

УДК 595.796:591.5

**ВИДОВОЕ БОГАТСТВО И НЕКОТОРЫЕ БИОЦЕНОТИЧЕСКИЕ
ПОКАЗАТЕЛИ МУРАВЬЕВ (HYMENOPTERA: FORMICIDAE)
ЯЙЛ КРЫМА**

Стукалюк С. В., Иванов С. П.

Изучение структуры и функционирования сообществ муравьев является одним из актуальных направлений биоценологии [1;2;3]. Важная экологическая роль муравьев, социальный образ жизни, сложная структура внутривидовых и межвидовых отношений придают исследованиям в этой области особую привлекательность. В тоже время, относительная сложность методик изучения экологии муравьев требуют от исследователей значительных затрат времени и предельного напряжения сил [4;5;6]. Это является одной из причин того, что муравьи многих регионов Украины остаются малоизученными в биоценологическом отношении.

Фауна муравьев Крыма изучена относительно хорошо [7;8;9;10], но сведений содержащих биоценологические характеристики видов очень мало [11;12].

Цель настоящих исследований – дать биоценологическую оценку сообществам муравьев, населяющих высокогорные плато Крыма (яйлы), выявить их пространственную и иерархическую структуру.

Материал и методика

Биоценологические исследования муравьев Крымских яйл проводились в течение сезонов 2001-2002 гг. с использованием трех методик: отбор образцов, картирование гнездовых участков [2; 4] и оригинальная методика, основанная на применении приманочной ленты. Оригинальная методика представляет собой комплексный метод учета видового состава муравьев, плотности их гнезд на территории обитания, площади кормовых участков отдельных семей, а также оценки характера их межвидовых и внутривидовых отношений.

При проведении исследований, результаты которых изложены в данной статье, оригинальная методика была применена впервые, поэтому далее мы приводим ее краткое описание, отчасти повторяющее первое представление данной методики [13], с некоторыми дополнениями.

Приманочная лента представляет собой поролоновую полосу определенной длины, пропитанную раствором сахара. Лента укладывается на поверхность земли, по прямой линии на участке, намеченном для изучения. Через 25–30 минут на всем ее протяжении в местах пересечения ленты с тропами и дорогами муравьев можно заметить группы фуражиров разных видов. Расположение групп фуражиров на ленте, число особей в каждой группе, направление, в котором они уносят корм, направляясь в муравейник, границы участков ленты контролируемых отдельными семьями наносятся на схему в полевом дневнике. После этого производится отбор рабочих муравьев из отдельных групп муравьев для последующего определения их видовой принадлежности, лента сворачивается и укладывается в новом месте.

Принадлежность групп фуражиров к одной семье определяется, во-первых, по сближению стрелок, указывающих направление их движения от ленты к гнезду. Принадлежность соседних групп фуражиров к одной или разным семьям можно установить и по поведению муравьев на ленте. После того как муравьи-разведчики обнаружили приманочную ленту, и первые фуражиры отправились с кормом в гнездо, в обе стороны от места обнаружения корма по ленте начинается распространение муравьев до встречи с муравьями соседних групп. По характеру поведения этих муравьев при встрече на ленте можно сделать окончательное заключение о принадлежности отдельных групп фуражиров к одной или разным семьям. Эти данные также используются для установления точных границ участков влияния отдельных семей на ленте.

Обработка и анализ данных, полученных со всех лент, проводится в лаборатории. Для каждой ленты устанавливается количество семей муравьев, гнездовую территорию которых она пересекла, протяженность участков пересечения гнездовых территорий, видовая принадлежность и суммарная численность фуражиров отдельных семей, привлеченных на ленту. Средняя длина протяженности линий пересечения гнездовых территорий каждого из видов представляет собой среднюю хорду окружности, площадь которой равна средней площади гнездовой территории их семей. Умножение этой величины на коэффициент 0,64 позволяет получить средний радиус этой окружности и таким образом делает возможным расчет средней площади гнездовой территории для каждого вида. Для определения радиуса гнездовой территории можно использовать длину перпендикуляра опущенного из точки входа в гнездо на ленту (или на линию ее продолжения). Средний радиус гнездовой территории в этом случае определяется путем умножения средней величины перпендикуляра на коэффициент 1,66. Этот способ незаменим в тех случаях, когда диаметр гнездовой территории оказывается сопоставим или превышает длину самой ленты.

Определение абсолютной плотности гнезд проводится на основе

сопоставления отношения величины исследованной площади к числу зарегистрированных на этой площади гнезд и отношения единицы площади к искомой величине. Особенность расчета этого показателя состоит в том, что величина исследованной площади (при применении одного и того же числа лент на одном и том же участке) для каждого вида имеет свою величину. Исследованная площадь определяется путем умножения постоянной величины 1,3 на среднюю хорду окружности, площадь которой равна средней площади гнездовой территории данного вида, компенсирующий коэффициент (определенный по номограмме – рис.2) и общую длину всех выложенных на территории исследования лент.

