадров в секунду). Т.е. получали время отрезка с точностью до 0,03334 части секунды. Разделив длину пути на время пробега, получали скорость движения особи.

Из-за низкой интенсивности движения *F. cunicularia* по мостикам установки пришлось обработать еще 1,5 часа видеозаписи с рабочими этого вида по упрощенной схеме: не замеряли время движения, отмечали выбор мостика, результативность движения, наличие-отсутствие прыжка\падения, характер движения на мостике (Таб. 6).

Таб. 6. Объем полученного видеоматериала.

Вид	<i>F. exsecta</i>	<i>F. cunicularia</i>	<i>F. pratensis</i>
Число модельных семей	3	5	3
Общая продолжительность полученных видеозаписей	7 ч	23 ч	16 ч
Выбрано и обработано	1,5 ч	3 ч	1,5 ч
Зарегистрировано проходов рабочих муравьев по мостикам установки	904	426 (описано поведение 191 из них)	735

5.2.3. Скорость движения по траве

Используя данные описания индивидуального поведения особей, рассчитали скорости движения муравьев *F. pratensis*, *F. exsecta* и *F. cunicularia* по мостикам установки. В выборку вошли те особи, которые двигались результативно (проходили тестовый участок) и без остановок, разворотов и других аналогичных действий. Рассчитывали среднее значение скорости движения, стандартное отклонение и коэффициент корреляции рангов Спирмена (Таб. 7).

Таб. 7. Корреляция скорости движения муравья и ширины мостика установки при движении вниз.

Модельный вид	Скорости движения, мм\с	1 мм	2 мм	3 мм	4 мм
<i>F. pratensis</i>	Среднее значение	20,6	25,6	37,1	43,9
	Стандартное отклонение	4,9	4,8	6,2	9,1
	Коэффициент корреляции	0,84			
<i>F. exsecta</i>	Среднее значение	19,2	24,5	28,7	31,4
	Стандартное отклонение	2,3	4,0	6,0	6,3
	Коэффициент корреляции	0,76			
<i>F. cunicularia</i>	Среднее значение	22,5	31,5	34,0	32,0
	Стандартное отклонение	2,0	3,8	5,9	5,2
	Коэффициент корреляции	0,63			

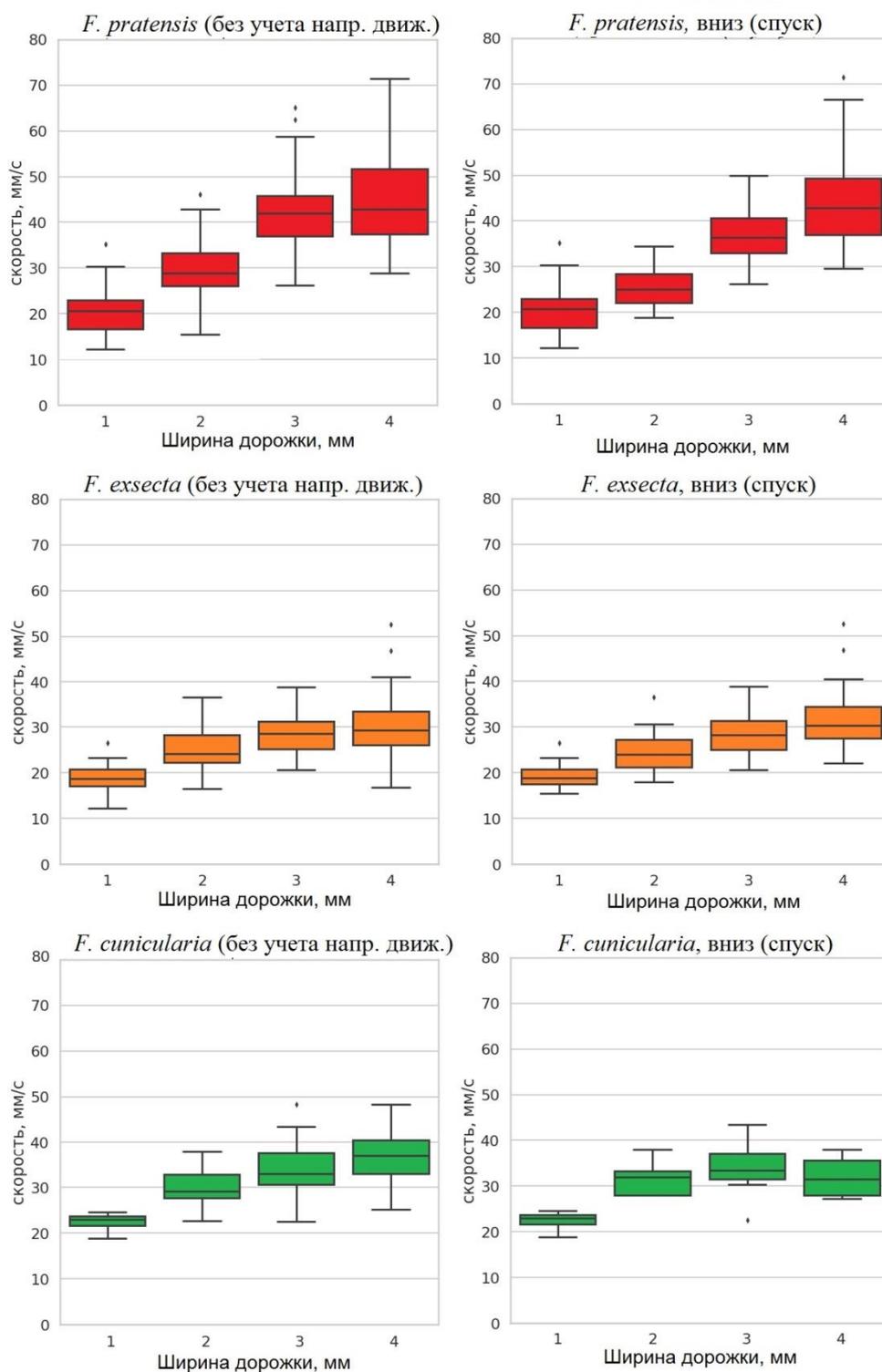


Рис. 22. Скорости движения рабочих *F. cunicularia* по мостикам установки.

У представителей всех трех модельных видов наблюдается увеличение скорости движения при увеличении ширины субстрата (Рис. 22).

5.2.4. Различия в освоении установки муравьями *Formica*

Первый параметр, который казался перспективным для расчетов – доля рабочих, выбирающих тот или иной мостик установки. На Рис. 23 отражен выбор рабочих муравьев модельных видов. Здесь также отражается специфика установки: её конструкция предполагала расположение мостиков 4 и 1 мм в разных углах площадки. Муравьи могли руководствоваться при выборе не столько удобством подъема/спуска, сколько близостью угла к гнезду/дороге. По-видимому, поиск оптимального маршрута наиболее сильно отразился на выборе мостика рабочими *F. pratensis* при движении вниз (Рис. 23.).

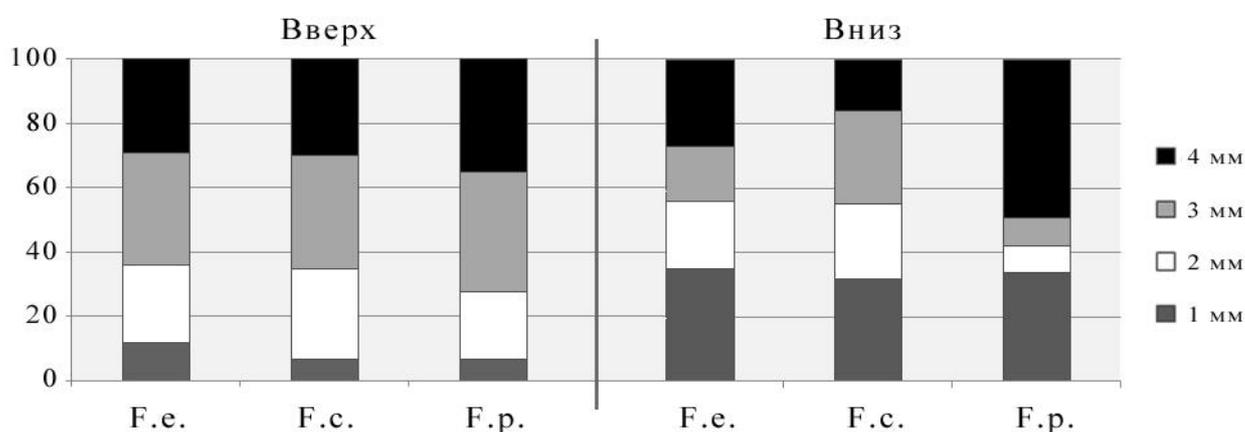


Рис. 23. Использование рабочими муравьями мостиков установки при движении вверх и вниз [по: Бургов, 2018а].

По оси ординат – доли рабочих в процентах в выборке. Цветом выделены группы особей, выбравших мостики 1, 2, 3 и 4 мм. *F.e.* – *F. exsecta*, *F.c.* – *F. cunicularia*, *F.p.* – *F. pratensis*.

Показательной стала доля отказов и неудач при движении вверх (Рис. 24). Это отношение числа рабочих, которые по различным причинам не прошли маршрут, к общему числу особей, совершивших попытку пройти. Значения этого параметра у *F. pratensis* резко возрастали с уменьшением ширины мостика от 3 до 1 мм [Бургов, 2018а].

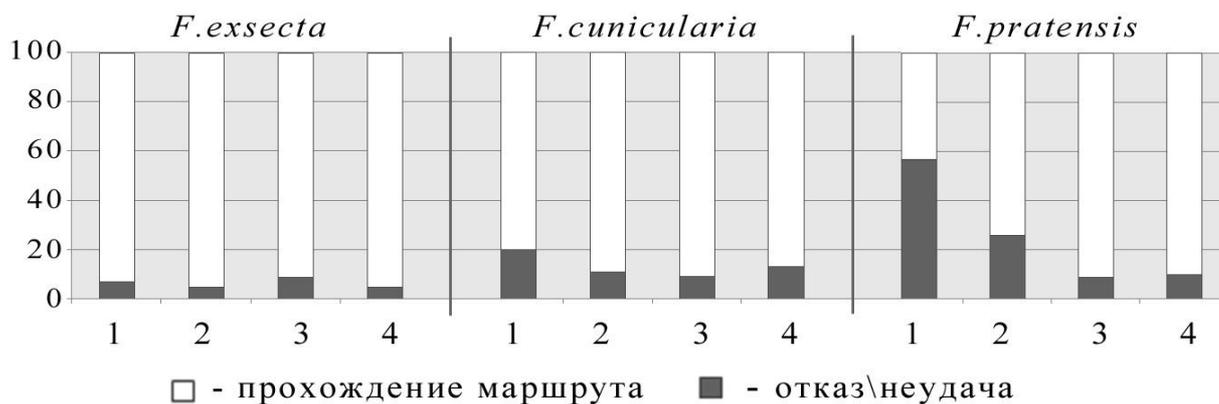


Рис. 24. Процент отказов и неудач при движении вверх по мостикам установки шириной 1, 2, 3 и 4 мм [по: Бургов, 2018a].

Рабочие *F. pratensis*, в отличие от *F. cunicularia* и *F. exsecta*, при спуске вниз с верхней площадки установки использовали прыжки. Также, в отдельных случаях, например, при случайном контакте с другой особью на спуске, рабочие *F. pratensis* срывались с мостика и падали. Разделить эти события при просмотре видеозаписи не всегда возможно, поэтому они сведены в одну группу (Рис. 25) [Бургов, 2018a].

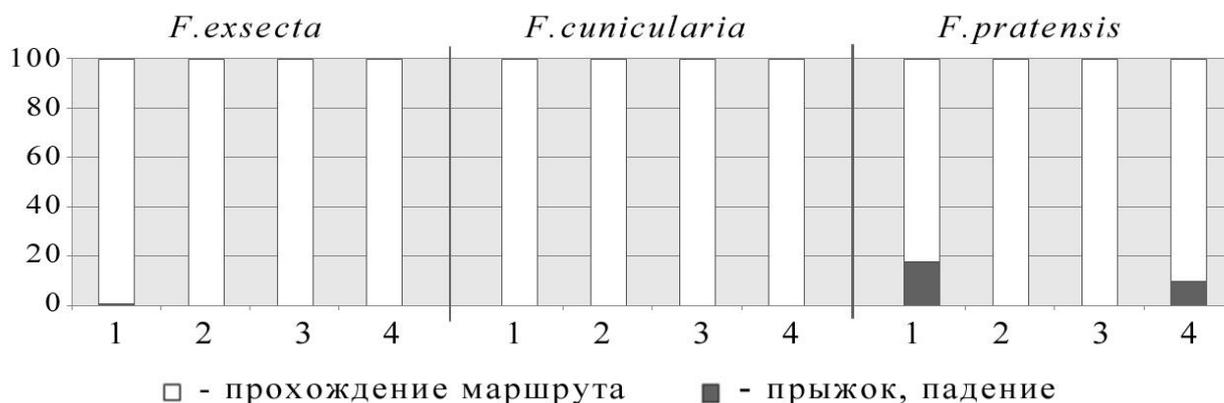


Рис. 25. Процент прыжков/падений при движении вниз по мостикам шириной 1, 2, 3 и 4 мм [по: Бургов, 2018a].

Наиболее показательным стало изменение характера перемещения по мостику с уменьшением его ширины: рабочие *F. pratensis* часто вынужденно разворачивались боком по направлению движения. В таком положении затруднена или вообще невозможна переноска груза в жвалах, а также – преследование добычи и конкурентов. Подобное движение у

F. cunicularia зарегистрировано единично, у *F. exsecta* не зарегистрировано [Бургов, 2018a].

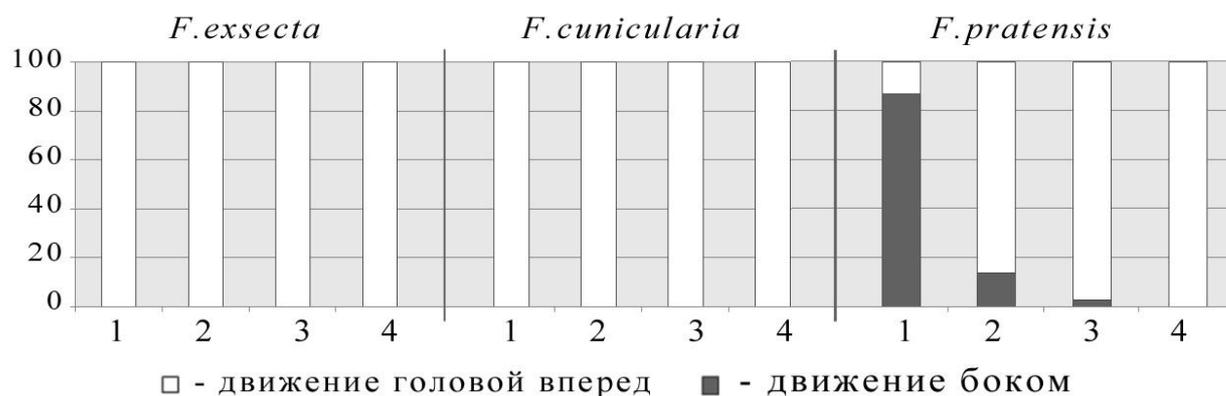


Рис. 26. Процент особей, перемещавшихся боком по мостикам установки при спуске. [по: Бургов, 2018a].

На результатах опыта сказались особенности конструкции установки, а именно, расположение мостиков шириной 4 и 1 мм по краям установки. Выбор муравьями этих мостиков был обусловлен не только удобством для движения, но и расположением по отношению к гнезду и дорогам. Конструкция установки требует изменения для дальнейшего применения. Кроме того, способ обработки видеоматериалов без использования систем распознавания представляется весьма трудоемким и малопродуктивным. Для ускорения работы с большими объемами видеоматериала требуется разработка и использование автоматических систем распознавания муравьев и отслеживания их перемещения (см. п. 5.2.2.).

По сравнению с *F. cunicularia* и *F. exsecta* очевидна меньшая способность *F. pratensis* передвигаться в травостое. Это различие можно рассматривать, как отсутствие у этого вида соответствующей специализации. Активное использование рабочими *F. pratensis* прыжков вниз – это частичное тактическое решение для них проблемы перемещения по тонкой траве. Для подъема вверх – они могут использовать пучок травинок (наблюдение, не связанное с конкретным опытом). Таким образом, травянистый субстрат не является для них полностью недоступным, но

перемещение по нему затруднено. Такие функциональные особенности модельных видов *Formica*, становятся предпосылкой для пространственного разделения потоков их фуражиров в многовидовых ассоциациях муравейников.

5.3. АГРЕССИВНЫЕ МЕЖСЕМЕЙНЫЕ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ В ОСНОВНОМ МОДЕЛЬНОМ СООБЩЕСТВЕ

Члены многовидовых ассоциаций муравейников на протяжении большей части сезона взаимодействовали относительно мирно. Механизмам, обеспечивающим неантогонистические взаимодействия семей разных видов, посвящено множество работ, рассматриваемых в главе 1, п. 1.2. Стационарные наблюдения за многовидовыми ассоциациями муравейников показывают, что периодически семьи начинают взаимодействовать агрессивно. В многовидовом сообществе муравьев, в который входил комплекс гнезд *Fcun1*, зарегистрированы следующие агрессивные взаимодействия семей муравьев (Таб. 8):

1. Межсемейные сражения:

- 1.1. **На территории** (на кормовых участках). Большие группы рабочих разных видов периодически вступали в схватки, в ходе которых значительная часть сражавшихся муравьев погибала;
- 1.2. **С повреждением гнезда**, в том числе, с захватом расплода. В ряде случаев сражения на территории переходили в нападения на гнезда. Также зарегистрированы нападения на гнезда без предварительных сражений;
- 1.3. **Заселение разоренного гнезда**, следующее за сражением. Иногда семьи, разорившие чужие гнезда, переселялись в них.

2. **Охота на репродуктивных особей**. Муравьи большинства видов, присутствовавших на полигоне №1, охотились на крылатых особей,

покинувших свои гнезда, и на самок, сбросивших крылья. Это одно из самых распространенных агрессивных взаимодействий семей.

