

УДК 595.796.001(470.341)

**СТРУКТУРА И ДИНАМИКА КОМПЛЕКСА МУРАВЕЙНИКОВ  
СЕВЕРНОГО ЛЕСНОГО МУРАВЬЯ *FORMICA AQUILONIA* YARR.  
(HYMENOPTERA, FORMICIDAE)  
В РАЗНЫХ ЛЕСОРАСТИТЕЛЬНЫХ УСЛОВИЯХ**

© 2010 г.

*Е.Е. Коноплева*

Нижегородский госуниверситет им. Н.И. Лобачевского

konopleva1985@yandex.ru

Поступила в редакцию 12.04.2010

Проблема популяционной организации и популяционной структуры у общественных насекомых является одной из наименее разработанных. Важность такого исследования определяется также тем, что рыжие лесные муравьи являются перспективными агентами биологической защиты леса. Данная работа посвящена анализу популяционной структуры *Formica aquilonia* в разных лесорастительных условиях. Выявлены наиболее оптимальные биотопы для поселения этого вида, дана оценка состояния комплекса рыжих лесных муравьев.

*Ключевые слова:* рыжие лесные муравьи, популяционная структура, лесорастительные условия.

Рыжие лесные муравьи (группа *Formica rufa*) играют важную положительную роль в жизни леса. Они эффективно защищают древостой от многих опасных хвое- и листогрызущих вредителей [1], обеспечивают увеличение численности других лесных энтомофагов, стимулируют почвообразовательные процессы, способствуют разрушению и переработке древесины [2, 3], расселению многих видов лесных растений, а в ряде случаев – и опылению растений [4–6]. Совокупный эффект от обитания рыжих лесных муравьев выражается в увеличении продуктивности и росте биологической устойчивости лесного сообщества и в сохранении его биологического разнообразия [7].

Однако в последние десятилетия в результате резкого ухудшения экологической обстановки численность полезных видов муравьев в лесах России резко сокращается. Стала очевидной необходимость сохранения и успешного искусственного расселения рыжих лесных муравьев. Для решения этих задач необходимо подробное популяционное изучение группы *Formica rufa*, с целью выявления закономерностей расселения и освоения ими территорий.

Цель настоящей работы – изучение популяционной структуры *Formica aquilonia* Yagow, 1955 (группа *Formica rufa*) в разных лесорастительных условиях. Этот вид характеризуется высокой степенью полигинии и образует большие поселения федеративного уровня, что может обуславливать большой размер его популяций. В Нижегородской области *F. aquilonia* в

основном приурочена к левобережной части, где распространены леса южно-таежного типа. В правобережной части области на основе фаунистических исследований установлено одно поселение *F. aquilonia* популяционного ранга (В.А. Зрянин, личное сообщение). Предполагаемым центром данного поселения являются сосняки и ельники Приокского низинного района (окр. с. Старая Пустынь).

Особенности поселения *F. aquilonia* в разных лесорастительных условиях изучены на геоботаническом профиле, который был заложен в 1983 г. Н.В. Куприяновым и С.С. Веретенниковым в лесном массиве в 2 км севернее села Старая Пустынь. Длина профиля 3 км, он имеет направление с юга на север по квартальной просеке. На профиле представлены различные типы преобладающих в данном районе основных лесов, а также ельники и производные от них временные леса из осины, березы, липы [8]. Профиль пересекает небольшой ручей Исток. Перепад высот достигает 30 м.

Материал, послуживший основой для настоящей работы, был собран в течение двух полевых сезонов 2005, 2007 гг. Работа проводилась по следующим направлениям: социометрия комплекса (определение числа гнезд, их характеристик, промеры, учет числа колонн); оценка численности населения муравейников послыбно-регрессионным методом [9]; стандартное геоботаническое описание исследуемых биотопов с последующей обработкой данных с использованием оригинального про-