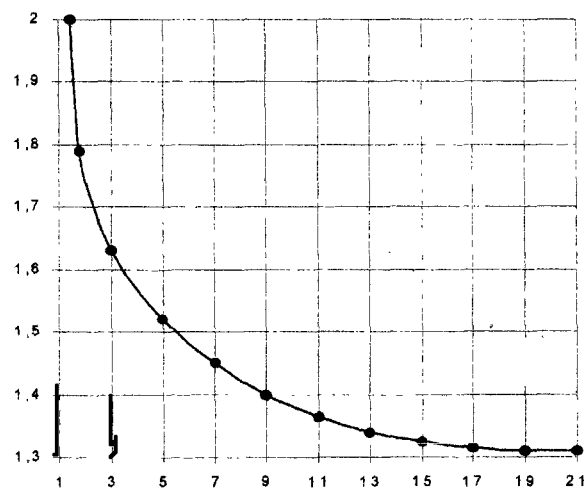


Рис. 2. Номограмма для определения компенсирующего коэффициента: n – среднее число гнездовых территорий, пересеченных приманочной лентой; k – величина коэффициента.

Исследования проводились на территории пяти крымских яйл: Караби (6), Демерджи (9), Долгоруковская (6), Чатырдагская (9) и Ай-Петринская (9), в течение сезонов 2001-2002 гг. Исследования проведены на материале 43 выборок (количество выборок по каждому из пунктов исследований указано в скобках). Для оценки достоверности полученных данных в 12 случаях применения приманочной ленты проведено параллельное картирование гнездовых участков муравьев.

Подтверждение достоверности определения видов, а в некоторых случаях и их определение проверено А. Г. Радченко (Институт зоологии НАНУ, г. Киев), за что авторы выражают ему свою искреннюю благодарность.

Результаты исследований

В ходе наших исследований на яйлах Крыма зарегистрировано 20 видов муравьев (табл. 1). Наибольшее число видов муравьев отмечено на Чатырдаг-Яйле – 13 и Демерджи-Яйле – 12. На наш взгляд, это связано с большим

Таблица 1.

Видовой состав и стациальное распространение муравьев на крымских яйлах

Вид	Местонахождение	Стация
<i>Formica cunicularia</i> Latr.	Ай-Петринская яйла Демерджи-Яйла, Долгоруковская яйла, Чатырдаг-Яйла	степь
<i>F. gagates</i> Latr.	Чатырдаг-Яйла	дубовый лес; луг
<i>F. pratensis</i> Retz.	Ай-Петринская яйла, Демерджи- Яйла, Долгоруковская яйла, Караби-Яйла, Чатырдаг-Яйла	степь; луг
<i>F. rufibarbis</i> F.	Ай-Петринская яйла, Демерджи- Яйла, Долгоруковская яйла, Караби-Яйла	степь; луг
<i>Lasius alienus</i> Forster	Демерджи-Яйла	луг
<i>L. brunneus</i> Latr.	Чатырдаг-Яйла	луг
<i>L. emarginatus</i> Oliv.	Демерджи-Яйла, Чатырдаг-Яйла	буковый лес
<i>L. flavus</i> F.	Ай-Петринская яйла, Демерджи- Яйла, Долгоруковская яйла, Караби-Яйла, Чатырдаг-Яйла	луг (карстовые воронки)
<i>L. paralienus</i> Seifert	Долгоруковская яйла, Караби-Яйла, Чатырдаг-Яйла	степь
<i>Leptothorax parvulus</i> Schenck	Ай-Петринская яйла, Чатырдаг- Яйла	луг
<i>L. tuberum</i> Mayr	Ай-Петринская яйла	степь
<i>L. unifasciatus</i> Latr.	Демерджи-Яйла, Чатырдаг-Яйла	луг (среди скал)
<i>Myrmica bessarabica</i> Leach	Демерджи-Яйла	посадка
<i>M. sancta</i> Karawajew	Демерджи-Яйла, Долгоруковская яйла, Чатырдаг-Яйла	луг
<i>M. scabrinodis</i> Nyl.	Ай-Петринская яйла, Караби-Яйла	луг
<i>M. sulcinodis</i> Nyl.	Чатырдаг-Яйла	степь
<i>Tetramorium caespitum</i> L.	Ай-Петринская яйла, Демерджи- яйла, Долгоруковская яйла, Караби-Яйла, Чатырдаг-Яйла	степь
<i>Aphaenogaster subterranea</i> Latr.	Чатырдаг-Яйла	буковый лес