3. Заселение брошенных гнезд. Для ряда видов отмечено заселение брошенных или разоренных гнезд конкурирующих семей.

Уже на основании этих данных можно судить о том, что в многовидовых ассоциациях полигона №1 семьи *F. cunicularia*, *F. pratensis*, *L. fuliginosus* являлись доминантами, а *L. niger*, *M. rubra* – субдоминантами, так как они не только вступали в сражения на кормовых участках, но и повреждали чужие гнезда, изымали оттуда расплод.

Далее рассматриваются конкретные взаимодействия семей различных видов. Первым пунктом в разделе дается описание взаимодействия семей *F. cunicularia* друг с другом, поскольку в исследованных сообществах семьи этого вида функционировали обособленно и конкурировали друг с другом. Далее описания сгруппированы по сходству межсемейных взаимодействий.

Таблица 8. Характер взаимодействия семей в ассоциациях полигона №1 в 2012-2018 гг.

	<i>F. citr.</i>	<i>F. prat.</i>	<i>F. fusca</i>	<i>L. niger</i>	<i>L. fulvig.</i>	<i>L. umbr.</i>	<i>L. flavus</i>	<i>M. rubra</i>	<i>M. lob.</i>	<i>T. caesp.</i>
<i>Formica cunicularia</i>										
<i>F. pratensis</i>										
<i>F. fusca</i>										
<i>Lasius niger</i>										
<i>L. fuliginosus</i>										
<i>Mutilla rubra</i>										
<i>M. lobicornis</i>										
<i>Tetramorium caespitum</i>										

Условные обозначения:

Межсемейные сражения: – на территории, – разорение гнезд (повреждение гнезда, захват расплода, вплоть до полного истребления населения), – с заселением гнезда, разоренного в ходе сражения. 0 – охота на репродуктивных особей, 3 – заселение брошенного гнезда или гнезда разоренного другой семьей. Отсутствие агрессивных взаимодействий в ассоциациях: – отсутствие соседствующих семей разных видов в одной ассоциации, – отсутствие конкурирующих соиндивидов одного вида, – – отсутствие зарегистрированных взаимодействий.

5.3.1. *F. cunicularia* – *F. cunicularia*

В неполной многовидовой ассоциации с доминированием *F. cunicularia* кормовые участки семей этого вида пересекаются. Фуражиры из разных семей взаимодействуют друг с другом довольно часто. При этом наиболее распространенная реакция – обоюдное избегание. Реже наблюдается агрессия одной особи и бегство второй [Бургов, 2015].

На углеводных кормушках одиночные фуражиры избегают групп рабочих из соседнего гнезда. Так как мобилизация у этого вида эффективна лишь на небольших расстояниях от гнезда (до 1 метра) [Резникова, 1983; Бургов, 2016], столкновения групп особей *F. cunicularia* происходят только на кормушках или иных крупных источниках пищи, расположенных рядом с двумя крупными гнездами. В случае мобилизации на один источник пищи рабочие обеих семей ведут себя значительно агрессивней и начинают атаковать соседей. Чем больше особей задействовано, тем ожесточенней борьба, тем быстрее сражения приводят к смерти рабочих. Бегство из зоны конфликта происходит редко. Кроме того, убегающих быстро догоняют, т. е. у рабочих почти нет возможности выйти из сражения [Бургов, 2015].

В предыдущей главе было дано описание пересекающихся кормовых участков соседних семей *F. cunicularia*. Также отмечено, что охраняемые территории семей обычно меньше кормовых участков, что позволяет последним пересекаться. Тем не менее, в процессе роста семей и расширения кормовых участков возникали ситуации, когда охраняемые территории соседних семей сближались, что приводило к межсемейным сражениям.

Например, в первой декаде мая 2013 г. между двумя семьями *F. cunicularia* (**Fc08a** и **Fc086**) произошло крупное сражение (расстояние между гнездами составляло 0.5 м). Оно началось с серии столкновений фуражиров, вышедших на кормовые участки. В ходе битвы погибло около 500 особей из обеих семей и были повреждены купола обоих гнезд. После

боя между гнездами осталась нейтральная зона, не посещаемая рабочими обеих семей. Тела погибших рабочих находились на территории между гнездами около недели [Бургов, 2015]. Их медленно собирали особи из подчиненных семей (*M. rubra*, *M. lobicornis*). Аналогичные следы сражений периодически регистрировались во всех комплексах гнезд *F. cunicularia* (*Fcun1*, *Fcun2*, *Fcun3*).

В комплексе *Fcun1* были зарегистрированы следующие взаимодействия между семьями *F. cunicularia*:

- Нападение семьи, живущей в гнезде-капсуле, на семью в секционном гнезде. После нападения небольшая семья теряет часть населения и охраняемой территории. Ее фуражиры начинают избегать рабочих соседней семьи.
- Сражения, возникающие в результате расширения кормовых участков семей, живущих в гнездах-капсулах, расположенных на дистанции не более 1-1,5 м. Обычно такие взаимодействия проходили в несколько этапов (Рис. 27):
 1. Отсутствие внегнездовой активности. Весенняя активация, ремонт гнезда.
 2. Весеннее освоение территории. Отсутствие контактов между семьями.
 3. Сближение кормовых участков, первые контакты между рабочими соседних семей.
 4. Сближение зон высокой динамической плотности (охраняемых территорий): обычно – мобилизация на одни и те же источники пищи. В результате – конспецифическое межсемейное сражение.
 5. На месте сражения формируется локальная нейтральная зона. При этом за ее пределами рабочие сражавшихся семей могут продолжать совместно использовать территорию (Рис. 27, 5-6).

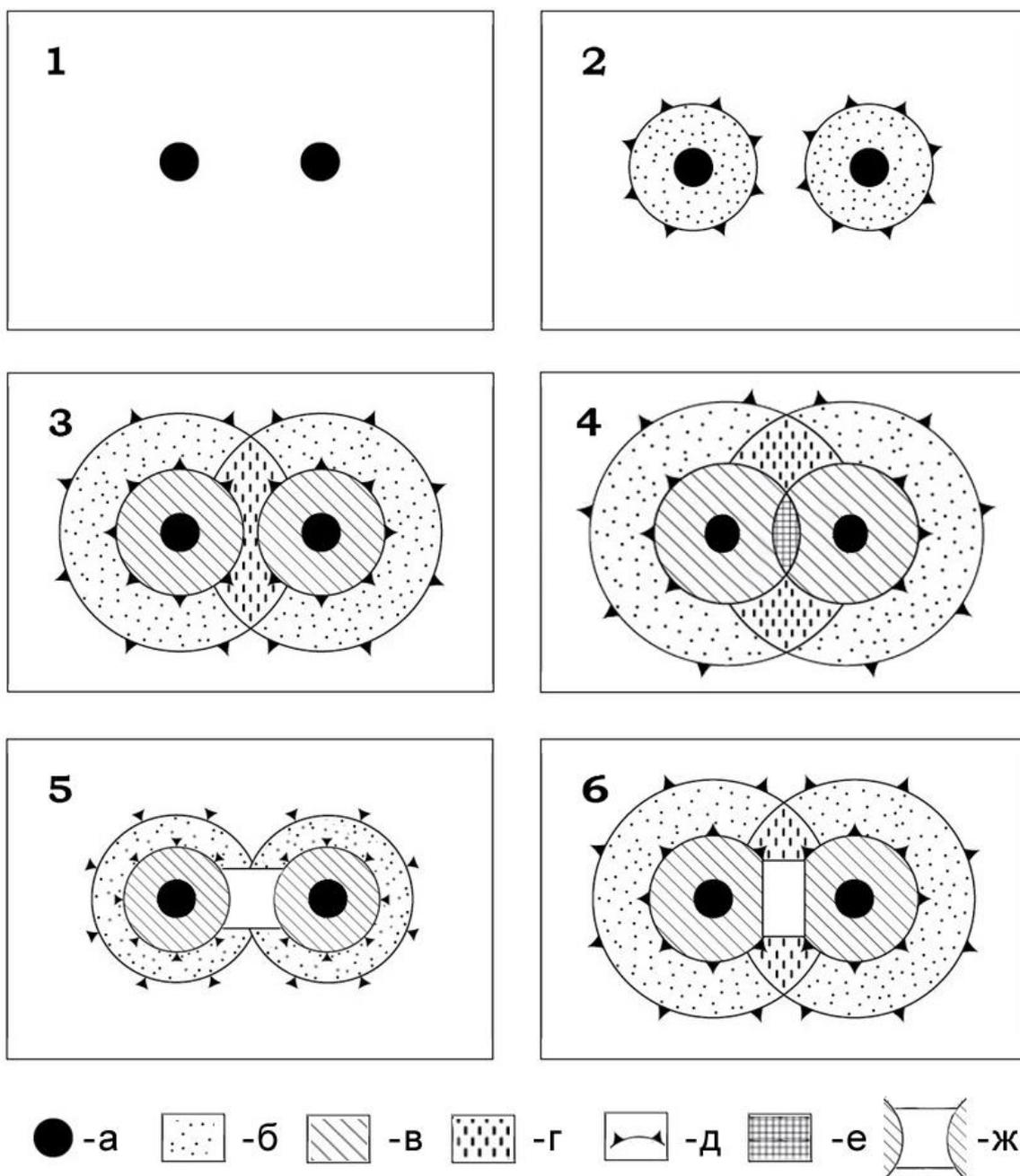


Рис. 27. Взаимодействия семей *F. cunicularia* в комплексе *Fcun1*.

Условные обозначения:

1-6 – этапы взаимодействия семей; а – гнездо-капсула *F. cunicularia*; б – кормовой участок (*КУ*); в – охраняемая территория семьи (*ОТС*); г – территория, совместно используемая соседними семьями; д – границы *КУ* и *ОТС* с векторами их расширения\сужения; е – область межсемейного сражения; ж – локальная нейтральная зона. Пояснения в тексте.

5.3.2. *F. pratensis* – *F. cunicularia*

Мы наблюдали разнообразные взаимодействия рабочих этих видов. От избегания до масштабных и длительных сражений. На углеводных кормушках даже два рабочих *F. pratensis* могли прогнать группу из 10-15 фуражиров *F. cunicularia*. Фуражиры субдоминанта переходили на другие кормушки, на траве они оказывались вне зоны действий доминанта.

Одиночные фуражиры *F. cunicularia* перемещались по всей территории *F. pratensis* по траве. В том числе, по растениям непосредственно над гнездами облигатного доминанта. Часто им удавалось захватывать пищу, и, избегая нападения рабочих *F. pratensis*, приносить ее в свое гнездо. Фуражиров *F. cunicularia*, движущихся по траве, рабочих доминанта почти не преследовали: это пытались делать лишь единичные особи, но быстро прекращали, по-видимому, из-за функциональных различий, описанных в п. 5.2. настоящей главы.

Немногочисленные семьи *F. pratensis*, которые поселились на территории комплекса *Fcun1*, продемонстрировали разнообразные способы взаимодействия с семьями *F. cunicularia*. Семьи *F. pratensis* (**Fp01** и **Fp02**) заняли два гнезда-капсулы, которые в 2003 году принадлежали *F. cunicularia*. На момент обнаружения (в 2009 году) гнезда облигатного доминанта уже имели строение, характерное для этого вида. Их купола были построены из крупных растительных элементов и глины. Позже семья **Fp02** переселилась, разорив еще одно крупное гнездо факультативного доминанта. Далее, с развитием дорожной системы **Fp02**, окружающие его гнезда *F. cunicularia* оказывались брошенными. Зафиксировать моменты нападений не удавалось. Мы лишь отследили развертывание дорог и локализацию уцелевших частей семей *F. cunicularia* (Рис. 28). Брошенные гнезда-капсулы *F. cunicularia* в течение года частично заселяли инфлюэнтные семьи видов *T. caespitum* и *M. lobicornis* [Бургов, 2015].

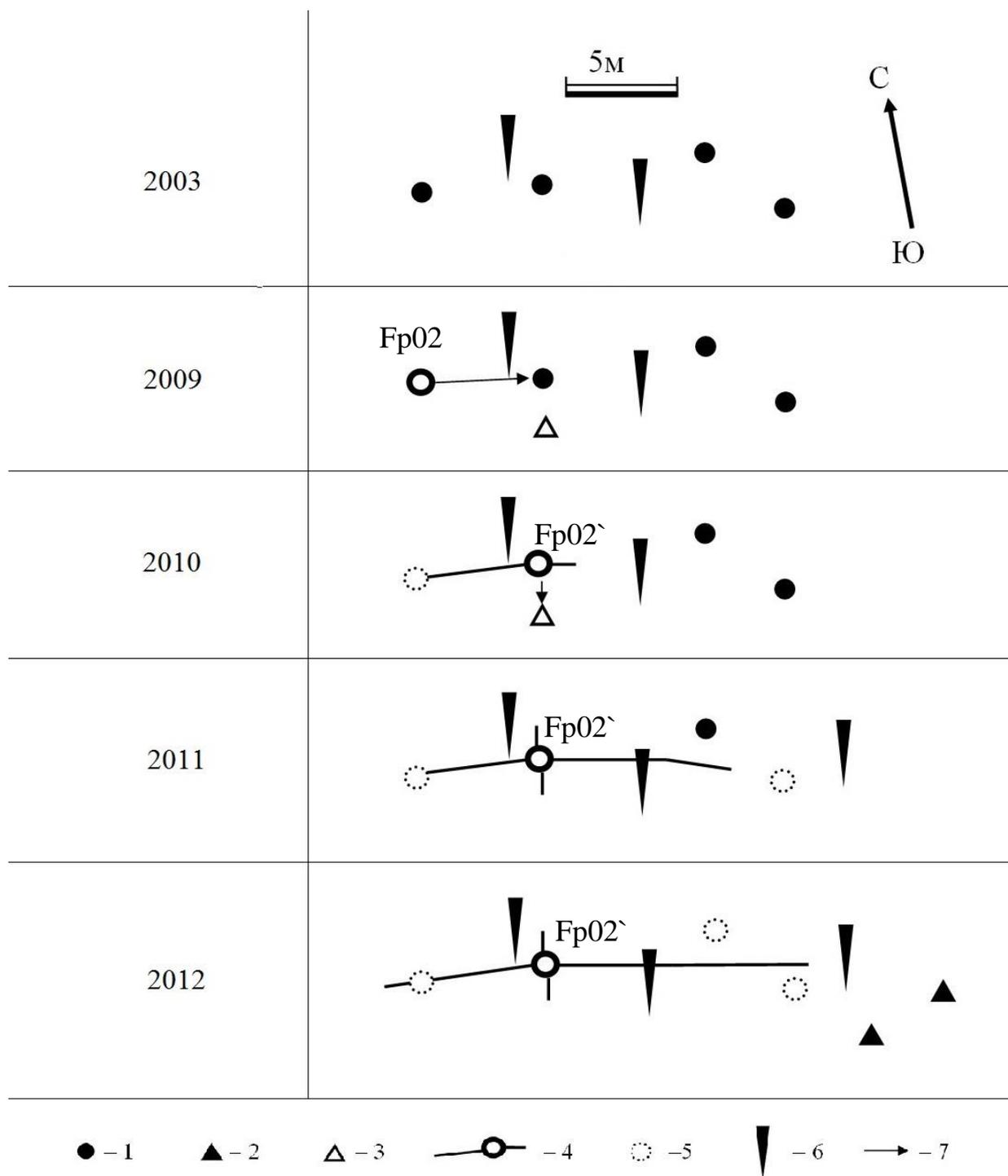


Рис. 28. Трансформация многовидовой ассоциации муравейников с семьей *Formica pratensis* **Fp02** на территории комплекса *Fcun1* [по: Бургов, 2015 с изменениями].

1 – гнездо-капсула *F. cunicularia*, 2 – секционное гнездо *F. cunicularia*, 3 – муравейник *L. niger*, 4 – гнездо *F. pratensis* с кормовыми дорогами, 5 – брошенное гнездо, 6 – кормовое дерево (дуб), 7 – нападение одной семьи на другую.

В 2013 г. началось разворачивание дороги гнезда **Fp01** в сторону группы гнезд-капсул *F. cunicularia*. К концу сезона все гнезда факультативного доминанта, оказавшиеся в секторе дороги, были разорены (Рис. 29).

Происходило это в несколько этапов: 1) весенняя разведка и нападение на ближайшие гнезда, 2) начало разворачивания дороги, 3) летнее нападение на удаленные гнезда-капсулы, 4) разворачивание дороги, использование колоний тлей, принадлежавших семьям разрушенных гнезд.

Первые группы разведчиков *F. pratensis* появились у гнезд *F. cunicularia* через неделю после освобождения куполов от снега – в середине апреля. В первых числах мая группы по 20 ± 5 особей *F. pratensis* обследовали территорию вокруг гнезд **Fcv**, **Fc08**, **Fc08a** и **Fc08b** (Рис. 29). У каждого из гнезд им удавалось убить по 1-3 рабочих *F. cunicularia*. Но, по-видимому, из-за того, что дорога еще не была сформирована, нападение произошло сначала на ближайшее гнездо-секцию – **Fcv**. Это нападение удалось описать от начала и до конца. На основании этого описания можно моделировать остальные нападения [Бургов, 2015].

1 мая 2013 года в полдень на поверхности гнезда **Fcv** собралась группа из 50 рабочих *F. pratensis*. Они начали рыть почву в двух частях гнезда – в районе выходов, пробираясь к верхним камерам гнезда. Через 2 часа после начала вскрытия гнезда с северной стороны *F. pratensis* проникли внутрь, после чего произошел массовый выход рабочих *F. cunicularia* на поверхность (около 100 особей). Нападающие отступили на несколько десятков сантиметров от гнезда [Бургов, 2015].