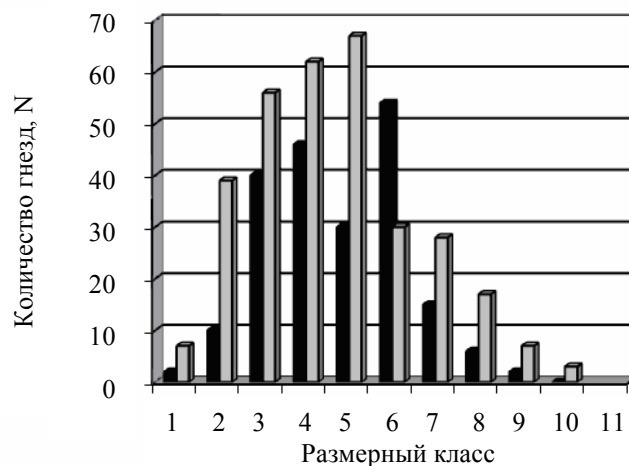


Рис. Соотношение размерных классов жилых гнезд *F. aquilonia* на геоботаническом профиле ННГУ в 2005 и 2007 гг. Размерные классы по диаметру купола (d, м): 1 – 2 < 0.60, 3 – 0.65–0.80, 4 – 0.85–1.00, 5 – 1.05–1.20, 6 – 1.25–1.40, 7 – 1.45–1.60, 8 – 1.65–1.80, 9 – 1.85–2.00, 10 – 2.05–2.20. Число гнезд: ■ – 2005 г., ■ – 2007 г.

граммного обеспечения *EcoDat 02.07*, разработанного Боряковым И. В., и программы *Statistica 7.0*. Описания и измерения муравейников проводились по единой принятой в отечественной мирмекологии методике [10].

Для анализа популяционной структуры *F. aquilonia* в разных лесорастительных условиях на геоботаническом профиле был обследован комплекс муравейников данного вида на площади около 30 га. На указанной площади за все время исследования обнаружено 338 гнезд, из них 316 – жилых. Суммарное число учтенных дорог (колонн) составило 1077. Более половины муравейников имеют купол с диаметром, превышающим 1 м. Распределение гнезд по размерным классам и сравнение этого распределения с литературными данными [11] показывает, что общее состояние комплекса стабильное (рисунок).

Как видно из рисунка, в комплексе преобладают гнезда средних размерных классов (4–5), что свидетельствует о достижении им оптимальных размеров. В то же время продолжается рост и расселение муравейников по насаждению. Практически все небольшие гнезда (1–2 размерные классы) являются молодыми отводками и составляют 14% от общего числа муравейников. Снижение доли гнезд 6-го размерного класса в 2007 г. связано с их переходом в 7-ой размерный класс в ельниках, а в липняках и сосняке высокотравном – с их разрушением вследствие рубок и преобразованием в гнезда 3-го размерного класса (гнезда-фрагменты).

Состояние муравейников в разных типах леса оценивалось по предложенному ранее пока-

зателю отношения числа колонн ( $n_c$ ) к диаметру купола (d) [11]. Мы рассчитали среднее значение  $n_c/d$  для большинства размерных классов гнезд и рассмотрели отклонение от него в обе стороны более чем на величину среднего квадратичного отклонения (критические значения) как свидетельство неблагополучия муравейника. Пороговое значение диаметра купола, по достижению которого муравейник приобретает относительную устойчивость, составляет 0.9 м. Общее состояние семьи во многом характеризуется ее способностью удерживать внутри муравейника оптимальный температурный режим на фоне изменяющихся погодных условий. Оптимальной для развития расплода *Formica s. str.* является температура 28–29°C, которая поддерживается муравьями в достаточно крупных и сильных гнездах [12]. В норме устойчивый температурный режим поддерживается *F. aquilonia* в гнездах с диаметром купола, равным 0.8–0.9 м и более [13]. На основе значений двух показателей было выделено 5 категорий состояния муравейников: 1 – оптимум ( $d > 0.9$  м,  $n_c/d$  в интервале критических значений), 2 – субоптимум ( $d > 0.9$  м,  $n_c/d$  вне интервала критических значений), 3 – субпессимум ( $d \leq 0.9$  м,  $n_c/d$  в интервале критических значений), 4 – пессимум ( $d \leq 0.9$  м,  $n_c/d$  вне интервала критических значений) и 5 – брошенный муравейник.

По категориям состояния муравейников 13 лесных биогеоценозов геоботанического профиля ННГУ распределились следующим образом: ельник майниково-черничный; ельник липняковый; сосняк майниково-зеленомошный; ельник долгомошный; сосняк зеленомошно-орляковый; ельник прирубьевого; сосняк елово-

липовый; сосняк зеленомошно-лишайниковый; осинник снытевый; сосняк зеленомошно-брусничный; сосняк лишайниковый; липняк снытевый; сосняк высокотравный.