Продолжение таблицы 1

Вид	Местонахождение	Стация
<i>Polyergus rufescens</i> Latr.	Демерджи-Яйла	луг
<i>Tapinoma erraticum</i> Nyl.	Ай-Петринская яйла, Демерджи-яйла, Долгоруковская яйла, Караби-Яйла, Чатырдаг-Яйла	степь

биоценотическим разнообразием этих яйл. Меньшее число видов выявлено на Ай-Петринской (9 видов) и Долгоруковской (7 видов) яйлах. Наименьшее число видов выявлено на Караби-Яйле – 6 видов. Эта яйла отличается относительно суровыми климатическими условиями, возможно, что именно это является причиной снижения численности или выпадению некоторых видов. Долгоруковская яйла (самая низкая из яйл), напротив, характеризуется относительно мягким климатом, однако на этой яйле в наибольшей степени выражено влияние отрицательных антропогенных факторов (выпас, сенокосение, пожары). Здесь также обнаружено относительно небольшое число видов.

Наибольшее число видов муравьев (14) зарегистрировано на участках яйл с луговой растительностью. Меньше видов (9) – на степных участках. Наименьшее видовое разнообразие на территории яйл отмечено в островках лесной растительности и массивах искусственных посадок.

Наблюдения за поведением муравьев на приманочных лентах показали, что луговой муравей (*Formica pratensis*) является доминантом и в луговых, и в степных сообществах. Этот вид широко распространен в Крыму и является массовым не только на яйлах, но и во всей лесной и предгорной зонах Крыма [14;15]. Субдоминанты – *F. cunicularia*, либо *F. rufibarbis*. В сообществах яйл, где отсутствует доминант и субдоминанты, большой численности достигает *Tapinoma erraticum*. Подчиненное положение по отношению ко всем перечисленным видам занимают *Tetramorium caespitum*, *Lasius paralienus* и *Myrmica sancta*.

Для семи наиболее многочисленных видов, обнаруженных на яйлах, нами рассчитаны средние значения площади гнездовых участков, плотность гнезд и численное соотношение рабочих особей на приманочных лентах (табл. 2). Гнезда всех остальных видов нами обнаружены единично. Как следует из данных таблицы средние площади гнездовых территорий отдельных видов муравьев, отличаются очень сильно. Наибольшую площадь гнездовой территории, намного превышающую площадь любого другого вида, имеет *Formica pratensis*, наименьшую – *Lasius paralienus*. В несколько меньшей степени, но так же значительно выражены отличия видов в плотности семей (табл. 2).

Таблица 2.
Биоценотические показатели муравьев некоторых видов, обитающих на яйлах Крыма

Вид	Площадь гнездовой территории (м ²) $x \pm m$	Плотность семей (n/га)	Доля рабочих муравьев, мобилизованных на приманочные ленты (%)
<i>Formica pratensis</i> Retz.	154,7 ± 6,63	23	31
<i>F. cunicularia</i> Latr.	17,6 ± 3,37	59	5
<i>F. rufibarbis</i> F.	11,7 ± 2,36	81	4
<i>Tapinoma erraticum</i> Nyl.	2,5 ± 0,28	466	17
<i>Myrmica sancta</i> Karawajew	1,2 ± 0,12	403	5
<i>Tetramorium caespitum</i> L.	0,3 ± 0,02	1068	24
<i>Lasius paralienus</i> Seifert	0,1 ± 0,015	2695	14

Formica pratensis лидирует не только по средней площади гнездовой территории, но и по относительной численности мобилизованных на приманочные ленты рабочих особей (31%). Это объясняется большими размерами гнездовых территорий этого вида, занимаемых большими по численности рабочих муравьев семьями. Тем не менее, *Lasius paralienus*, *Tapinoma erraticum* и *Tetramorium caespitum* с намного меньшими кормовыми участками (гнездовыми территориями) также имеют относительно высокие значения по этому показателю (14, 24 и 17%). Это объясняется тем, что данные виды при меньших размерах кормового участка имеют большую плотность семей, нежели *Formica pratensis*.

Отмеченная нами высокая численность рабочих особей подчиненных видов достигается не только за счет большей плотности семей, но и благодаря реализации ими особой мобилизационной стратегии фуражировки [2]. При небольшой относительной площади гнездовых территорий семьи этих видов способны мобилизовать на сбор провизии относительно большое число рабочих. Общая доля площади территории, контролируемая этими видами в биоценозах яйл, ничтожно мала, но доля особей, участвующих в потреблении пищевых ресурсов, суммарно даже превосходит суммарную долю особей доминантного и двух субдоминантных видов (табл. 2).