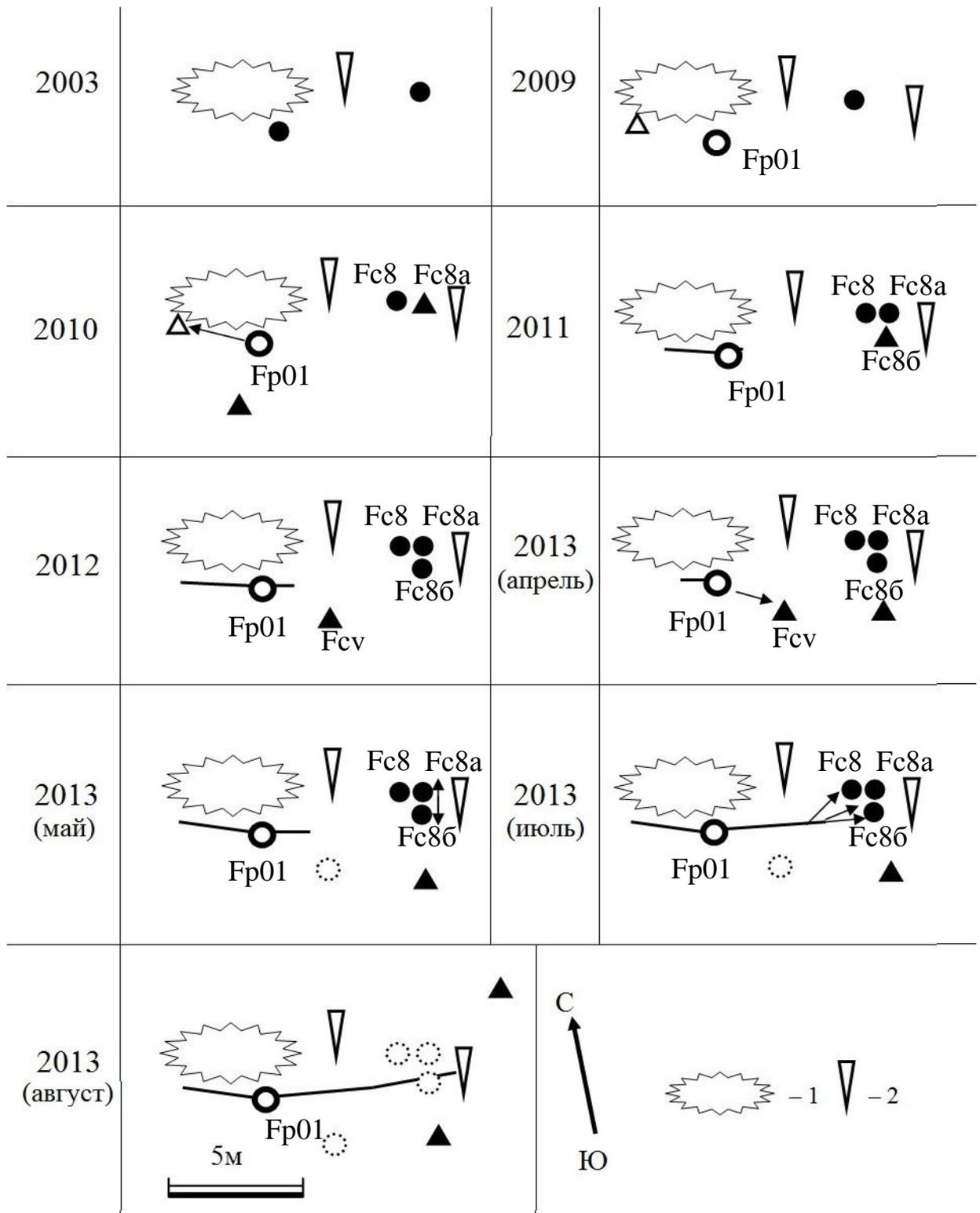


Рис. 29. Трансформация многовидовой ассоциации муравейников с семьей *F. pratensis* **Fp01** на территории комплекса *Fcun1* [по: Бургов, 2015 с изменениями].

Обозначения те же, что на рис. 28, 1 – кустарник, 2 – осина и рябина.

Большая часть вышедших рабочих *F. cunicularia* перемещалась по гнезду и растительности на нем быстро и бесцельно. По видимому, это были внутригнездовые рабочие. Другие рабочие – не более 10% – атаковали фуражиров *F. pratensis*. Те, в свою очередь, собирались в группы и убивали защитников гнезда. Отдельные фуражиры доминанта подбирались к потоку внутригнездовых, ловили их – те почти не сопротивлялись – и уносили в сторону своего гнезда, где их убивали. После поступления добычи в гнездо *F. pratensis*, скорость мобилизации значительно увеличилась [Бургов, 2015].

Количество нападающих в течение десяти минут увеличилось до 250-300 рабочих. Они за 15 мин. очистили поверхность осаждаемого гнезда от рабочих субдоминанта и продолжили проникновение внутрь. Далее *F. pratensis* выносили наружу рабочих *F. cunicularia*, в том числе живых, и с ними двигались к своему гнезду. Временами происходили выходы групп *F. cunicularia* на поверхность, связанные, по-видимому, с вскрытием камер внутри гнезда. Это происходило кратковременно и быстро подавлялось находящимися вокруг рабочими *F. pratensis*. Численность осаждающих продолжала прибывать [Бургов, 2015].

Те особи *F. cunicularia*, которым удавалось покинуть область осады, по траве уходили в сторону от гнезда *F. pratensis* и прятались. На следующий день рабочие *F. pratensis* завершили обследование гнезда. Они извлекли оставшихся внутри гнезда особей *F. cunicularia*, не более 50 особей [Бургов, 2015].

В конце первой декады мая произошло столкновение между семьями **Fc08a** и **Fc08б**, см. п. 5.3.1. настоящей главы. Гнезда были повреждены, но оставались жилыми. До начала июля в сторону этого поселения *F. cunicularia* расширялся кормовой участок *F. pratensis*. На КУ семей **Fc08**, **Fc08a** и **Fc08б** постоянно появлялись рабочие облигатного доминанта [Бургов, 2015].

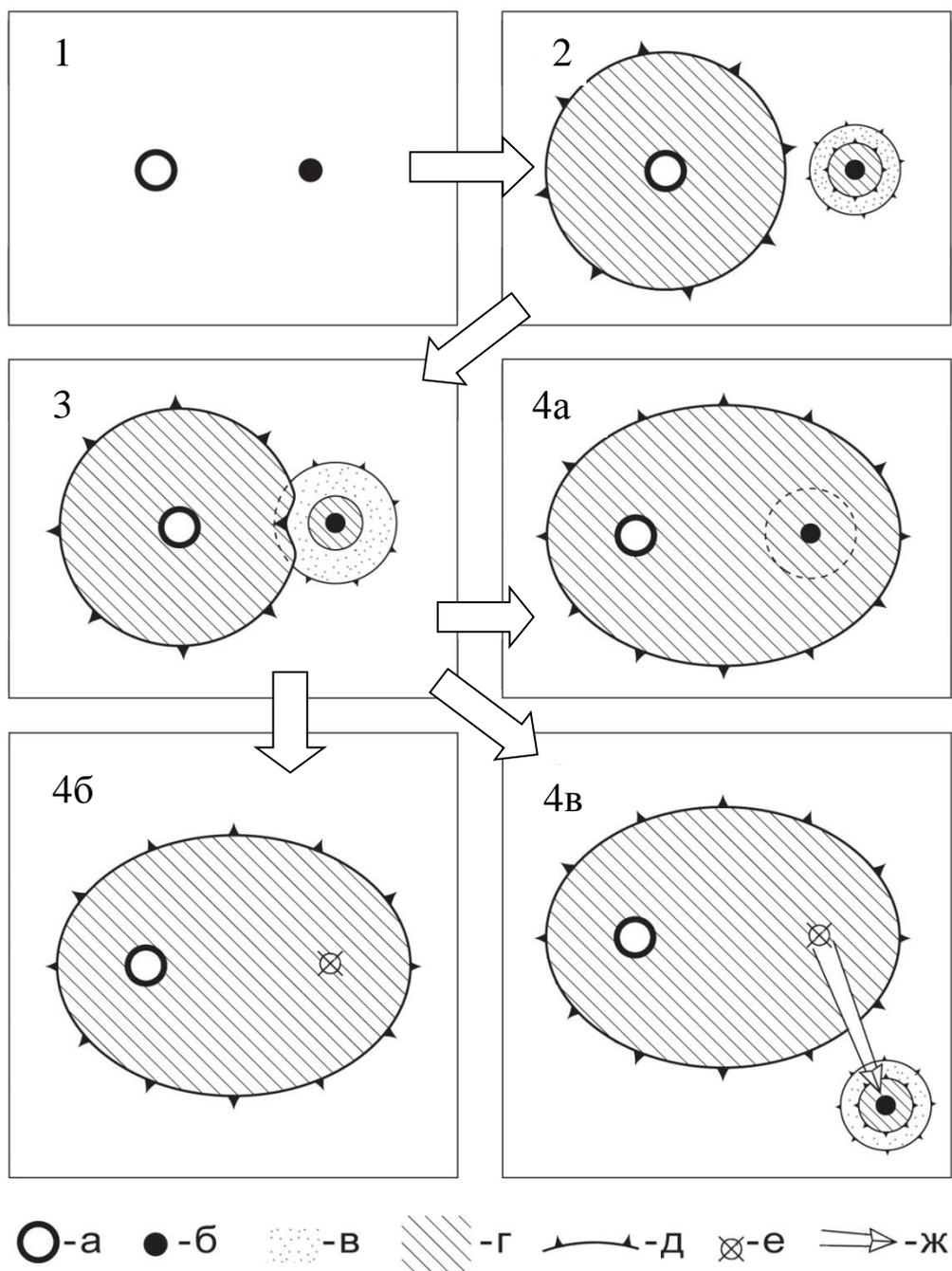


Рис. 30. Взаимодействие семей *F. cunicularia* и *F. pratensis* в комплексе **Fcun1** в 2009-2018 гг.

Условные обозначения:

а – гнездо-капсула *F. pratensis*; б – гнездо-капсула *F. cunicularia*; в – кормовой участок (КУ); г – охраняемая территория семьи (ОТС); д – границы КУ и ОТС с векторами их расширения\сужения; е – покинутое/разоренное гнездо; ж – миграция семьи. Этапы взаимодействия между семьями: 1 – Отсутствие взаимодействий; 2 – Расширение КУ и ОТС; 3 – Ограничение роста части КУ *F. pratensis* во время взаимодействия с семьей *F. cunicularia*. 4а – Потеря ОТС *F. cunicularia*; 4б – Истребление семьи *F. cunicularia*; 4в – миграция семьи *F. cunicularia*.

В первой декаде июля произошло нападение *F. pratensis* на гнезда-капсулы *F. cunicularia* **Fc08**, **Fc08a** и **Fc08b**. К сожалению, мы не зафиксировали начала конфликта и хода истребления, но все крупные колонии тлей, которые использовали семьи *F. cunicularia*, перешли *F. pratensis*. Уцелела часть населения разрушенных гнезд. Эти *F. cunicularia* к августу 2013 г. построили секционное гнездо в нескольких метрах от места сражения (Рис. 29). Таким образом, облигатный доминант за несколько дней почти полностью уничтожил население трех гнезд-капсул факультативного доминанта [Бургов, 2015].

В многовидовых ассоциациях полигона 1 описаны следующие этапы и варианты взаимодействия семей *F. pratensis* и *F. cunicularia* (Рис. 30):

- 1) Отсутствие внегнездовой активности. Весенняя активация, ремонт гнезда.
- 2) Весеннее освоение территории. Отсутствие контактов между семьями. Важно, что кормовой участок *F. pratensis* расширяется быстрее, даже если гнездо облигатного доминанта позже открывается от снега.
- 3) Отражение первых весенних атак *F. pratensis* семьей *F. cunicularia*.
Формирование и сохранение охраняемой территории семьи (ОТС) *F. cunicularia*. Снижение скорости роста кормового участка облигатного доминанта в направлении муравейника *F. cunicularia*.

Далее обычно происходят межсемейные сражения, которые могут приводить к различным результатам:

4А) Критическое уменьшение численности семьи *F. cunicularia*.
Переход ее к роли инфлюэнта в ассоциации, и строительству секционных гнезд.

4Б) Истребление семьи *F. cunicularia*.

4В) Миграция семьи *F. cunicularia*.

5.3.3. Смешанная семья *F. cunicularia* \ *P. rufescens* – *F. pratensis*

На территории между гнездами *F. pratensis* была зарегистрирована смешанная семья *F. cunicularia* и *P. rufescens* в гнезде **Fc096**. В данном разделе для краткости этот социум называется «смешанная семья». В апреле 2014 г. на куполе гнезда **Fc096**, был обнаружен рабочий *Polyergus rufescens*. В течение сезона 2014 г. не удалось обнаружить других рабочих этого вида там же. Но семья произвела в этом году самцов *F. cunicularia*, что означало **возможность** присутствия в гнезде самки(ок) *F. cunicularia* (хотя также существует вероятность, что самцы вывелись из яиц, отложенных рабочими).

В апреле 2015 г. было точно установлено, что в данной семье есть самка *P. rufescens*, – на куполе гнезда появились рабочие особи последнего. Соотношение рабочих вида-хозяина и социального паразита, действовавших на пригнездовой территории, было около 10:1. Рабочие особи *F. cunicularia* занимались строительством гнезда, разведкой, поиском пищи. Рабочие *P. rufescens* взаимодействовали с ними, обследовали пригнездовую территорию, метили отдельные объекты на ней.

В середине апреля на кормовой участок смешанной семьи была проложена кормовая дорога *F. pratensis* и у гнезда стали появляться разведчики доминанта. Первые столкновения рабочих доминантной и субдоминантной (смешанной) семей отличались от тех, что мы наблюдали до этого.

К началу мая взаимодействие рабочих смешанной семьи с разведчиками *F. pratensis* представляло следующую последовательность действий: на обнаруженного рабочего вида-доминанта нападали 2–3 особи *F. cunicularia*. Справиться самостоятельно с *F. pratensis* они не пытались и после непродолжительной борьбы начинали перемещать разведчика к своему гнезду и, чаще всего, затаскивали его внутрь гнезда. Спустя несколько минут из гнезда выбрасывали голову и грудь жертвы. Если на

пути рабочих *F. cunicularia*, насильно перемещавших разведчика *F. pratensis*, встречался рабочий *P. rufescens*, то он умертвлял разведчика без захода в гнездо. Так долгое время рабочие смешанной семьи блокировали разведку, что не позволяло семье *F. pratensis* мобилизоваться и атаковать.

Однако, к середине июля фуражировка *F. pratensis* интенсифицировалась на всей территории семьи. Столкновения между рабочими семьи **Fp01** и смешанной семьи **Fc09б** участились, и во второй половине августа 2015 г. вторжение отомобилизованных рабочих *F. pratensis* на территорию смешанной семьи все же произошло. Тем не менее, защитникам гнезда удавалось сдерживать атаку, рабочие доминанта не добрались до расплода, не инициировали массовое нападение на гнездо. А смешанная семья перешла на существование в режиме подчинения: режим активности сменился на сумеречный. Через неделю после нападения смешанная семья переселилась на распахиваемую часть поля на удалении от территорий обеих семей *F. pratensis* [Бургов, 2018b].

Смешанная семья продемонстрировала 2 варианта взаимодействия с облигатным доминантом:

- 1) Охрана гнезда и пригнездовой территории, уничтожение разведчиков *F. pratensis* с сохранением статуса субдоминанта.
- 2) Эмиграция смешанной семьи из ассоциации.

Таким образом, данная смешанная семья имела некоторые свойства семей облигатных доминантов: она более эффективно, чем одновидовые семьи *F. cunicularia* охраняла свою территорию и вышла из ассоциации (покинула подконтрольную территорию) при интенсификации агрессивных взаимодействий с *F. pratensis*. На модели смешанной семьи *F. cunicularia* и *P. rufescens* можно сформировать представление о функциях смешанных семей временных социальных паразитов (например, *F. pratensis*, рыжих лесных муравьев) в многовидовых ассоциациях. При появлении в семье взрослых рабочих вида-облигатного доминанта смешанная семья, по-

видимому, начинает менять свойства, вести себя более агрессивно. Но, не обладая достаточной для доминирования численностью особей, смешанная семья может играть роль субдоминанта в ассоциации.

5.3.4. *F. cunicularia* – *L. niger*

L. niger обладает эффективной системой мобилизации может формировать крупные поликалические системы. Однако на полигоне 1, на территории комплекса *Fcun1*, в основном, были представлены небольшие семьи этого вида. Чаще всего это были семьи, живущие в секционных гнездах или небольших гнезда-капсулах ($d < 30$ см). Возможности *L. niger* во взаимодействии с доминирующими *Formica* были сильно ограничены численностью особей.

Одиночные фуражиры *F. cunicularia* вели себя осторожно с группами рабочих *L. niger*. При наличии нескольких кормушек, рабочие *L. niger* занимали ту, что расположена на земле. Кормушку на траве занимали *F. cunicularia* [Бургов, 2015]. Тем не менее, периодически между семьями данных видов возникали сражения, в которых обычно побеждали семьи *F. cunicularia*. После сражений на территории, мобилизовавшиеся *F. cunicularia* иногда нападали на гнезда *L. niger*, повреждали их, забирали часть расплода, крылатых.

Зарегистрирован ряд случаев весенних нападений на семьи *L. niger*, еще не приступившие к внегнездовой деятельности, и два случая переселения семей *F. cunicularia* в разоренные муравейники садового муравья.

5.3.5. *F. cunicularia* – *M. rubra*, *M. lobicornis*, *T. caespitum*, *L. umbratus*, *L. flavus*

Исход столкновений на кормушках между рабочими *F. cunicularia*, *M. rubra*, *M. lobicornis* и *T. caespitum* был разным – чаще всего фуражирам *F. cunicularia* удавалось прогнать рабочих подчиненных семей. В остальных

случаях либо фуражиры *F. cunicularia* игнорировали инфлюэнтов, либо рабочие подчиненных семей сами покидали области высокой динамической плотности рабочих факультативного доминанта. Зарегистрированы единичные весенние нападения *F. cunicularia* на гнезда *L. umbratus*, *M. rubra* и *M. lobicornis* [Бургов, 2015], множественные – на семьи *L. flavus*. Зарегистрирован один случай переселения семьи *F. cunicularia* в разоренный муравейник *L. flavus*.

В одном случае семья *F. cunicularia* была истреблена семьей *M. rubra*. Семья *F. cunicularia* переселилась, по-видимому, из-за расширения кормового участка *F. pratensis* на территорию крупного поселения *M. rubra*. После месяца совместного существования семья *M. rubra* напала на семью *F. cunicularia*. Тела муравьев, погибших во время сражения, также долгое время оставались на месте.