Однако показатель  $n_c/d$  ввиду своей инертности не может дать полную характеристику комплекса. По ряду причин составляющие семью колонны растут неравномерно: рост численности семьи и числа колонн в ней – процессы с разной скоростью дискретности. Состав семьи регулярно пополняется в течение летнего сезона, тогда как образование новой колонны – нерегулярное и редкое явление. В результате в растущем муравейнике рост размера семьи опережает увеличение числа колонн и численность колонн оказывается несколько завышенной по отношению к их оптимальному размеру. Если колонна достигает критического размера, происходит социотомия. И наоборот, при депопуляции муравейника уменьшение числа колонн в силу своей инертности отстает от уменьшения численности семьи, так как с уменьшением размеров семьи и всех ее колонн расформирование колонны становится возможным только при снижении ее численности ниже критической (около 20 тыс. рабочих). Из вышеизложенного следует, что для более полной характеристики комплекса и прогноза его состояния нужно учитывать не только отношение числа колонн ( $n_c$ ) к диаметру купола ( $d$ ), но и численность семьи в целом.

Для прогноза состояния отдельных муравейников и частей комплекса в разных лесных ассоциациях в 50 модельных гнездах всех размерных классов определена численность колонн по интенсивности движения фуражиров на дорогах с последующим пересчетом для комплекса в целом послойно-регрессионным методом [9] (таблица).

По площади основания муравейников ( $\sum S_{\text{осн}}, \text{ м}^2$ ) определена плотность поселения *F. aquilonia*, различная в разных участках леса (таблица), что отражает степень неоднородности каждого конкретного биотопа. Плотность поселения ( $P, \%$ ) рассчитывается как процент площади участка, занимаемый муравейниками. Муравьи *F. aquilonia* являются активными зоофагами и относятся к числу основных факторов регуляции численности листо- и хвоегрызущих насекомых (вредителей леса). Биомасса косвенно отражает воздействие муравьев на листо- и хвоегрызущих насекомых [14, 15] (таблица).

Как видно из таблицы, комплекс вырос на 89 гнезд за довольно короткий промежуток времени, этот факт свидетельствует о благоприятности условий поселения, т.е. обилии пищевых

ресурсов и доступности строительного материала для возведения муравейников.

Оптимальными биотопами для поселения *F. aquilonia* являются ельники майниково-черничный, липняковый, долгомошный, приручьевой, сосняки майниково-зеленомошный и зеленомошно-орляковый, находящиеся в окружении ельников. Для этих биотопов отмечена наибольшая плотность поселения. Антропогенный пресс в сосняке елово-липовом привел часть гнезд в угнетенное состояние, хотя этот биотоп является благоприятным для поселения *F. aquilonia* с точки зрения экологических требований вида [2, 16]. В сосняке зеленомошно-лишайниковом молодые гнезда активно растут (3-й размерный класс), гнезда 5–6 классов остановились в росте и, судя по размерам колонн, в скором времени придут в упадок, что можно связать с вырубками деревьев на профиле. Наименьшая плотность поселения отмечена для осинника и липняка снытевых, сосняков зеленомошно-брусничного, лишайникового и высокотравного. Неблагоприятность условий осинника для поселения муравьев состоит в высокой влажности и густом травостое. К тому же в осиннике снытевом была обнаружена диада. Переход в состояние диады настоящей колонии – событие очень редкое, спровоцированное резкой депопуляцией материнского муравейника [7]. В целом осинники менее благоприятны для поселения *F. aquilonia* по сравнению с другими типами леса [2, 17, 18]. Липняк снытевый пересекает дороги на вырубках, вследствие чего происходит разрушение гнезд и вытаптывание муравьев. В сосняках ведутся рубки и значительна рекреационная нагрузка. Появление и рост молодых гнезд лимитируется антропогенным прессом. Максимальные размеры муравейников не превышают значений 5-го (сосняк зеленомошно-брусничный, лишайниковый) и 6-го (сосняк высокотравный) размерных классов, молодые гнезда 1-го и 2-го размерных классов значительно страдают из-за вытаптывания. Воздействие человека приводит к нарушению регулярных обменов между гнездами, что для *F. aquilonia* более опасно, чем для *F. rufa*, т.к. последний вид может лучше адаптироваться к антропогенному прессу, изменяя форму социальной организации (переход к моногинии и монокалии), тогда как единичные гнезда *F. aquilonia* нежизнеспособны [2, 19].