Обсуждение результатов и заключение

Таким образом, в ходе изучения видового состава муравьев на пяти яйлах Крыма установлено обитание здесь 20 видов муравьев. Основное ядро

сообществ муравьев яйл Крыма составляют семь видов. Доминантное положение во всех сообществах, занимает вид *Formica pratensis*, который лидирует по величине контролируемой площади и общей численности мобилизованных на сбор провизии рабочих особей. Успех данного вида обеспечивает ярко выраженное следование интенсивной стратегии фуражировки, направленной на удержание под контролем как можно большей территории. Два других вида этого рода, исповедующие ту же стратегию, хотя и являются доминантами по отношению к остальным видам (выигрывают у этих видов схватки за пищевые ресурсы, находящиеся на границах гнездовых территорий), уступают трем из четырех подчиненных видов в общей численности рабочих особей, хотя и контролируют несколько большую площадь. Заметную конкуренцию доминантному виду *Formica pratensis* в потреблении пищевых ресурсов составляют виды *Tapinoma erraticum*, *Tetramorium caespitum* и *Lasius paralienus*, два из которых находятся на самом низу иерархической пирамиды. Эта парадоксальная на первый взгляд ситуация объясняется высокой эффективностью интенсивной мобилизационной фуражировочной стратегии в исполнении этих видов. Тем не менее, говорить о преимуществе той или иной стратегии (по крайней мере, в условиях яйл Крыма) нет оснований. Численность вида *F. rufibarbis* (экстенсивная стратегия) на Чатырдаг-Яйле и численность видов *Myrmica sancta* и *Lasius paralienus* (интенсивная стратегия) на двух из пяти обследованных яйл оказалась ниже порога, позволяющего обнаружить присутствие этих видов в пределах времени, затраченных на их поиски.

Анализ основных биоценотических показателей муравьев крымских яйл и выявленная нами структура межвидовых иерархических отношений свидетельствует о том, что сообщества муравьев, обитающих на высокогорных плато Крыма, представляют в целом довольно устойчивый коадаптивный комплекс. Сообщества муравьев яйл чутко реагируют на внешние (в частности антропогенные) воздействия, что находит отражение в перестройке их структуры и изменении относительной численности видов. Полученные данные могут быть использованы как стартовые в системе мониторинга за состоянием биоценозов яйл Крыма.

Благодарности

Авторы работы выражают благодарность А. Г. Радченко за помощь в определении видовой принадлежности муравьев, участие в выборе объектов исследования и всяческой поддержке на всех этапах исследований.

Список литературы

1. Holldobler B., Wilson E. The ants. – Springer-Verlag, 1990. – 730 p.
2. Захаров А. А. Организация сообществ у муравьев. – М.: Наука, 1991. – 278 с.
3. Резникова Ж. И. Формы территориальной организации у лугового муравья *Formica pratensis* Retz. (Hymenoptera, Formicidae) // Зоол. журн. – 1979. – Т. 58. – № 10. – С. 1490–1499.
4. Резникова Ж. И. Межвидовые отношения у муравьев. – Новосибирск: Наука, 1983. – 208 с.
5. Брайен М. Общественные насекомые. Экология и поведение. – М.: Мир, 1986. – 400 с.
6. Jacques H., C. Delabie, Brian L. Fisher, Jonathan D. Majer, Ian W. Wright. Sampling effort and choice of methods // *Ants. Standard methods for measuring and monitoring biodiversity*. – 1997. – P. 145-153
7. Захаров А. А. Динамическая плотность и поведение муравьев // Журн. общ. Биологии. – 1975. – Т. 36. – № 2. – С. 243-250.
8. Малий Е. Н. Мирмекофауна северного макросклона Крымской горной гряды // Охрана и рациональное использование природных ресурсов. – Симферополь, 1980. – Вып. 1. – С. 81-86.
9. Малий Е. Н. Фауна и экология муравьев Крыма. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. – Киев, 1984. – 21 с.
10. Лиховидов В. Е., Малий Е. Н. Биотопическое распределение муравьев нижней трети Главной горной гряды Крыма // Экосистемы горного Крыма, их оптимизация и охрана. – Симферополь, 1985. – С. 115-121.
11. Радченко А. Г., Малий Е. Н. Зоогеографическая характеристика мирмекофауны Крыма // Экология и таксономия насекомых Украины: Сб. науч. тр. – Одесса, 1989. – Вып. 3. – 192 с.
12. Малий Е. Н. Луговой муравей в лесах Крыма // Биол. основы использования полезных насекомых. М., 1988. – С. 57-58.
13. Малий Е. Н., Кобечинская В. Г. Муравьи - важный резерв защиты лесов Крыма // Муравьи и защита леса. Материалы IX Всероссийской мирмекологического симпозиума. – М., 1991. – С. 14-16.
14. Иванов С. П., Стукалюк С. В. Новая методика изучения видового состава, пространственной структуры и иерархических отношений в сообществах муравьев (Hymenoptera: Formicidae). – Фальцвейнівські читання. Збірник наукових праць. – Херсон, 2003. – С. 119-123.

Поступила в редакцию 05.02.2003 г.