5.3.6. *F. pratensis* – *Lasius niger*

В многовидовых ассоциациях с *F. pratensis* семьи *L. niger* наиболее быстро вызывали агрессию доминанта. Рабочие этого вида часто мобилизовались на те же источники пищи, что и *F. pratensis*. Там начинались сражения, и оттуда, оттесняя поток рабочих противника, фуражиры доминанта приходили к гнездам *L. niger*. В случае мобилизации *F. pratensis*, его разоряли в течение нескольких дней [Бургов, 2015]. Также зарегистрированы весенние и осенние нападения *F. pratensis* на ушедшие на зимовку или еще неактивные муравейники *L. niger*.

5.3.7. *F. pratensis* – *M. lobicornis*, *T. caespitum*, *L. umbratus*, *L. flavus*

С остальными членами МАМ облигатный доминант взаимодействовал реже, менее продолжительно и менее напряженно. При приближении рабочих *F. pratensis* фуражиры семей-инфлюэнтов обычно затаивались или убегали. Иногда мы отмечали нападения на рабочих подчиненных семей, несущих добычу. Убийств одиночных фуражиров не отмечено

[Бургов, 2015]. Зарегистрированы весенние и осенние нападения на неактивные семьи *L. umbratus* и *L. flavus*, сражения на кормовом участке с крупной семьей *T. caespitum*. По-видимому, из-за отсутствия добычи, *F. pratensis* плохо на них мобилизовались.

5.3.8. *L. fuliginosus* – *F. cunicularia*, *L. niger*, *L. umbratus*, *L. flavus*

Поселение *L. fuliginosus* располагалось на северной стороне лесополосы, на значительном удалении от поселений *Formica*. Взаимодействия с *F. pratensis* были невозможны, так как дистанция до ближайшего гнезда составляла более 200 метров. Ближайшие муравейники *F. cunicularia* располагались на южной стороне лесополосы. Семьи этого вида практически не взаимодействовали с *L. fuliginosus*. Единственное взаимодействие было зарегистрировано весной 2017 года, когда семья *F. cunicularia* переселилась на территорию *L. fuliginosus*. После нескольких сражений на кормовом участке семья факультативного доминанта вновь переселилась. Были зарегистрированы нападения *L. fuliginosus* на муравейники *L. niger*, *L. umbratus*, *L. flavus*.

5.3.9. Многовидовые ассоциации с *F. cinerea*

В многовидовых ассоциациях муравейников *F. cinerea* показали себя, как доминанты, лучше, чем *F. cunicularia*: на полигоне №5 на территории комплекса гнезд *Fprat1* того же облигатного доминанта – *F. pratensis* отдельные небольшие семьи *F. cinerea* играли роль инфлюэнтов. Однако, развитые поселения *F. cinerea* в многовидовых ассоциациях полигонов 2 и 5 благодаря сохранению структурной целостности успешно завоевывали и удерживали позиции доминантов. Семьи и первичные федерации комплекса *F. cinerea Fcin2* (полигон 4) нападали на муравейники *L. niger* и *L. alienus*, разоряли их. Сам комплекс занимал центральную часть насаждения, и лишь по его периметру регистрировались одиночные муравейники *F. pratensis*.

5.4. СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА АССОЦИАЦИЙ МУРАВЕЙНИКОВ

Вопрос фенологических изменений в многовидовых ассоциациях муравейников в той или иной форме затрагивается в ряде работ. Ф.А. Сейма выделял следующие этапы годичного цикла многовидовых ассоциаций муравейников в таежной зоне (на модели *F. pratensis*–*Myrmica ruginodis*): **активация** (конец апреля/начало мая – начало июня), **стабилизация** (в основном, июнь), **период устойчивого развития**, **дезактивация** (уход внегнездовых рабочих на зимовку) [Сейма, 2008]. Эта схема применима и в наших условиях.

Размеры кормовых участков семей или надсемейных структур, входящих в ассоциации, могут меняться в течение сезона. Показано, что территория семей, входивших в комплекс *Formica polyctena* (Рис. 31), весной росла, летом достигала максимальных размеров, осенью сжималась [Дьяченко, 2017].

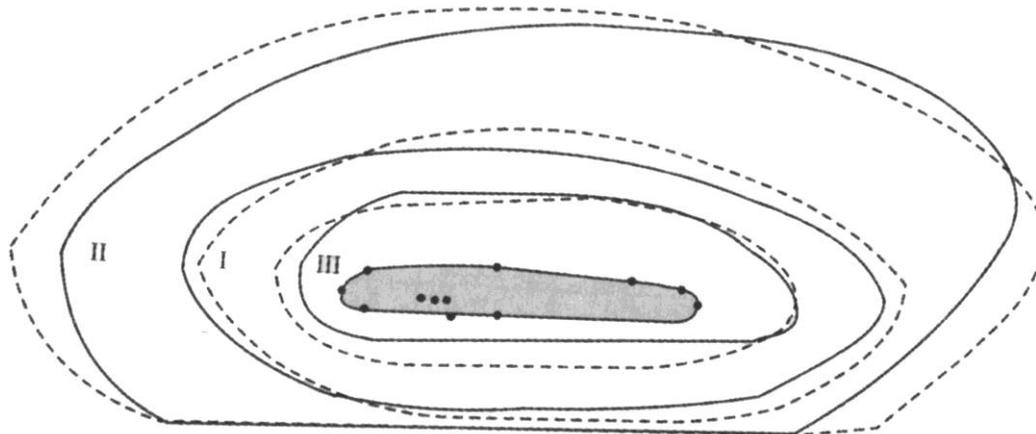


Рис. 31. Зоны действия комплекса муравейников *Formica polyctena* по сезонам. [по: Дьяченко, 2017].

Обозначения: затемненная область – комплекс муравейников; темный кружок – гнездо; непрерывная линия – граница кормового участка 1971 г.; прерывистая линия – граница кормового участка 1972 г. I – май, II – июль, III – сентябрь.

В ходе роста кормовых участков может меняться структура *МММ*: во взаимодействие могут вступать новые семьи. Наиболее яркой иллюстрацией этого процесса из материалов настоящей работы является сезонное изменение территории доминантов (*F. pratensis*, *F. cunicularia*) и сопутствующее изменение межсемейных взаимоотношений (см. п.5.3.1, 5.3.2.).

Принципиально важно, что большую часть сезона члены преобразующихся многовидовых ассоциаций мирно сосуществуют, избегая агрессивных контактов. Этому способствуют различные механизмы «расхождения» в пространстве и времени [Сейма, 1972, 1998; Длусский, 1981]. Если описывать ассоциации только в такие отрезки времени, может сложиться впечатление, что межсемейные агрессивные взаимодействия маловероятны. Тем не менее, периодически возникают ситуации, в которых становится возможными ожесточенные сражения, приводящие к быстрому изменению пространственной и функциональной структуры сообщества [Бургов, 2015].

Это весеннее освоение территории, когда еще не сформирован напочвенный растительный покров, а рабочие уже выходят на территорию за строительным материалом. Появление массовых источников пищи и мобилизация на них семей может привести к пересечению областей высокой динамической плотности доминанта и субдоминанта. По-видимому, именно такие ситуации инициировали нападения на гнезда-капсулы *F. cunicularia* [Бургов, 2015]. Расширение кормового участка облигатного доминанта ведет к увеличению динамической плотности его рабочих на территории и, как следствие, к увеличению вероятности агрессивных взаимодействий с маленькими семьями факультативного доминанта [Бургов, 2015].

Нападение семьи-доминанта на другие семьи может происходить так же, как мобилизация на массовый источник пищи: как только в гнездо

поступает добыча, скорость мобилизации увеличивается. Рабочие семей-субдоминантов и инфлюэнтов в этом случае фактически служат объектом охоты. Доказательством этому служит также то, что сразу после зафиксированных нами нападений *F. pratensis* на *F. cunicularia* и *L. niger* области сражений были чисты, рабочие доминанта уносили убитых особей в гнездо, как добычу. В отличие от этого, после столкновений семей упомянутых факультативных доминантов, тела погибших муравьев еще долго могли оставаться на месте. Кроме того, семьи-доминанты весной и осенью совершают нападения на семьи меньшей численности, которые уже ушли на зимовку или еще не вышли из неё. Видимо, такое поведение связано с недостатком белковой пищи.

У семей видов-герпетобионтов с высокой численностью и эффективной системой мобилизации (например, *L. niger*) больше шансов вызвать на себя агрессию облигатного доминанта. Рабочие подчиненных семей, которые ищут пищу под землей или в подстилке, а также, видимо, не являются привлекательной добычей для охотников доминанта (например, *M. rubra*, *M. lobicornis*, *T. caespitum*), могут долго находиться на территории семьи ОД, избегая нападений [Бургов, 2015].

5.5. ТРАНСФОРМАЦИЯ МНОГОВИДОВЫХ АССОЦИАЦИЙ МУРАВЕЙНИКОВ

В целом, процесс преобразования *МММ* под воздействием облигатного доминанта включал несколько последовательно развивающихся этапов: 1) весенний рост кормового участка облигатного доминанта; 2) увеличение частоты столкновений с рабочими субдоминанта; 3) нападение на гнездо субдоминанта, полное или частичное истребление его населения; 4) захват гнезда, беспрепятственное освоение территории доминантом. Важно отметить, что часто нападения на семьи-субдоминанты, по-видимому, не являются целью деятельности облигатного доминанта, а лишь сопровождают рост его кормового участка. Зачастую разорение гнезд

является результатом сражений на территории, которые происходят вследствие мобилизации особей доминантной и субдоминантной семей [Бургов, 2015]. Исключения составляют моменты весенней или осенней охоты, когда доминанты (и облигатные, и факультативные) нападают на семьи меньшей численности без предварительных сражений на территории.

Разорённое гнездо может стать вспомогательным для семьи-доминанта или даже новым жилищем. Это становится возможным, так как рабочие, участвующие в нападении могут сравнивать условия в своем и в чужом гнезде. Далее они могут переносить внутригнездовых рабочих или расплод в захваченное гнездо. Разоренные и не заселенные доминантом гнезда становятся также доступными для вселения в них семей-инфлюэнтов (см. п.5.3. настоящей главы, Таб. 8) [Бургов, 2015].

На основании результатов наших наблюдений и экспериментов мы предлагаем схему преобразования неполной многовидовой ассоциации муравейников в полную МАМ (Рис. 34):

А – неполная многовидовая ассоциация муравейников, в которой семьи факультативных доминантов контролируют активность и численность семей-инфлюэнтов. Отдельные крупные семьи становятся доминантными: они способны нападать на соседей и отражать их нападения без серьезного ущерба для себя. Доминирующие и субдоминантные семьи могут быть конспецифическими и различаться по уровню численности (как это было в поселении *F. cunicularia*).

Б – появившаяся путём временного социального паразитизма смешанная семья с самкой облигатного доминанта функционирует в тех же условиях: она может быть, как доминантной, так и субдоминантной. При переселении в неполную ассоциацию сформированной семьи ОД (например, путем миграции) этот этап (Б) выпадает.

В – семья облигатного доминанта наращивает численность и начинает активно охранять территорию, что делает почти невозможным нападение на

муравейник со стороны семей-субдоминантов. Семьи факультативных доминантов сохраняют возможность агрессивных взаимодействий между собой и воздействия на инфлюэнтов.

Г – семья облигатного доминанта истребляет или вытесняет семьи факультативных доминантов на периферию ассоциации, или доводит их до численности, при которой они становятся неконкурентноспособными (фактически инфлюэнтными). В областях территории доминанта, где невысока динамическая плотность его рабочих (на периферии или в секторах между дорогами), могут оставаться субдоминантные семьи, сохраняющие возможность воздействовать на численность и активность муравьев инфлюэнтов.

Д – на территории облигатного доминанта остаются только инфлюэнтные семьи, почти не имеющие возможности взаимодействовать между собой. Виды – факультативные доминанты, которые не в состоянии существовать в режиме подчинения (например, *L. niger* в комплексе *Fcun1* по причине использования массовой мобилизации), элиминируются из ассоциации. Те же факультативные доминанты, кто может жить небольшими семьями, не привлекающими к себе внимание ОД, (например, *F. cunicularia* в комплексе *Fcun1*) – остаются [Бургов, 2015].

Для семей, уцелевших после нападения облигатного доминанта, становится необходимым минимизировать взаимодействия с ним на территории. Вариантами такой минимизации становится: 1) активное избегание взаимодействий с рабочими доминанта, подстройка суточного цикла активности под семью ОД. Т.е. переход к статусу инфлюэнта в ассоциации. 2) Миграция семьи в области низкой активности ОД (зоны между дорогами, нейтральные зоны между территориями разных поселений ОД, неудобные для передвижения рабочих ОД части кормового участка). 3) Эмиграция из многовидовой ассоциации муравейников [Бургов, 2015].

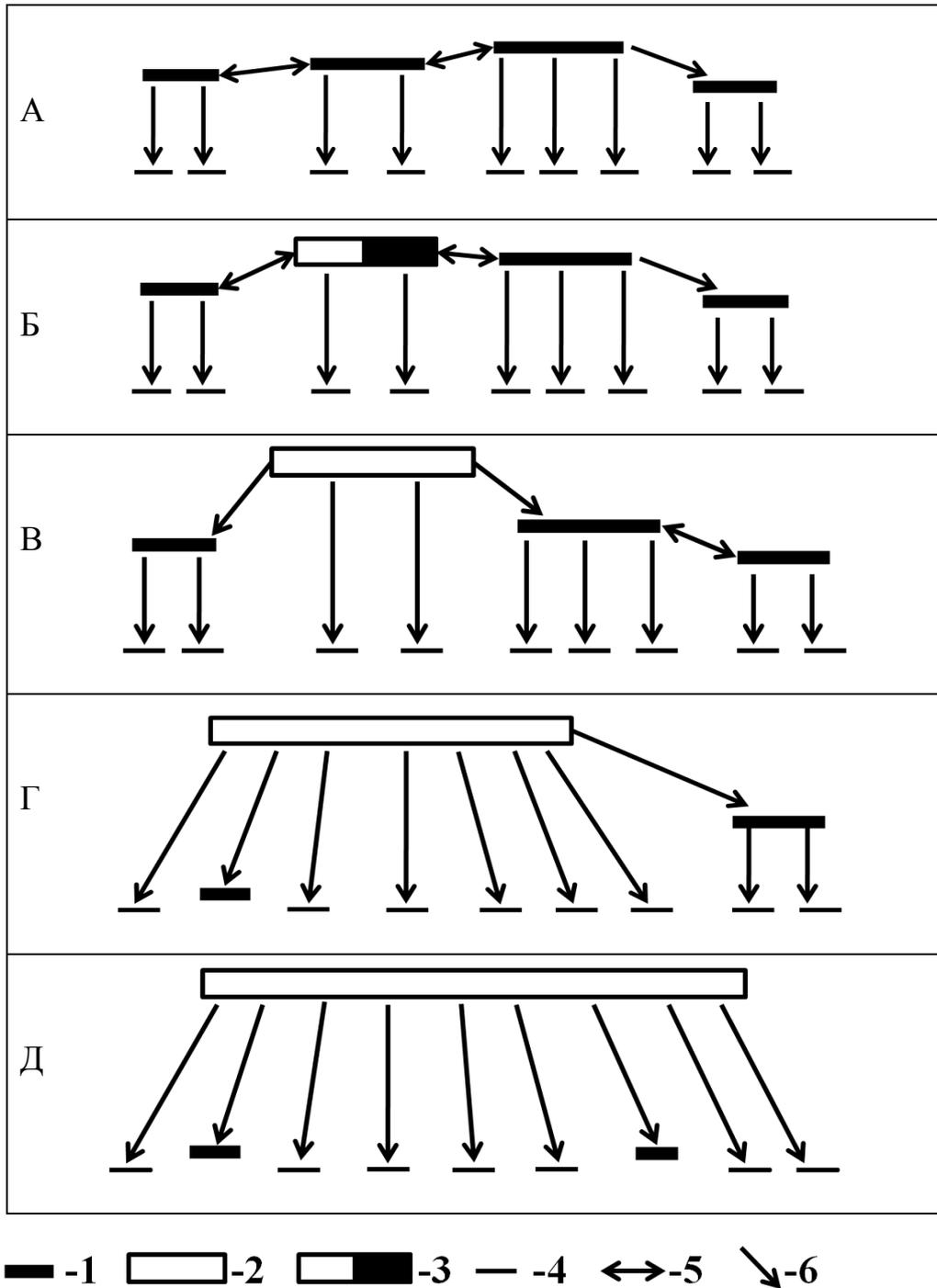


Рис. 32. Общая схема трансформации МАМ под воздействием облигатного доминанта [по: Бургов, 2015, с изменениями].

Условные обозначения: 1 – семья факультативного доминанта, 2 – семья облигатного доминанта, 3 – смешанная семья (временный социальный паразитизм), 4 – семьи-инфлюэнты, 5 – воздействие семьи, имеющей более высокий ранг в ассоциации, на подчиненную, 6 – взаимодействие иерархически близких семей.

В тех ассоциациях, где доступные территория и ресурсная база позволяют семьям расселяться более свободно, чем в рассмотренной нами ситуации, процесс трансформации может не приводить к ситуации Д. Кроме того, тогда остается возможность роста переселившихся семей факультативных доминантов. Они могут вновь становиться субдоминантными (Рис. 34, переход Д → Г) [Бургов, 2015].

5.6. ОБЩИЕ ПРИНЦИПЫ ОРГАНИЗАЦИИ МНОГОВИДОВЫХ АССОЦИАЦИЙ МУРАВЕЙНИКОВ С ФАКУЛЬТАТИВНЫМИ ДОМИНАНТАМИ

Комплекс муравейников вида-факультативного доминанта может быть разрозненным или объединенным, семьи могут выступать как самостоятельные единицы в многовидовых ассоциациях муравейников или объединяться в надсемейные структуры. Одни и те же семьи факультативных доминантов на разных этапах развития поселения могут играть различные роли в *МАМ*.