Абиотические условия в исследованных биотопах также различны. Оценка абиотических факторов была произведена косвенным методом при помощи метода фитоиндикации. Абиотические факторы оценены в баллах по

**Плотность поселения, численность и биомасса *F. aquilonia* на геоботаническом профиле ННГУ  
(учитывались только жилые гнезда)**

№ участка (1 га)	Биогеоценоз	Показатели 2005 г.			Показатели 2007 г.				
		Число гнезд	$\sum S_{\text{осн}}, \text{ м}^2$	P, %	Число гнезд	$\sum S_{\text{осн}}, \text{ м}^2$	P, %	Численность, млн	Биомасса, кг
1	Осинник снытевый	–	–	–	6	11.59	0.12	0.95	7.02
2	Осинник снытевый	5	6.9	0.07	6	6.29	0.06	2.01	14.86
3	Осинник снытевый	4	16.4	0.16	7	11.30	0.11	2.01	14.86
4	Сосняк зеленомошно-лишайниковый	4	9.8	0.10	7	11.23	0.11	8.08	59.72
5	Сосняк зеленомошно-лишайниковый	5	16.5	0.17	12	15.52	0.16	5.82	43.01
6	Ельник липняковый	15	37.6	0.38	24	47.90	0.48	11.51	85.07
7	Ельник приручьевой	17	63.6	0.64	19	66.65	0.67	20.60	152.26
8	Сосняк майниково-зеленомошный	10	45.0	0.45	25	82.07	0.82	9.58	70.8
9	Ельник майниково-черничный	22	107.8	1.08	23	85.60	0.86	40.33	298.09
10	Ельник долгомошный	10	32.8	0.33	18	44.47	0.45	8.73	64.53
11	Сосняк елово-липовый	14	23.5	0.24	13	33.23	0.33	7.40	54.70
12	Сосняк зеленомошно-орляковый	10	16.3	0.16	13	23.96	0.24	4.65	34.37
13	Сосняк зеленомошно-орляковый	6	16.4	0.16	3	9.69	0.10	1.30	9.61
14	Ельник приручьевой	12	25.3	0.25	14	21.23	0.21	8.73	64.53
15	Сосняк зеленомошно-орляковый Сосняк зеленомошно-лишайниковый	3	5.4	0.05	7	15.84	0.16	2.88	21.29
16	Сосняк зеленомошно-лишайниковый Сосняк зеленомошно-орляковый	7	13.3	0.13	10	27.88	0.28	4.83	35.70
17	Сосняк лишайниковый	11	18.7	0.19	18	35.92	0.36	5.16	38.14
18	Сосняк лишайниковый Сосняк зеленомошно-брусничный	6	13.9	0.14	9	22.86	0.23	7.03	51.96
19	Сосняк зеленомошно-брусничный	1	3.8	0.04	4	4.93	0.05	0.61	4.51
20	Сосняк зеленомошно-брусничный	8	16.0	0.16	8	20.52	0.21	4.41	32.60
21	Липняк снытевый	9	29.2	0.29	10	33.38	0.33	6.56	48.49
22	Липняк снытевый	4	16.8	0.17	7	17.06	0.17	2.05	15.15
23	Липняк снытевый	2	4.2	0.04	5	13.51	0.14	0.84	6.21
24	Сосняк высокотравный	3	8.4	0.08	8	13.79	0.14	1.05	7.76
25	Сосняк высокотравный Сосняк елово-липовый	14	16.0	0.16	14	18.93	0.19	4.53	33.48
26	Сосняк елово-липовый	9	13.0	0.13	8	10.90	0.11	3.59	26.53
27	Ельник приручьевой	9	23.3	0.23	12	32.43	0.32	6.65	49.15
28	Сосняк высокотравный	7	7.9	0.08	6	10.60	0.11	2.58	19.07
	Всего	227	607.8	6.1	316	749.28	7.50	184.47	1363.48

фитоиндикационной шкале Элленберга при помощи программы *EcoDat* 02.07. Выявление корреляционных связей между состоянием му-

равейников в конкретном биотопе и факторами среды (освещенностью, влажностью, богатством почв азотом и закисленностью почв) пока-

зало наличие достоверной связи между состоянием гнезд и освещенностью. При увеличении освещенности уменьшается степень пригодности данного биотопа для поселения *F. aquilonia*, что связано с экологическими требованиями вида [2, 7]. Порядок расположения биотопов по величине освещенности соответствует распределению биотопов по степени увеличения благоприятности для поселения муравьев, исключения составляют биотопы, подверженные антропогенной нагрузке.

Таким образом, комплекс *F. aquilonia* имеет размерную структуру гнезд и другие параметры социометрии, характерные для стабильного развивающегося состояния. Однако дальнейшее усиление антропогенного воздействия может привести к ослаблению поселения и, как следствие, к его деградации. Оптимальными биотопами для поселения *F. aquilonia* являются ельники майниково-черничный, липняковый, долгомошный, приручевой, сосняки майниково-зеленомошный и зеленомошно-орляковый, находящиеся в окружении ельников. Наименее благоприятные условия для муравьев складываются в осиннике и липняке снытевых, сосняках зеленомошно-брусничном, лишайниковом и высокотравном.