Семьи одного и того же вида-факультативного доминанта могут занимать разные иерархические позиции в одной *МАМ*. Определение роли семьи в ассоциации, с одной стороны, зависит от функциональных особенностей вида: свойств рабочих, самок, расплода. С другой стороны, определяющими могут оказаться изменяющиеся параметры: численность и структура семьи, наличие\отсутствие надсемейных структур. Важную роль играют соседние семьи. Их воздействие также может ограничивать возможности семьи в ассоциации или даже активно изменять ее иерархический статус.

При рассмотрении многовидовых сообществ муравьев на уровне конкретных ассоциаций становится очевидным приоритет структурного аспекта над видовым. *МАМ* – не совокупность видов, а система семей и/или надсемейных структур. При описании *МАМ* необходимо учитывать структуру поселения входящих в нее видов, по возможности, рассматривая

и ее динамику, возможности развития. На основании оригинальных и литературных данных можно определить следующие варианты структуры поселения видов в ассоциации:

1) Одна семья вида в ассоциации. Этот вариант поселения, несмотря на кажущуюся простоту, содержит множество вариаций. Прежде всего, это касается иерархического положения семьи: оно может быть любым. Главным фактором, определяющим положение семьи в ассоциации – уровень численности особей.

2) Смешанная семья в многовидовой ассоциации. Вне зависимости от того, каким способом образовалась (социальный паразитизм, принятие самки(ок) близкого вида в полигинную семью, объединение семей разных видов) смешанная семья работает как единый элемент в ассоциации. Она может обладать свойствами, отличными от одновидовых семей.

3) Семьи вида изолированы друг от друга внутри одной многовидовой ассоциации. Этот вариант реализуется при разделении территории поселения доминирующей семьей\надсемейной структурой. Т.е. подчиненные семьи одного вида, не контактируя друг с другом, занимают подчиненное положение в ассоциации. Если у каких-то из них сохраняется возможность оказывать значимое ограничительное воздействие на другие семьи, они являются субдоминантными, если нет – инфлюэнтами. В одной *МAM* одновременно могут присутствовать семьи, находящиеся на обеих иерархических позициях.

4) Разрозненные семьи одного вида, контактирующие друг с другом. Такая структура поселения вида внутри многовидовой ассоциации обусловлена стремлением семей к изоляции. При этом семьи вступают в конкурентные отношения друг с другом и могут занимать разные иерархические позиции. В неполной *МAM* с *F. cunicularia* разные семьи этого вида были доминантными и субдоминантными, в полной – субдоминантами и инфлюэнтами.

5) Семьи вида соединены в одну систему. Обычно надсемейные структуры являются доминирующими в многовидовых ассоциациях, так как обладают значительным потенциалом мобилизации, охраны территории и подавления соседних семей.

ВЫВОДЫ ГЛАВЫ 5

1. Большую часть сезона члены преобразующихся многовидовых ассоциаций мирно сосуществуют, избегая агрессивных контактов. Этому способствуют различные механизмы «расхождения» в пространстве и времени. Тем не менее, периодически возникают ситуации, в которых становятся возможными ожесточенные сражения, приводящие к быстрому изменению пространственной и функциональной структуры сообщества.

2. Виды *Serviformica* функционально предрасположены к детальному обследованию и использованию кормовых участков небольшими семьями. Их рабочие способны быстро двигаться по тонкой траве, переносить по ней грузы, избегать контактов с доминантом, уходя в травостой. Эта способность делает возможным использование пригнездовой территории без дополнительных трудовых затрат, таких как расчистка путей для движения фуражиров, прокладка дорог.

3. Рабочие *Formica s. str.* менее приспособлены к движению по траве, чем *Serviformica*. При переноске грузов они выбирают участки с открытой почвой, или иной относительно широкой ровной поверхностью. Поэтому, для обеспечения стабильной фуражировки, семьи *Formica s. str.* расчищают пути транспортировки, и большинство рабочих движется по ним.

4. Различия в способности использовать травостой в качестве транспортного субстрата создают условия для пространственного разделения потоков фуражиров разных видов внутри МАМ. Это обеспечивает возможность одновременного бесконфликтного использования территории летом.

5. Семьи *F. cunicularia* в модельных ассоциациях действовали самостоятельно, конкурировали друг с другом. Потому ОД (*F. pratensis*) удавалось постепенно выводить их из ассоциации, сокращая численность семей (вплоть до их уничтожения) и снижая динамическую плотность фуражиров на территории.

6. В течение ряда лет, а иногда и внутри одного сезона отношения между семьями в ассоциации могут изменяться. Семьи могут менять иерархические позиции: доминирующие семьи становятся субдоминантами и инфлюэнтами, а подчиненные – становятся доминирующими. Взаимодействия между семьями могут меняться от симбиотических с элементами мутуалистических до антагонистических (конкурентных, хищник-жертва). Семьи одного и того же факультативного доминанта могут занимать в многовидовой ассоциации муравейников сразу несколько иерархических позиций.

ОБЩИЕ ВЫВОДЫ

1. У *F. cunicularia* с ростом семьи происходит перестроение секционного гнезда в гнездо-капсулу. Социотомия у *F. cunicularia* протекает по сценарию бинарного деления с образованием эфемерной колонии. Основная форма организации социума у *F. cunicularia* – одинарная семья (семья-колонна). В редких случаях отмечено формирование семей-плеяд из одинарных семей.
2. Рост семьи *F. cinerea* сопровождается строительством дополнительных секций при сохранении связей между ними и формированием мощных гнездовых агрегаций. Потому рост численности семей у *F. cinerea* приводит к образованию первичных федераций.
3. Муравьи *Serviformica* формируют устойчивые комплексы гнезд. У *F. cunicularia* комплексы составлены одинарными семьями, конкурирующими друг с другом при пересечении кормовых участков. У *F. cinerea* благодаря сохранению связей после социотомии поселение выходит на уровень надсемейных структур, сохраняя функциональную целостность.
4. Как *F. cinerea*, так и *F. cunicularia* могут выступать в ассоциациях в качестве доминантов. Устойчивость этой позиции отличается: разрозненность структурных элементов поселения *F. cunicularia* оставляет возможность для конкурентов последовательно занимать их кормовые участки и уменьшать численность семей. Функциональное единство поселений *F. cinerea* позволяет надсемейным структурам этого вида успешно удерживать позицию доминанта в ассоциации.
5. Трансформация неполной многовидовой ассоциации муравейников в полную происходит через ряд стадий: от появления семьи облигатного доминанта до перевода большинства семей (кроме семьи-доминанта) в статус инфлюэнтов. Такие переходы обратимы, трансформация ассоциаций проходит нелинейно.

6. Основной механизм трансформации ассоциаций – межсемейные сражения. Они возникают в местах пересечения зон активности семей, приводят к снижению численности и динамической плотности особей, изменению иерархических позиций взаимодействующих семей.

7. Показана функциональная предрасположенность *Serviformica* и *Coptoformica* к использованию травянистых растений с узкими линейными листьями в качестве субстрата для перемещения. Относительно слабая способность к подобному перемещению у *Fornica* s. str. создает для них необходимость расчистки транспортных путей. На основе этих различий можно выделить внутри рода *Fornica* две экологические группы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Арнольди К.В. Жизненные формы муравьев // ДАН СССР. 1937. Т. 16. № 6. С. 343–345.
- Арнольди К.В., Длусский Г.М. Надсемейство Formicoidea. Семейство Formicidae – Муравьи // Определитель насекомых Европейской части СССР. Т.3, ч.1. Л.: , 1978. С. 519–556.
- Атанасов Н., Длусский Г.М. Фауна на България: Hymenoptera, Formicidae. София: Българск. Акад. наук, 1992. 310 с.
- Брайен М. Общественные насекомые: Экология и поведение. М: Мир: , 1986. 400 с.
- Бургов Е.В. Воздействие облигатных доминантов на *F. cunicularia* Latr. // Поведение, экология и эволюция животных: монографии, статьи, сообщения / Под общ. ред. В.М. Константинова. Т.2. Рязань: НП «Голос губернии», 2011а. С. 52–61.
- Бургов Е.В. Гнездостроение *Formica cunicularia* (Hymenoptera: Formicidae) в полезационной лесополосе // Проблемы почвенной зоологии (Материалы XVI Всероссийского совещания по почвенной зоологии). Под ред. Б.Р. Стригановой. М.: Т-во научных изданий КМК, 2011б. С. 18–19.
- Бургов Е.В. Предпочтения отдельных видов *Formica* s. str и *Serviformica* при выборе субстрата для перемещения // V Всероссийская конференция по поведению животных. Сборник тезисов. М.: Т-во научных изданий КМК, 2012. С. 22.
- Бургов Е.В. Специфика взаимодействия *F. cunicularia* и *F. pratensis* при высокой мощности поселения первого вида // Муравьи и защита леса (Материалы XIV Всероссийского мирмекологического симпозиума 19-23 августа 2013 года) М.: Товарищество научных изданий КМК, 2013. С. 160–163.
- Бургов Е.В. Видеорегистрация поведения муравьев // Проблемы почвенной зоологии (Материалы XVII Всероссийского совещания по почвенной зоологии). Под ред. Б.Р. Стригановой. Москва: Т-во научных изданий КМК, 2014. С. 44–45.
- Бургов Е.В. Многовидовая ассоциация муравейников: переход из неполной в полную ассоциацию // Зоологический журнал. 2015. Т. 94. № 10. С. 1200–1210.
- Бургов Е.В. Пространственно-функциональные структуры у муравьев *Serviformica* (Hymenoptera: Formicidae) // Вестник МГПУ. Серия «Естественные науки». 2016. Т. 24. № 4. С. 19–27.
- Бургов Е.В. Функциональные основы экологической сегрегации видов у муравьев: предварительные данные // Муравьи и защита леса (Материалы XV Всероссийского мирмекологического симпозиума 20-24 августа 2018 года), 2018а. С. 25–31.

- Бургов Е.В. Смешанная семья-субдоминант в многовидовой ассоциации муравейников // XVIII Всероссийское совещание по почвенной зоологии. 22–26 октября 2018 г., Москва, ИПЭЭ РАН. Материалы докладов. Тов-во научн. изданий КМК, 2018b. С. 44–45.
- Бургов Е.В., Московский А.Д. Разработка системы автоматического распознавания объектов на видеозаписи для мирмекологических исследований // Муравьи и защита леса (Материалы XV Всероссийского мирмекологического симпозиума 20-24 августа 2018 года), 2018. С. 32–35.
- Гилёв А.В., Зиновьев А.В., Нестеров А.В. Размерная дифференциация видов и организация многовидовых сообществ у муравьев // Успехи соврем. биол. 2007. Т. 127. № 2. С. 209–213.
- Горюнов Д.Н. Характеристика поселений муравьев *Formica exsecta* в верховьях р. Колыма // Муравьи и защита леса. Мат. XII Всеросс. мирмекол. симп. Новосибирск. 2005. С. 27–30.
- Горюнов Д.Н. Формы организации поселений у муравьев *Formica exsecta* // Успехи соврем. биол. 2007. Т. 127. № 2. С. 203–208.
- Горюнов Д.Н. Территориальные стратегии муравьев // Зоол. журнал. 2010. Т. 89. № 12. С. 1491–1499.
- Горюнов Д.Н. Гнездостроение у муравьев *Formica exsecta* (Hymenoptera, Formicidae) // Зоол. журн. 2015. Т. 94. № 10. С. 1132–1137.
- Градов О.В., Нотченко А.В. О возможности создания телеметрических установок для автоматического мониторинга этологии лесных муравьев и сопоставления с математической моделью // Муравьи и защита леса Мат. XIV Всеросс. мирмекол. симп. М.: КМК, 2013a. С. 40–44.
- Градов О.В., Нотченко А.В. Принципы создания и эксплуатации DIY-лабораторий на чипе для автоматического мониторинга этологии лесных муравьев в сравнении с математической моделью // Муравьи и защита леса Мат. XIV Всеросс. мирмекол. симп., 2013b. С. 45–50.
- Гримальский В.И., Энтин Л.И. Эффективность муравьев *Formica cinerea* и *F. foreli* как энтомофагов // Зоол. журнал. 1972. Т. 51. № 9. С. 1413–1415.
- Гримальский В.И., Энтин Л.И. Серый песчаный муравей (*Formica cinerea*) в Белоруссии // Зоол. журнал. 1980. Т. 59. № 8. С. 1159–1167.
- Гринфельд Э.К. Экология муравьев заповедника «Лес на Ворскле» и его окрестностей // Уч. Зап. ЛГУ. 1939. Т. 28. С. 207–257.
- Демченко А.В. Многовидовые ассоциации муравейников в ельниках Подмосковья // Муравьи и защита леса. Мат. V Всесоюзн. мирмекол. симп. М., 1975. С. 77–82.
- Демченко А.В. Последствия внедрения нового доминанта в многовидовую ассоциацию муравейников // Зоол. журнал. 1979. Т. 58. № 3. С. 370–377.

- Длусский Г.М. Роль муравья *Formica rufa* в лесном биоценозе // Тезисы межвузовской студ. научн. конф. по вопросам биологии, 1958. С. 13–14.
- Длусский Г.М. Охраняемая территория у муравьев // Журн. общ. биологии. 1965. Т. 26. № 4. С. 479–489.
- Длусский Г.М. Муравьи рода *Formica*. М.: Наука, 1967. 214 с.
- Длусский Г.М. Строение гнезд у пустынных муравьев // Зоол. журнал. 1974. Т. 53. № 2. С. 224—236.
- Длусский Г.М. Муравьи саксауловых лесов дельты Мургаба // Насекомые как компоненты биогеоценоза саксаулового леса. М.: Наука, 1975. С. 159–185.
- Длусский Г.М. Температурный режим в гнездах некоторых видов и пути эволюции терморегуляции у муравьев рода *Formica*. // Физиологическая и популяционная экология животных, 1980. С. 13–36.
- Длусский Г.М. Муравьи пустынь. М.: Наука, 1981. 230 с.
- Длусский Г.М. Раскопка гнезда и полная выборка его населения // Муравьи и защита леса: Матер. XIII Всеросс. мирм. симп. Н. Новгород: Изд-во Нижегородского госуниверситета, 2009. С. 257–259.
- Длусский Г.М., Захаров А.А. Заметки по биологии *Formica cinerea imitans* в Воронежском заповеднике // Тр. Воронеж. заповедника. 1967. Т. 67. С. 101 – 106.
- Длусский Г.М., Зрянин В.А. Таблицы для определения видов рода *Formica* // Мониторинг муравьев *Formica*, 2013. С. 52–60.
- Дмитриенко В.К. Значение муравьев в очагах массового размножения сибирского шелкопряда // Охрана природы Красноярского края. Красноярск, 1969. С. 69–72.
- Дмитриенко В.К., Петренко Е.С. Муравьи таежных лесов Сибири. Новосибирск: Наука, 1976. 220 с.
- Дьяченко Н.Г. Методика экспрессивного определения основных параметров муравейников рыжих лесных муравьев // Муравьи и защита леса. Мат. XII Всеросс. мирмекол. симп. Новосибирск, 2005. С. 228–230.
- Дьяченко Н.Г. Рыжие лесные муравьи Беловежской пуши. М.: КМК, 2017. 128 с.
- Заика В.В., Стебаев И.В., Резникова Ж.И. Опыт изучения поведения насекомых в связи с ярусной структурой биоценоза (Odonata, Acridoidea, Formicidae) // Этология насекомых и клещей (пространственная ориентация). Томск, 1977. С. 7–40.
- Захаров А.А. Минимальный размер автономного муравейника *Formica s.str.* и объем искусственного отводка // Лесоведение. 1971. № 6. С. 62–67.
- Захаров А.А. Внутривидовые отношения у муравьев. М.: Наука, 1972. 216 с.
- Захаров А.А. Учет муравейников и термитников // Методы почвенно-зоологических исследований. М.: Наука, 1975а. С. 86–89.
- Захаров А.А. Возможности перемобилизации у пустынных муравьев // Журн. общ. биологии. 1975б. Т. 36. № 2. С. 243–250.

- Захаров А.А. Адаптация семьи муравьев к условиям обитания // Адаптация почвенных животных к условиям среды. М.: Наука, 1977. С. 61–81.
- Захаров А.А. Оценка численности населения комплекса муравейников // Зоологический журнал. 1978. Т. 57. № 11. С. 1656–1662.
- Захаров А.А. Дороги муравьев (вопросы терминологии) // Муравьи и защита леса (Материалы VI Всесоюзного мирмекологического симпозиума). Тарту, 1979. С. 152–155.
- Захаров А.А., Орлова Т.А., Суворов А.А., Демченко А.В. Структура федерации у муравьев *Formica aquilonia* (Hymenoptera, Formicidae) // Зоол. журнал. 1983. Т. 63. № 12. С. 1807–1817.
- Захаров А.А. Номадная территориальность у муравьев рода *Eciton* (Hymenoptera, Formicidae) // Зоологический журнал. 1989. Т. 68. № 12. С. 47–56.
- Захаров А.А. Организация сообществ у муравьев. М.: Наука, 1991. 278 с.
- Захаров А.А. Фрагментация - третий способ социотомии у муравьев // Зоол. журн. 2003. Т. 82. № 1. С. 256–268.
- Захаров А.А. Муравьи: жизнь в лесу // Чтения памяти академика В.Н. Сукачева. XX. Насекомые в лесных биоценозах. /Отв. Ред. Ю.И. Чернов. М.: КМК, 2004. С. 54–82.
- Захаров А.А. Классификация социальных структур у муравьев // Зоол. журнал. 2005. Т. 84. № 10. С. 1272–1288.
- Захаров А.А., Длусский Г.М., Горюнов Д.Н., Гилев А.В., Зрянин В.А., Федосеева Е.Б., Гороховская Е.А., Радченко А.Г. Мониторинг муравьев Формика. М.: КМК, 2013. 99 с.
- Захаров А.А. Муравьи лесных сообществ, их жизнь и роль в лесу. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2015а. 404 с.
- Захаров А.А. Классификация комплексов муравейников // Зоологический журнал. 2015б. Т. 94. № 10. С. 1138–1150.
- Захаров А.А., Горюнов Д.Н. Общие методы полевых экологических исследований // Муравьи и защита леса: Матер. XIII Всеросс. мирм. симп. , 2009. С. 247–256.
- Захаров А.А., Длусский Г.М. Краткие видовые очерки муравьев *Formica* // Мониторинг муравьев Формика. М.: КМК, 2013. С. 61–79.
- Захаров А.А., Захаров Р.А. Феномен смешанных семей у рыжих лесных муравьев // Муравьи и защита леса. Материалы XIII Всероссийского мирмекологического симпозиума. – Н. Новгород: Изд-во Нижегородского госуниверситета. , 2009. С. 160–165.
- Захаров А.А., Захаров Р.А. Иммиграции и формирование смешанных семей у рыжих лесных муравьев (Hymenoptera, Formicidae) // Зоологический журнал. 2010. Т. 89. № 12. С. 1421–1431.
- Захаров А.А., Томпсон Л.Ч. Тоннели и структура территории у полигинной формы огненного муравья *Solenopsis wagneri* (Hymenoptera, Formicidae) // Зоол. журн. 1998. Т. 77. № 8. С. 911–922.

- Исаченко А.. Ландшафтоведение и физико-географическое районирование. М.: Высшая школа, 1991. 366 с.
- Казакова М.В. Флора Рязанской области. Рязань: Русское слово, 2004. 388 с.
- Колбин В.А. Сообщества птиц северного Приамурья на примере Комсомольского и Норского заповедников // 2008.
- Красильников В.А. Экспериментальное изучение первичного плеометроза у дернового муравья *Tetramorium caespitum* // Успехи соврем. биол. 1998. Т. 118. № 3. С. 323–330.
- Кривцов В.А. Рельеф Рязанской области (региональный геоморфологический анализ). Рязань: Изд-во РГПУ им. С.А. Есенина, 1998. 195 с.
- Кривцов В.А. Природный потенциал ландшафтов Рязанской области: Монография. , 2011. Вып. В.А. Кривц. 768 с.
- Кривцов В.А., Водорезов А.В. Особенности строения и формирования рельефа на территории Рязанской области: Монография. Рязань: РГУ им. С.А. Есенина, 2006. 279 с.
- Малышев С.И. Становление перепончатокрылых и стадии их эволюции. М.-Л.: Наука, 1966. 329 с.
- Мариковский П.И. Биология муравья *Formica sanguinea* Latr. (Нум., Formicidae) в условиях Тань-Шаня. // Энтотомол. обозрение. 1967. Т. 46. С. 81–91.
- Мариковский П.И. Наблюдения над биологией муравья-амазонки // Известия АН КазССР. Серия биологическая. 1977. № 2. С. 29–37.
- Мариковский П.И. Муравьи пустынь семиречья. Алма-Ата: Наука. 1979. 274 с.
- Мартин А.И. Весенняя терморегуляция в гнездах северного лесного муравья (*Formica aquilonia* Yagr.) // Изв. АН ЭстССР. Биол. 1980. Т. 29. С. 88–197.
- Мелехов И.С. Лесоведение. М.: Лесная промышленность, 1980. 408 с.
- Мерциев А.В. Новые данные по биологии *Formica uralensis* // Муравьи и защита леса. Мат. XIII Всеросс. мирмекол. симп. Н. Новгород: , 2009. С. 187–191.
- Мордвилко А.К. К биологии и морфологии тлей (Сем. Aphididae Pass.). Часть II. Особенности жизненного цикла и строения тлей в связи с условиями их существования (биология). /А. К. Мордвилко // Труды русского – Т. XXXI. энтотомологического общества, 1901. 949 с.
- Московский А.Д., Бургов Е.В., Овсянникова Е.Е. Зрительный анализатор анимата как основа семантики сенсорной системы робота // Мехатроника, автоматизация, управление. 2018. Т. 19. № 5. С. 336–345.
- Мочек А.Д. Этологическая организация прибрежных сообществ рыб // 1989.
- Новгородова Т.А. Изменчивость поведения муравья *Formica cunicularia* при трофобиозе в зависимости от доступных колоний тлей // Муравьи и защита леса. Мат. X Всеросс. мирмекол. симп. М.: , 1998. С. 41–45.

- Новгородова Т.А. Специализация в рабочих группах муравьев при трофобиозе с тлями // Журн. общ. биологии. 2008. Т. 69. № 4. С. 284–293.
- Новгородова Т.А., Рябинин А.В. Трофобиотические связи муравьев (Hymenoptera, Formicidae) и тлей (Homiptera, Aphidomorpha) в Южном Зауралье // Изв. Саратов. ун-та. Нов. сер. Сер. Химия. Биология. Экология. 2015. Т. 15. № 5. С. 98–107.
- Прокаев В.. Физико-географическое районирование. М.: Просвещение, 1983. 186 с.
- Путятин Т.С. Выбор стратегии фуражировки как механизм сосуществования видов *Myrmica* (Hymenoptera, Formicidae) в многовидовой ассоциации муравьев // Зоологический журнал. 2007. Т. 86. № 6. С. 701–708.
- Резникова Ж.И. Структура кормового участка и система фуражировки у лугового муравья *Formica pratensis* Retz. // Этологические проблемы экологии насекомых Сибири. 1977. Т. Новосибирск. С. 47–59.
- Резникова Ж.И. Формы территориальной организации у лугового муравья *Formica pratensis* Retz. (Hym., Formicidae // Зоол. журнал. 1979. Т. 58. № 10. С. 1490–1499.
- Резникова Ж.И. Межвидовые взаимоотношения у муравьев. Новосибирск: Наука, 1983. 208 с.
- Резникова Ж.И. Межвидовой социальный контроль в сообществах муравьев // Доклады РАН. 1998. Т. 361. № 3. С. 428–430.
- Резникова Ж.И. Новая форма межвидовых отношений у муравьев: гипотеза межвидового социального контроля // Зоол. журнал. 2003. Т. 82. № 7. С. 816–824.
- Резникова Ж.И., Богатырева О.А. Индивидуальное поведение муравьев разных видов на кормовом участке // Зоол. журнал. 1984. Т. 63. № 10. С. 1494–1503.
- Русский М.Д. Муравьи России. Казань, 1905. 798 с.
- Саблин-Яворский А.Д. Становление поселений *Lasius niger* в процессе роста и взаимодействия первичных микросемей // Муравьи и защита леса. Мат. X Всеросс. мирмекол. симп., 1998. С. 20–22.
- Сейма Ф.А. Муравьи центральной и южной части Пермской области // Уч. зап. Перм. гос. пед. ин-та. Пермь. 1969. С. 117–132.
- Сейма Ф.А. Некоторые закономерности пространственного распределения рабочих муравьев в биоценозах // Зоол. журнал. 1972. Т. 51. № 9. С. 1322–1328.
- Сейма Ф.А. Соотношение механизмов пространственно-временного взаимодействия видов в таежных ассоциациях муравейников // Экология. 1987. № 2. С. 77–80.
- Сейма Ф.А. Уровни организации и регуляторные механизмы таежных ассоциаций муравейников // Успехи соврем. биол. 1998. Т. 118. № 3. С. 265 – 282.

- Сейма Ф.А. Ярусное расслоение видов муравьев в биоценозах тайги // Экологические основы стабильного развития Прикамья. Пермь. 2000. С. 190–191.
- Сейма Ф.А. Структура населения муравьев тайги. Пермь: Пермский ГУ., 2008. 166 с.
- Стебаев И.В., Родин С.Н., Ярославцева А.С., Бахтинова В.Н., Никанорова С.Н., Каяндер Л.М. Структура и организация охотничьей территории лугового и черноголового муравьев в степных ландшафтах Западной и Восточной Сибири // Муравьи и защита леса. Мат. III Всес. мирмекол. симпозиума. М.: , 1967. С. 45–48.
- Стебаев И.В. Структура охраняемой территории *Formica pratensis* и взаимодействие муравьев одного и разных видов // Зоологический журнал. 1971. Т. 50. № 10. С. 1504–1519.
- Стебаев И.В., Резникова Ж.И. Система пространственно-временных взаимоотношений в многовидовом поселении степных муравьев // Зоол. журнал. 1974. Т. 53. № 8. С. 1200–1212.
- Стебаев И.В., Резникова Ж.И. Комплекс видов, сопутствующих *Formica pratensis* в степных и полупустынных ландшафтах вдоль рек Иртыш и Или // Муравьи и защита леса. Мат. V Всес. мирмекол. симпозиума. М., 1975. С. 116–119.
- Ткаченко М.Е. Общее лесоводство. М.-Л.: Гослесбумиздат, 1952. 600 с.
- Федосеева Е.Б. Обменные отношения в поселении муравьев *Myrmica rubra* (Hymenoptera: Formicidae) // Успехи соврем. биол. 1998. Т. 118. № 3. С. 331–344.
- Харитонов С.П. Пространственно-этологическая структура колонии околородных птиц // Зоол. журн. 2010. Т. 90. № 7. С. 846–860.
- Объяснительная записка к Государственной геологической карте Российской Федерации. Масштаб 1:100000. Лист № 37(38). М.; СПб.: Изд-во ВСЕГЕИ, 1999. 334 с.
- Геология и полезные ископаемые России. Т. 1: Запад России и Урал. Кн. 1: Запад России / под ред. В.П.К. отв. ред. Б.В. Петров. СПб.: Изд-во ВСЕГЕИ, 2006. 528 с.
- Andersen A.N. A classification of Australian ant communities, based on functional groups which parallel plant life-forms in relation to stress and disturbance // J. Biogeog. 1995. Vol. 22. P. 15–29.
- Andersen A.N. Global ecology of rainforest ants // Ants: standart methods for measuring and monitoring diodiversity. Washington; London: Smithsonian Instit. Press, 2000. P. 25–34.
- Bartz S.H., Hölldobler B. Colony founding in *Myrmecocystus mimicus* Wheeler (Hymenoptera: Formicidae) and the evolution of foundress associations // Behav. Ecol. Sociobiol. 1982. Vol. 10. No. 2. P. 137–147.
- Baxter F., Hole F. Ant (*Formica cinerea*) pedoturbation in a prairie soil // Soil sci. Soc. Amer. proc. 1967. Т. 31. No. 3. P. 425–428.

- Beye M., Neumann P., Chapuisat M., Pamilo P., Moritz R.F.A. Nestmate recognition and the genetic relatedness of nests in the ant *Formica pratensis* // Behav. Ecol. Sociobiol. 1998. Vol. 43. P. 67–72.
- Bolton B. A new general catalogue of the ants of the world. Harvard University Press, Cambridge, MA. 504 p.
- Brian M.V. Food collection by a Scottish ant community // J. Anim. ecol. 1955. Vol. 24. P. 336–351.
- Brian M.V. Segregation of species of the ant genus *Myrmica* // J. Anim. ecol. 1956. Vol. 25. P. 319–337.
- Brown J.H., Davidson D.W. Competition between seed-eating rodents and ants in desert // Science (80-.). 1977. Vol. 196. No. 4292. P. 880–882.
- Bruns H. Beobachtungen zum Verhalten (insbesonder Tagesrhythmus) der roten Waldameise (*Formica rufa*) während des Nahrungserwerbers (Vorläufige Mitteilung) // Z. Tierpsychologie, Tierernahrung., Futtermittelkunde. 1954. T. 11. No. 1. P. 151–154.
- Burd M.C., Aranwela N. Head-on encounter rates and walking speed of foragers in leaf-cutting traffic // Ins. Soc. 2003. Vol. 50. No. 1. P. 3–8.
- Burgov E.V. The Multispecies Formicary Association: the Transition from an Incomplete to a Complete Association // Entomol. Rev. 2015. Vol. 95. No. 8. P. 1010–1020.
- Carrol J.F. Worker size and piracy in foraging ants // Proc. Entomol. Soc. Wash. 1988. Vol. 90. No. 4. P. 495–500.
- Chernenko A., Helanterä H., Sundström L. Colony kin structure and queen recruitment in the ant *Formica fusca* (Hymenoptera: Formicidae) // Myrmecological News. 2012. Vol. 16. P. 93–100.
- Collingwood C.A. The Formicidae (Hymenoptera) of Fennoscandia and Denmark. Klampenborg, Denmark: Scandinavian Science Press Ltd., 1979. 156 p.
- Czechowski W. Mixed colonies of red wood ants (Hymenoptera: Formicidae) // Ann. Zool. 1993. Vol. 34. № 1–5. P. 37–45.
- Czechowski W., Radchenko A., Czechowska W., Vepsäläinen K.. The ants of Poland with reference to the myrmecofauna of Europe. Warszawa: Natura Optima Dux Foundation, 2012. 496 p.
- Czechowski W., Markó B. Uncomfortable protection: *Formica Polycтена* Först. shelters *Formica fusca* L. from *Formica sanguinea* Latr. (Hymenoptera, Formicidae) // Ann. Zool. 2006. Vol. 56. P. 539–548.
- Davidson D.W. Resource discovery versus resource domination in ants: a functional mechanism for breaking the trade-off // Ecol. Entomol. 1998. Vol. 23. P. 484–490.
- Davidson J., Gordon D. Spatial organization and interactions of harvester ants during foraging activity // J R Soc Interface. 2017. Vol. 14. No.135. 24 p.
- Delabie J.H.C. Trophobiosis between Formicidae and Hemiptera (Sternorrhyncha and Auchenorrhyncha): an overview // Neotrop. Entomol. 2001. Vol. 30. P. 501–516.

- Deslippe R.J., Savolainen R. Role of food supply in structuring a population of *Formica* ants // *J. Anim. Ecol.* 1994. Vol. 63. P. 756–764.
- Dobrzanska J. Studies on the division of labour in ants genus *Formica* // *Acta Biol. Exp.* 1959. Vol. 19. P. 57–81.
- Driessen G.J., Raalte A.T., Bruyn G.J. Cannibalism in the red wood ant, *Formica polyctena* (Hymenoptera: formicidae) // *Oecologia* (Berlin). 1984. Vol. 63. P. 13–22.
- Elton C. Territory among wood ants (*Formica rufa*) at Picket Hill // *J. Anim. Ecol.* 1932. Vol. 1. P. 69–76.
- Fisher B.L. A comparison of ant assemblages (Hymenoptera, Formicidae) on serpentine and non-serpentine soils in northern California // *Insectes soc.* 1997. Vol. 44. P. 23–33.
- Forel A. Les Fourmis de la Suisse // *Nouv. Mem. Soc. Helv. Sci. Nat., Zurich.* 1874. Vol. 26. P. 1–447.
- Forel A. The social world of ants. Bradford, 1928.
- Fortelius W., Rosengren R., Cherix D., Chautems D. Queen Recruitment in a Highly Polygynous Supercolony of *Formica lugubris* (Hymenoptera, Formicidae) // *Oikos.* 1993. Vol. 67. No. 2. P. 193–200.
- Gibb H., Stoklosa J., Warton D.I., Brown A.M., Andrew N. R., Cunningham S.A. Does morphology predict trophic position and habitat use of ant species and assemblages? // *Oecologia.* 2015. Vol. 177. No. 2.
- Gibb H., Hochuli D.F. Colonisation by a dominant ant facilitated by anthropogenic disturbance: effects on ant assemblage composition, biomass and resource use // *Oikos.* 2003. Vol. 103. P. 469–478.
- Gibb H., Johansson T. Field tests of interspecific competition in ant assemblages: revisiting the dominant red wood ant // *J. Anim. Ecol.* 2011. Vol. 80. P. 548–557.
- Hannonen M., Helanterä H., Sundström L. Habitat age, breeding system and kinship in the ant *Formica fusca* // *Mol. Ecol.* 2004. Vol. 13. P. 1579–1588.
- Hannonen M., Sundström L. Proximate determinants of reproductive skew in polygyne colonies of the ant *Formica fusca* // *Ethology.* 2002. Vol. 108. P. 961–973.
- Hölldobler B., Lumsden C. Territorial strategies in ants // *Science* (80-.). 1980. Vol. 210. P. 732–739.
- Hölldobler B., Wilson E.O. *The Ants.* Cambridge, Mass.: Harvard univ. press, 1990. 732 p.
- Hölldobler B., Wilson E.O. *The superorganism. The Beauty, Elegance, and Strangeness of Insect Societies.* N.Y.- L.: W.W.Norton & Co, 2008. 522 p.
- Hölldobler B., Wilson E.O. Number of queens—important trait in ant evolution // *Naturwissenschaften.* 1977. Vol. 64. P. 8–15.
- Kaczmarek W. *Bandania nad zespolami mrowek lesnych* // *Ecol. Pol.* 1953. Vol. 1. P. 69–96.
- Keesing F., Young T.P. Cascading consequences of the loss of large mammals in an african savanna // *Bioscience.* 2014. Vol. 64. No. 6. P. 487–495.

- Keller L. Queen number, mode of colony founding, and queen reproductive success in ants (Hymenoptera formicidae) // Ethol. Ecol. Evol. 1991.
- Kneitz G. Trägerverfahren zur futtermittelverteilung bei Waldameisen // Symp. Genet. biol. Ital. 1963. No. 12. P. 38–50.
- Kutter H. Einsame Ameisen // Mitteil. Schweiz. ent. Ges. 1958. Bd. 31. H. 2. S. 177–190.
- Kutter H. Formicidae-Hymenoptera // Insecta Helvetica, S.E.G. Zurich 6, 1977. S. 1–298.
- Lange R. Zur Trennung von *Formica rufa* L. und *Formica polyctena* Foerst. Der artspezifische Duft // Z. angew. Entomol. 1959. Vol. 45. P. 188–197.
- Lebrun E.G., Tillberg C.V., Suarez A.V., Folgarait P.J., Smith, C.R., Holway D.A. An experimental study of competition between fire ants and Argentine ants in their native range // Ecology. 2007. Vol. 88. P. 63–75.
- Lebrun E.G., Feener D.H. When trade-offs interact: Balance of terror enforces dominance discovery trade-off in a local ant assemblage // J. Anim. Ecol. 2007. Vol. 76. P. 58–64.
- Lindström K., Berglind A., Pamilo R. Variation of colony types in the ant *Formica cinerea* // Ins. Soc. 1996. Vol. 43. C. 329–332.
- Lumsden C., Hölldobler B. Ritualized combat and intercolony communication in ants // J. Theor. Biol. 1983. Vol. 100. P. 81–88.
- Mabelis A.A. Wood ants wars // Neth. J. zool. 1979. Vol. 29. No. 4. P. 451–626.
- Markov A., Gilev A., Putyatina T. Structure of mound-building ant settlements (genus *Formica*) in Kuzokotsky Peninsula (northern Karelia) // Biol. Commun. 2017. Vol. 62. No. 2. P. 93–102.
- McNab B.K. The structure of tropical bat faunas // Ecology. 1971. Vol. 52. No. 2. P. 352–358.
- Mori A., D’Ettorre P., Le Moli F. Host nest usurpation and colony foundation in the European amazon ant, *Polyergus rufescens* Latr. (Hymenoptera: Formicidae) // Insectes soc. 1995. Vol. 42. P. 279–286.
- Mori A., Le Moli F. Mating behavior and colony founding of slave-making ant *Formica sanguinea* (Hymenoptera: Formicidae) // J. Insect Behav. 1998. Vol. 11. No. 2. P. 235–245.
- Nixon G.E.J. The Association of Ants with Aphids and Coccids. L.: Common. Inst. of Entomol., 1951. 36 p.
- Novgorodova T.A. Organization of honeydew collection by foragers of different species of ants (Hymenoptera: Formicidae): Effect of colony size and species specificity // Eur. J. Entomol. 2015. Vol. 112. No. 4. P. 688–697.
- Oliver T.H., Leather S.R., Cook J.M. Macroevolutionary patterns in the origin of mutualisms involving ants // J.Evol. Biol. 2008. Vol. 21. C. 1597–1608.
- Oster C.P., Wilson E.O. Caste and ecology in social insects. Princeton: Princeton univ. press, 1978. 352 p.
- Otto D. Die roten Waldameisen. Wittenberg, 1962. 152 s.
- Pamilo P. Genetic differentiation within subdivided populations of *Formica* ants // Evolution (N. Y). 1983. Vol. 37. P. 1010–1022.