Хочу выразить свою признательность Н.А. Новосёловой и Н.И. Соболевой за внимательное отношение к моей работе.

#### Список литературы

1. Малоземова Л.А. Муравьи как энтомофаги горно-таежных лесов Среднего Урала // Биологическая и интегрированная защита леса. Пушино, 1998. С. 65.
2. Длусский Г.М. Муравьи рода *Formica*. М.: Наука, 1967. 236 с.
3. Длусский Г.М. Муравьи-дендробийнты Приморского края // Насекомые-разрушители древесины в лесных биоценозах Южного Приморья. М.: Наука, 1972. С. 50–55.
4. Халифман И.А. Муравьи. М.: Наука, 1963. 303 с.
5. Дмитриенко В.К., Новиков А. П. Влияние муравьев (Hymenoptera, Formicidae) на растительный покров луговых и лесных фитоценозов. Проблемы энтомологии в России // Тез. докл. XI съезда РЭО. СПб., 1998. Т. 1. С. 115.
6. Дмитриенко В.К., Людвиг Н.Л. Влияние северного лесного муравья (*Formica aquilonia* Yarrow.) на видовой состав и развитие растений возле муравейника // Матер. XII Всерос. симп. «Муравьи и защита леса». Новосибирск, 2005. С. 220–223.
7. Захаров А.А. Пути стабилизации временных надсемейных структур у муравьев // Матер. XII Всерос. мирмекол. симп. «Муравьи и защита леса». Новосибирск, 2005. С. 93–97.
8. Куприянов Н.В., Веретенников С.С. Методические указания для проведения летней учебной практики по ботанике на 2 курсе. Описание геоботанического профиля. Горький: Изд-во ГГУ, 1983. 24 с.
9. Захаров А.А. Оценка численности населения комплекса муравейников // Зоол. журн. 1978. Т. 57. № 11. С. 1656–1662.
10. Арнольди К.В., Гримальский В.И., Демченко А.В. и др. Изучение экологии муравьев (методы) // Матер. VI Всес. симп. «Муравьи и защита леса». Тарту, 1979. С. 155–171.
11. Захаров А.А., Калинин Д.А. Деградация комплексов муравейников *Formica aquilonia* (Hymenoptera, Formicidae) и сопутствующие изменения // Успехи совр. биологии. 1998. Т. 118. № 3. С. 361–372.
12. Длусский Г.М. Температурный режим в гнездах некоторых видов и пути эволюции терморегуляции у муравьев рода *Formica* // Физиологическая и эволюционная экология животных. Саратов, 1980. № 6/8. С. 13–36.
13. Захаров А.А., Саблин-Яворский А.Д. Муравьи в изучении биологического разнообразия // Успехи совр. биологии. 1998. Т. 118. № 3. С. 246–264.
14. Купянская А.Н. Видовой состав, численность и биомасса муравьев (Hymenoptera, Formicidae) в пихтово-еловых лесах Среднего Сихотэ-Алиня // Энтомофаги Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1976. С. 133–142.
15. Купянская А.Н. Муравьи (Hymenoptera, Formicidae) Дальнего Востока. Владивосток: Изд-во ДВНЦ, 1990. 258 с.
16. Yarrow I.N.H. The British ants allied to *Formica rufa* L. // Trans. Soc. Brit. Entomol. 1955. V. 12. N 1. P. 1–48.
17. Захаров А.А. Оптимальность биотопов и колонизация насаждений рыжими лесными муравьями // Матер. VIII Всес. мирмекол. симп. «Муравьи и защита леса». Новосибирск, 1987. С. 24–26.
18. Захаров А.А. Организация сообществ у муравьев. М.: Наука, 1991. 277 с.
19. Захаров А.А. Классификация социальных структур у муравьев // Зоол. журн. 2005. Т. 84. № 10. С. 1272–1287.

**ANTHILL STRUCTURE AND DYNAMICS OF NORTHERN WOOD ANTS FORMICA AQUILONIA YARR. (HYMENOPTERA, FORMICIDAE) UNDER DIFFERENT FOREST GROWTH CONDITIONS***E.E. Konopleva*

The problem of population arrangement and structure of social insects is among the least developed ones. The significance of such a study is also determined by the fact that red wood ants are promising agents of biological wood protection. The work is devoted to the analysis of *Formica aquilonia* population structure under different forest growth conditions. The most optimal biotopes for this species have been revealed and an estimate of the red wood ant complex state has been given.

*Keywords:* red wood ants, population structure, forest growth conditions.