- Pamilo P., Rosengren R. Evolution of nesting strategies of ants: genetic evidence from different population types of *Formica* ants // *Biol. J. Linn. Soc.* 1984. Vol. 21. P. 331–348.
- Parr C.L., Sinclair B.J., Andersen A.N., Gaston K.J., Chown S.L. Constraint and competition in assemblages: a cross-continental and modeling approach for ants // *Am. Nat.* 2005. Vol. 165. P. 481–494.
- Parr C.L. Dominant ants can control assemblage species richness in a South African savanna // *J. Anim. Ecol.* 2008. Vol. 77. P. 1191–1198.
- Pirk C.W.W., Neumann P., Moritz, R.F.A., Pamilo P. Intranest relatedness and nestmate recognition in the meadow ant *Formica pratensis* (R.) // *Behav. Ecol. Sociobiol.* 2001. Vol. 49. No. 5. P. 366–374.
- Pisarski B. La structure des colonies polycaliques de *Formica (Coptoformica) exsecta* Nyl. // *Ecol. Pol.* 1972. Vol. 20. No. 12. P. 111–116.
- Pollock G.B., Rissing S.W. Intraspecific Brood Raiding, Territoriality, and Slavery in Ants // *Am. Nat.* 1989. Vol. 133. № 1. P. 61–70.
- Rissing S.W., Pollock G.B. Queen aggression, pleometrotic advantage and brood raiding in the ant *Veromessor pergandei* (Hymenoptera: Formicidae) // *Anim. Behav.* 1987.
- Rissing S.W., Pollock G.B. Pleometrosis and polygyny in ants // *Interindividual behavioral variability in social insects: Boulder: Westview press, 1988.* P. 172–222.
- Rosengren R. Notes regarding the growth of a polycalic system in *Formica uralensis* Ruzsky // *Not. entomol.* 1969. Vol. 49. № 3. P. 211–230.
- Rosengren R. Route fidelity, visual memory and recruitment behaviour in foraging wood ants of the genus *Formica* (Hymenoptera, Formicidae) // *Acta Zool. Fenn.* 1971. Vol. 133. P. 1–105.
- Rosengren R. Foraging strategy of wood ants (*Formica rufa* group). Age polyethism and topographic traditions. // *Acta. Zool. Fenn.* 1977. Vol. 149. P. 1–30.
- Rosengren R. Nest founding in *Camponotus herculeanus* and *Formica fusca* (Hymenoptera: Formicidae) // *Nat. entomol.* 1986. Vol. 66. № 3. P. 121–123.
- Rosengren R., Sundström L. The foraging system of a red wood ant colony (*Formica* s. str.) // *From individual to collective behaviour in social insects. : Experientia Suppl., 1987.* P. 117–138.
- Rosengren R., Sundström L., Fortelius W. Monogyny and polygyny in *Formica* ants: the result of alternative dispersal strategies // *Queen Number Sociality in Insects* (ed. Keller L). Oxford University Press, Oxford., 1993. P. 308–333.
- Rosengren R., Vepsäläinen K., Wuorenrinne H. Distribution, nest densities, and ecological significance of wood ants (the *Formica rufa* group) in Finland // *Bull. SROP II.* 1979. Vol. 3. P. 183–213.
- Sales T.A., Hastenreiter I.N., Ribeiro L.F., Lopes J.F.S. Competitive Interactions in Ant Assemblage in a Rocky Field Environment: Is Being Fast and

- Attacking the Best Strategy? // *Sociobiology*. 2014. Vol. 61. № 3. P. 258–264.
- Sanders N.J., Crutsinger G.M., Dunn R.R., Majer J.D., Delabie J.H.C. An ant mosaic revisited: dominant ant species disassemble arboreal ant communities but co-occur randomly // *Biotropica*. 2007. Vol. 39. P. 422–427.
- Sanders N.J., Gordon D.M. The effects of interspecific interactions on resource use and behavior in a desert ant // *Oecologia*. 2000. Vol. 125. P. 436–443.
- Savolainen R., Deslippe R.J. Facultative and obligate slavery in Formicine ants: frequency of slavery, and proportion and size of slaves // *Biol J. Linn. Soc.* 1996. Vol. 57. P. 47–58.
- Savolainen R., Vepsäläinen K. A competition hierarchy among boreal ants: impact on resource partitioning and community structure // *Oikos*. 1988. Vol. 51. P. 135–155.
- Savolainen R., Vepsäläinen K. Niche differentiation of ant species within territories of the wood ant *Formica polyctena* // *Oikos*. 1989. Vol. 56. P. 3–16.
- Schleip W. Die Richtungskörperbildung Untersuchungen an Ameisen. // *Z. vergl. Physiol.* 1908. Bd. 25. S. 350–378.
- Schmidt G. Sekretionsphasen und cytologische Beobachtungen zur Funktion der Oenocyten während der Puppenphase verschiedener Kasten und Geschlechter von *Formica polyctena* Forst. (Insecta, Hymenoptera, Formicidae) // *Z. Zellforsch.* 1961. Bd. 55. S. 707–723.
- Seifert B. *Formica lusatica* n. sp. - a sympatric sibling species of *Formica cunicularia* and *Formica rufibarbis* (Hymenoptera, Formicidae) // *Abh. Ber. Naturkundemus. Görlitz*. 1997. Vol. 69. No. 5. P. 3–16.
- Seifert B., Schultz R. A taxonomic revision of the *Formica rufibarbis* Fabricius, 1793 group (Hymenoptera: Formicidae) // *Myrmecological News*. 2009. Vol. 12. P. 255–272.
- Slipinski P. Temperature-related foraging risk in temperate climate ants (Hymenoptera: Formicidae) // *North. West. J. Zool.* 2017. Vol. 13. No. 1. P. 1–5.
- Slipinski P., Zmihorski M. Changes in the speed of ants as a result of aggressive interactions // *Insect Sci.* 2017. Vol. 24. P. 842–852.
- Sudd J.H. The Transport of Prey By Ants // *Behaviour*. 1965. Vol. 25. No. 3. P. 234 – 271.
- Topoff H. An ant nest hat facilitates removing at all stages at development // *Ann. Entomol. Soc. Amer.* 1975. Vol. 68. No. 1. P. 182–183.
- Topoff H. Slave-making ants // *Amer. sci.* 1990. Vol. 78. P. 520–528.
- Torossian C. Importance quantitative des oeufs abortifs d'ouvrières dans le bilan trophique de la colonie de la fourmi *Dolichoderus quadripunctatus* // *Insectes. Soc.* 1979. Vol. 26. P. 295–299.

- Vepsäläinen K., Savolainen R., Tiainen J., Vilen J. Successional changes of ant assemblages: from virgin and ditched bogs to forests // *Ann. Zool. Fenn.* 2000. Vol. 37. P. 135–149.
- Wasmann E. Die zusammengesetzten Nester und gemischten Kolonien der Ameisen. 1891. 262 s.
- Wasmann E. Über das Wesen und den Ursprung der Symphylie // *Biol. Zbl.* 1910. Bd. 30. S. 3–5.
- Wasmann E. Die Larvenernährung bei den Ameisen und Theorie der Trophallaxis // *Mem. Pontif. Acad. Rom. dei Nuovi Lincei.* 1923.
- Way M.J. Mutualism between ants and honeydew producing Homoptera // *Annu. Rev. Entomol.* 1963. Vol. 8. P. 307–344.
- Weir J. Polyethism in workers of the ant *Myrmica* // *Insectes soc.* 1958. Vol. 5. P. 97–128.
- Wheeler W.M. A new type of social parasitism among ants // *Bull. Amer. Museum Natur. Hist.* 1904. Vol. 20. P. 347–375.
- Wheeler W.M. *Ants, their structure, development and behavior.* N.Y., 1910. 666 p.
- Wheeler W.M. Colony founding among among ants, with an account of some primitive Australian species // *Harvard Univ. Press.* 1933. P. 179.
- Wilson E.O. *The insect societies.* Cambridge: Belknap press., 1971. 548 p.
- Zakharov A.A. Observer ants: storers of foraging area information in *Formica rufa* L. (Hymenoptera, Formicidae) // *Insectes Soc.* 1980. Vol. 27. No. 3. P. 203–211.
- Zakharov A.A. Dominance systems in zonal multispecies ant communities // *Russ. Entomol. journal.* 2002. Vol. 11. No. 1. P. 49–56.
- Zakharov A.A. Monogyny and polygyny in the life of nest // *Russ. Entomol. J.* 2011. Vol. 20. No. 3. P. 341–344.
- Zhu D., Chapuisat M., Pamilo P. Highly variable social organisation of colonies in the ant *Formica cinerea* // *Hereditas.* 2003. Vol. 139. P. 7–12.

ПРИЛОЖЕНИЯ

Мониторинг муравьев *Формика*

Форма 3

(3-й – модельный уровень)

ПАСПОРТ

комплекса муравейников

Регион Рязанская область

Район Рыбновский

Ближайший населенный пункт д. Сидоровка

Элемент ландшафта Склон южной экспозиции на междуречье Оки и Вожи
(плакор, склон, терраса, пойма)

Лес Полезащитная лесополоса (БОс+ДЛ), 65-70 лет

(состав, возраст, полнота, тип леса, естественный лес или культуры)

Расположение муравейников вдоль южного края лесополосы

(внутри насаждения, по опушке, вокруг полян, у болота, вдоль просеки или дороги т.д.)

Вид муравьев *F. cunicularia*

Краткая характеристика комплекса.

Гнезда *F. cunicularia*.

Год учета	Число гнезд в комплексе по размерным классам							Мощность $\sum S$, м ² (для гнезд-капсул)
	Всего гнезд	Секцион-ных	Капсул (Всего)	d 15-30 см	d 35-50 см	d 55-70 см	d 75-100 см	
2009	25	1*	24	5	12	6	0	3,87
2010	26	3*	23	8	8	6	0	3,77
2011	44	13	31	2	17	10	2	5,9
2012	33	8	25	4	14	6	1	4,45
2013	34	11	23	3	14	5	1	3,7
2014	19	7	12	2	8	2	0	1,64
2015	18	5	13	5	5	3	0	1,67
2016	16	5	11	4	4	3	0	1,34
2017	17	5	12	5	5	2	0	1,36
2018	16	4	12	6	5	1	0	1,24

*- в эти годы специальные учеты секционных гнезд не проводились.

Соседствующие семьи *F. pratensis*:

Год учета	Число гнезд в комплексе по размерным классам d, см						Мощность $\sum S$, м ²
	Всего	20-40	45-60	65-80	85-100	>100	
2009	2	1	1	0	0	0	0,28
2010	2	2	0	0	0	0	0,25
2011	2	0	2	0	0	0	0,44
2012	2	0	2	0	0	0	0,48

2013	2	0	2	0	0	0	0,57
2014	2	0	1	1	0	0	0,61
2015	2	0	1	1	0	0	0,61
2016	2	0	2	0	0	0	0,57
2017	2	0	2	0	0	0	0,57
2018	2	0	2	0	0	0	0,57

Дополнительная информация: Комплекс находится под постоянным антропогенным давлением

Лесополоса расположена между двух постоянно возделываемых полей.

(наличие лесосек, широких разрывов, дорог, следов пожара, рекреационные нагрузки и др. антропогенные нарушения)

Отметки о повреждениях комплекса Периодически гнезда *Formica* повреждаются во время с/х работ.

Сведения о режиме наблюдения комплекса: отмечен ранее – в 2003 году; под периодическим наблюдением с 2009 года.

Фамилия, имя отчество учетчика	Бургов Е.В.		
Место работы, учебы или профессия	ИПЭЭ РАН		
E-mail	eugene_b89@mail.ru		
Дата заполнения (отправления) карточки	20.01.2017 г.		
Дата регистрации		№	

Приложения: 1) карта-схема комплекса; 2) ведомость инвентаризации комплекса

Мониторинг муравьев Формика

Форма 2

(2-й – базовый уровень)

УЧЕТНАЯ КАРТОЧКА

комплекса муравейников

Регион Рязанская областьРайон Рязанский районБлижайший населенный пункт г. РязаньЭлемент ландшафта Склон южной экспозиции

(плакор, склон, терраса, пойма)

Лес Березовая посадка

(состав, возраст, полнота, тип леса, естественный лес или культуры)

Определение муравьев *F. cunicularia*Взятие проб из гнезд 4 пробы

(число проб, куда отданы на определение)

Размеры комплекса С(М – до 10 жилых гнезд; С – 10-30; К – 30-100; Г – >100 жилых гнезд) Дистанции между взрослыми гнездами Б, С (А – <2 м; Б – 3-6 м; С – ≥7 м)

Размерный состав гнезд (для групп С, К, Г – по данным не менее 20 гнезд: d – диаметр основания купола; h – высота купола; H – общая высота гнезда от поверхности почвы. Все размеры – по 5- см шкале)

Год учета	Число жилых гнезд по классам d, см				Σ гнезд в выборке
	15-30	35-50	55-70	75-100	
2013	7	5	2	0	14
2015	6	6	1	0	13

Преобладающая форма купола осмотренных гнезд: плоская.

Заращение гнезд травой: среднее – 0,3-0,5.

Доля сильно поврежденных гнезд от общего их числа Что есть "сильно поврежденных"???
(доля от 0,1 до 1,0; единично; нет)Наличие брошенных гнезд единично
(регулярно; единичные; не видно)Расположение небольших жилых муравейников ($d \leq 60$) единично
(регулярно, только вблизи поломанных гнезд, единично, нет)

Дополнительная информация _____

(наличие лесосек, широких разрывов, дорог, следов пожара, рекреационные нагрузки и др. антропогенные нарушения, поломки гнезд, брошенные гнезда)

Режим наблюдения комплекса: обнаружен впервые.

Фамилия, имя отчество учетчика	Бургов Е.В.		
Место работы, учебы или профессия	ИПЭЭ РАН		
E-mail	eugene_b89@mail.ru		
Дата заполнения (отправления) карточки	21.01.2017		
Дата регистрации		№	

Мониторинг муравьев Формика

Форма 2

(2-й – базовый уровень)

УЧЕТНАЯ КАРТОЧКА

комплекса муравейников

Регион Рязанская область

Район Рязанский район

Ближайший населенный пункт с. Алеканово

Элемент ландшафта Надпойменная терраса

(плакор, склон, терраса, пойма)

Лес Луг: злаково-клубничное разнотравье.

(состав, возраст, полнота, тип леса, естественный лес или культуры)

Определение муравьев *F. cunicularia*

Взятие проб из гнезд 6 проб

(число проб, куда отданы на определение)

Размеры комплекса М

(М – до 10 жилых гнезд; С – 10-30; К – 30-100; Г – >100 жилых гнезд) Дистанции между взрослыми гнездами С (А – <2 м; Б – 3-6 м; С – ≥7 м)

Размерный состав гнезд (для групп С, К, Г – по данным не менее 20 гнезд: d – диаметр основания купола; h – высота купола; Н – общая высота гнезда от поверхности почвы. Все размеры – по 5- см шкале).

Краткая характеристика комплекса.

Гнезда *F. cunicularia*.

Год учета	Число жилых гнезд по классам d, см				Σ гнезд в выборке
	15-30	35-50	55-70	75-100	
2012	2	1	2	2	7
2014	0	1	1	1	3

Соседствующие семьи *F. pratensis*:

Год учета	Число гнезд в комплексе по размерным классам d, см					
	Всего	20-40	45-60	65-80	85-100	>100
2012	1	1	0	0	0	0
2014	1	0	1	0	0	0

Преобладающая форма купола осмотренных гнезд: сферическая, неправильная.

Заращение гнезд травой: среднее – 0,3-0,5.

Наличие брошенных гнезд единично

(регулярно; единичные; не видно)

Расположение небольших жилых муравейников (d ≤ 60) единично

(регулярно, только вблизи поломанных гнезд, единично, нет)

Режим наблюдения комплекса: обнаружен впервые.

Фамилия, имя отчество учетчика	Бургов Е.В.		
Место работы, учебы или профессия	ИПЭЭ РАН		
E-mail	eugene_b89@mail.ru		
Дата заполнения (отправления) карточки	21.01.2017		
Дата регистрации		№	

Мониторинг муравьев Формика

Форма 2

(2-й – базовый уровень)

УЧЕТНАЯ КАРТОЧКА

комплекса муравейников

Регион Рязанская областьРайон Рязанский районБлижайший населенный пункт с. АгропустыньЭлемент ландшафта Надпойменная терраса р. Старица

(плакор, склон, терраса, пойма)

Лес Антропогенно трансформированная территория

(состав, возраст, полнота, тип леса, естественный лес или культуры)

Определение муравьев *F. cinerea*Взятие проб из гнезд 10 проб

(число проб, куда отданы на определение)

Размеры комплекса С

(М – до 10 жилых гнезд; С – 10-30; К – 30-100; Г – >100 жилых гнезд) Дистанции

между взрослыми гнездами А (А – <2 м; Б

– 3-6 м; С – ≥7 м)

Размерный состав гнезд (для групп С, К, Г – по данным не менее 20 гнезд: d – диаметр основания купола; h – высота купола; Н – общая высота гнезда от поверхности почвы.

Все размеры – по 5- см шкале)

Год учета	Число жилых гнезд по числу выходов в гнезде (гнездовой агрегации)						Σ гнезд в выборке
	≤10	11-50	51-100	101-200	200-500	>500	
2016	4	6	2	1	0	0	13

Режим наблюдения комплекса: отмечен ранее, в 2009 г.

Фамилия, имя отчество учетчика	Бургов Е.В.		
Место работы, учебы или профессия	ИПЭЭ РАН		
E-mail	eugene_b89@mail.ru		
Дата заполнения (отправления) карточки	21.01.2017		
Дата регистрации		№	

Мониторинг муравьев Формика

Форма 2

(2-й – базовый уровень)

УЧЕТНАЯ КАРТОЧКА

комплекса муравейников

Регион Рязанская областьРайон Клепиковский районБлижайший населенный пункт с. ГришиноЭлемент ландшафта Надпойменная терраса р. Воровки

(плакор, склон, терраса, пойма)

Лес Опушка мертвопокровного сосняка

(состав, возраст, полнота, тип леса, естественный лес или культуры)

Определение муравьев *F. cinerea*Взятие проб из гнезд 2 пробы (гнездовая агрегация №6)

(число проб, куда отданы на определение)

Размеры комплекса М

(М – до 10 жилых гнезд; С – 10-30; К – 30-100; Г – >100 жилых гнезд)

Дистанции между взрослыми гнездами А

(А – <2 м; Б – 3-6 м; С – ≥7 м)

Размерный состав гнезд (для групп С, К, Г – по данным не менее 20 гнезд: d – диаметр основания купола; h – высота купола; Н – общая высота гнезда от поверхности почвы.

Все размеры – по 5- см шкале)

Год учета	Число жилых гнезд по числу выходов в гнезде (гнездовой агрегации)						Σ гнезд в выборке
	≤10	11-50	51-100	101-200	200-500	>500	
2014	4	2	0	0	1	0	7

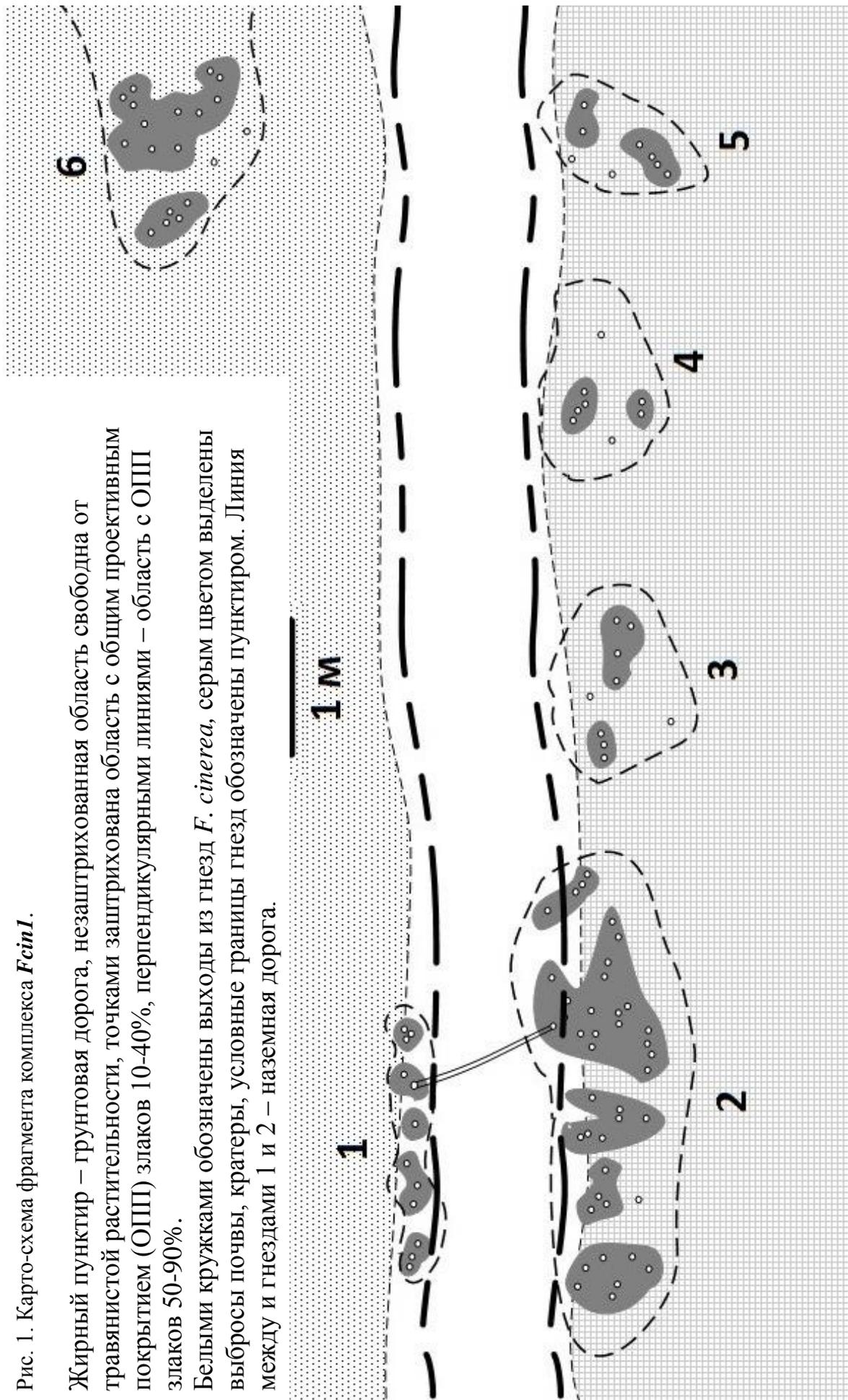
Режим наблюдения комплекса: обнаружен впервые.

Фамилия, имя отчество учетчика	Горюнов Д.Н., Бургов Е.В.		
Место работы, учебы или профессия	ИПЭЭ РАН		
E-mail	eugene_b89@mail.ru		
Дата заполнения (отправления) карточки	21.01.2017		
Дата регистрации		№	

Рис. 1. Карто-схема фрагмента комплекса *Fcin1*.

Жирный пунктир – грунтовая дорога, незаштрихованная область свободна от травянистой растительности, точками заштрихована область с общим проективным покрытием (ОПП) злаков 10-40%, перпендикулярными линиями – область с ОПП злаков 50-90%.

Белыми кружками обозначены выходы из гнезд *F. cinerea*, серым цветом выделены выбросы почвы, кратеры, условные границы гнезд обозначены пунктиром. Линия между гнездами 1 и 2 – наземная дорога.



Мониторинг муравьев Формика

Форма 2

(2-й – базовый уровень)

УЧЕТНАЯ КАРТОЧКА

комплекса муравейников

Регион Рязанская областьРайон Клепиковский районБлижайший населенный пункт с. ГришиноЭлемент ландшафта Надпойменная терраса р. Воровки

(плакор, склон, терраса, пойма)

Лес Березовая лесополоса

(состав, возраст, полнота, тип леса, естественный лес или культуры)

Определение муравьев *F. pratensis*Взятие проб из гнезд 2 пробы

(число проб, куда отданы на определение)

Размеры комплекса М

(М – до 10 жилых гнезд; С – 10-30; К – 30-100; Г – >100 жилых гнезд) Дистанции

между взрослыми гнездами Д (А – < 3-4м; Б – 5-10 м; С – 15-20 м; Д – ≥ 30 м)

Размерный состав гнезд (для групп С, К, Г – по данным не менее 20 гнезд: d – диаметр основания купола; h – высота купола; H – общая высота гнезда от поверхности почвы.

Все размеры – по 5- см шкале)

Год учета	Число жилых гнезд по классам d, см						Σ гнезд в комплексе
	≤40	45-60	65-100	85-100	100-120	>120	
2014	2	1	1	0	0	0	4

Преобладающая форма купола осмотренных гнезд: плоская.

Заращение гнезд травой: среднее – 0,3-0,5.

Доля сильно поврежденных гнезд от общего их числа _____
(доля от 0,1 до 1,0; единично; нет)Наличие брошенных гнезд единично

(регулярно; единичные; не видно)

Режим наблюдения комплекса: обнаружен впервые.

Фамилия, имя отчество учетчика	Бургов Е.В.		
Место работы, учебы или профессия	ИПЭЭ РАН		
E-mail	eugene_b89@mail.ru		
Дата заполнения (отправления) карточки	21.01.2017		
Дата регистрации		№	

Ведомость описания индивидуального поведения на установке с двухъярусными кормовыми полями, фрагмент.

Полигон: Малинки.

Модельный вид: *Formica exsecta*

№ особи	Дорожка (мм)	Напр.	Действия	Пробег (да,нет)	Время (с)	Кадры (Ед)	Прыжок (да, нет)	Движение боком (да,нет)
241	4	н	б,о,б,о,к,б	да	6	26	нет	нет
242	4	в	б,о,к,б	да	6	3	нет	нет
243	4	в	б,о,б	да	5	3	нет	нет
244	4	в	б,о,б	да	4	15	нет	нет
245	4	н	б,р,б	нет	3	11	нет	нет
246	4	в	б,о,б	да	3	29	нет	нет
247	4	в	б,о,б	да	6	24	нет	нет
248	4	в	б,о,б,о,б	да	8	6	нет	нет
249	4	в	б,о,к,б	да	7	4	нет	нет
250	4	н	б,о,к,б	да	7	15	нет	нет
251	4	н	б,о,б	да	6	8	нет	нет
252	3	н	б,о,б	да	3	28	нет	нет
253	3	в	б,п,о,л	да	5	24	нет	нет
254	3	в	б,о,б,о,б,о,б	да	12	14	нет	нет
255	3	н	л,п,о,б	да	5	4	нет	нет
256	3	в	б,о,б,о,к,б,	да	6	10	нет	нет
257	3	н	б,о,к,б	да	3	15	нет	нет
258	3	в	б,о,б,о,б,о,б	да	10	3	нет	нет
259	3	в	б,о,б,п,л	да	4	26	нет	нет
260	3	в	л,о,к,р,л	нет	7	18	нет	нет
261	3	н	л,о,к,л	да	3	1	нет	нет
262	3	в	б,о,б,о,р,б,о,б	нет	11	3	нет	нет
263	3	в	б,о,б,о,к,б	да	6	16	нет	нет
264	3	н	б,о,к,б	да	5	2	нет	нет
265	3	в	б,о,б,о,б	да	8	6	нет	нет
266	3	в	л,о,к,р,л	нет	4	12	нет	нет
267	3	н	б,п,л,о,л	да	6	19	нет	нет
268	3	в	б,о,п,л	да	5	8	нет	нет
269	3	в	б,о,п,пр	нет	4	5	да	нет
270	3	н	б,о,б,о,п,л,о,к,л	да	9	17	нет	нет
271	3	н	б,о,б,о,к,б	да	6	10	нет	нет
272	3	н	л,о,л	да	6	5	нет	нет
273	3	в	б,о,р,п,л	нет	7	23	нет	нет
274	3	н	б,п,л	да	4	5	нет	нет
275	3	в	б,о,б,п,л,о,к,п,б	да	10	2	нет	нет



Рис. 2. Слева – рабочий *F. cunicularia* (комплекс *Fcin1*), справа – *F. cinerea* (комплекс *Fcin0*).

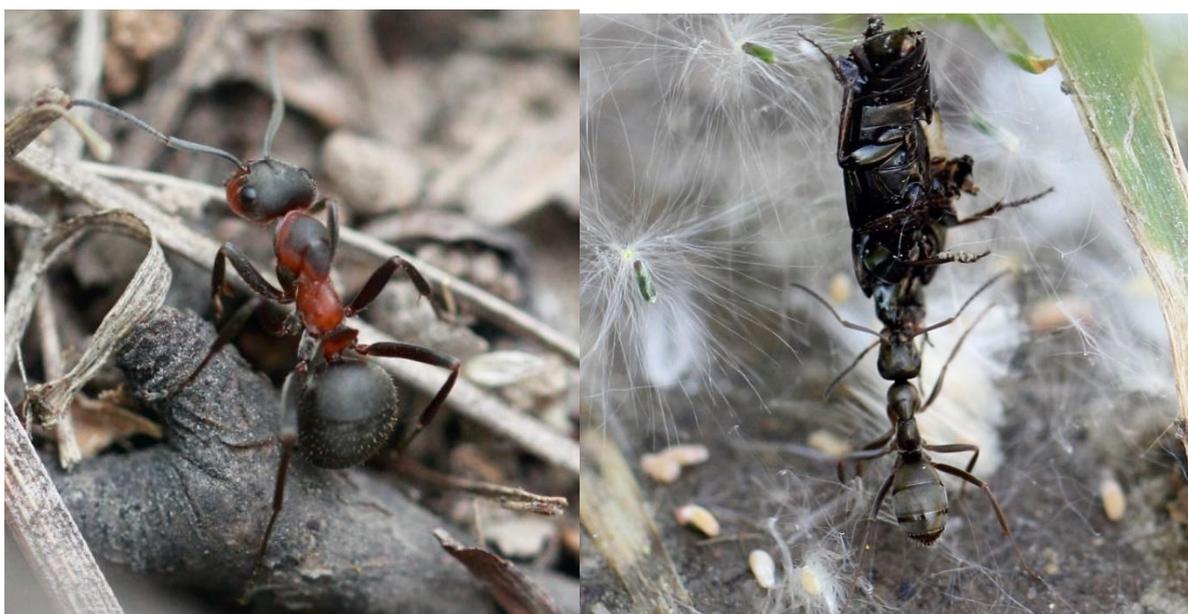


Рис. 3. Слева – рабочий *F. pratensis* (многовидовое сообщество, в которое входил комплекс *Fcin1*), справа – фуражир *F. fusca* с добычей (многовидовое сообщество, в которое входил комплекс *Fcin1*).



Рис. 4. Выход из секционного гнезда *F. cinerea* (комплекс *Fcin2*).



Рис. 5. Купол гнезда-капсулы *F. cunicularia* (комплекс *Fcun1*).



Рис. 6. Гнездовая агрегация *F. cinerea* (комплекс *Fcin2*).



Рис. 7. Вспомогательное гнездо *F. cinerea* (комплекс *Fcin2*).



Рис. 8. Рабочие *F. cunicularia* – сборщики нектара (комплекс *Fcun1*).



Рис. 9. Фуражиры *F. cunicularia* (комплекс *Fcun1*).

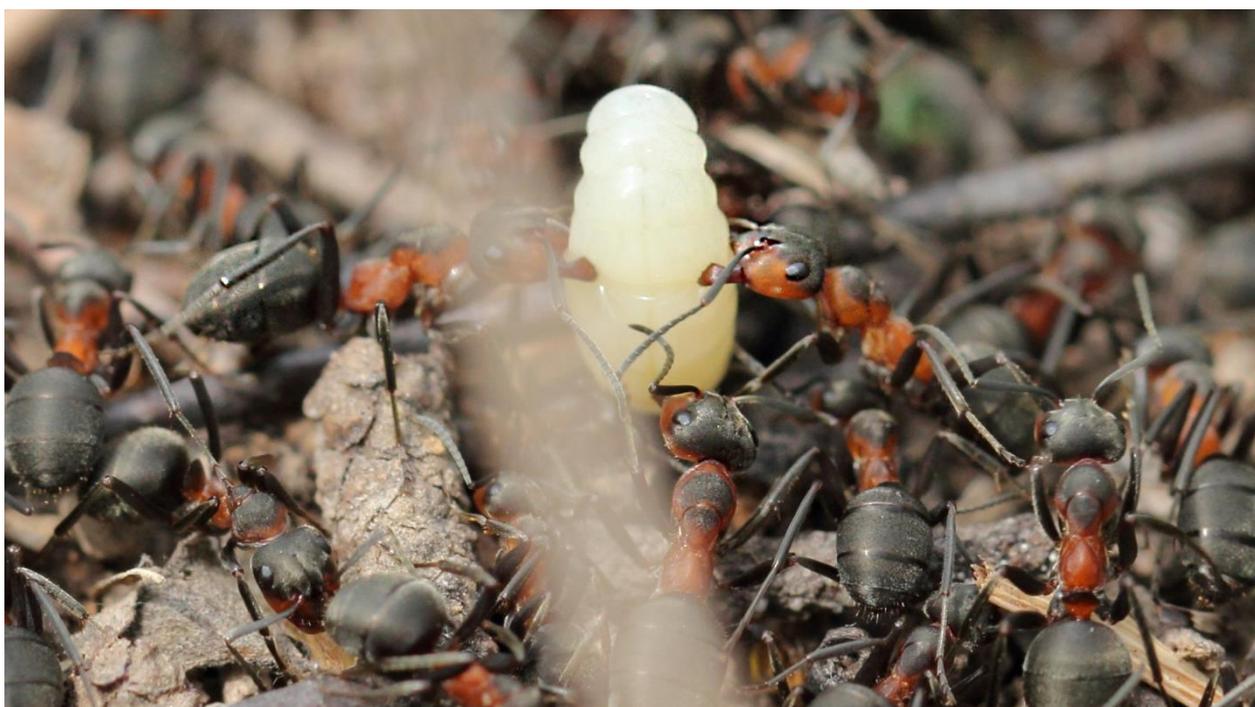


Рис. 10. Рабочие *F. pratensis* с личинкой крылатой самки на куполе гнезда (многовидовое сообщество, в которое входил комплекс *Fcun1*).



Рис. 11. Рабочие *F. cunicularia* двигаются по узким линейным листьям, перенося других рабочих (слева) и куколку крылатой самки (справа) (комплекс *Fcun1*).



Рис. 12. Рабочие *F. pratensis* в травостое (многовидовое сообщество, в которое входил комплекс *Fcun1*).